



**UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER**



**FACULTÉ DES SCIENCES  
DE MONTPELLIER**



**Université de Montpellier**

**Master Mention " Biodiversité, Écologie, Évolution, B2E "**

**Parcours "Écologie fonctionnelle et conceptualisation des écosystèmes terrestres et  
aquatiques "**

**Projet de Recherche :**

# **La productivité primaire de la litière des feuilles sous un régime de feu dans le biome Cerrado au Brésil**

**Par**

**DISTIN-CARVALHO Edouard**

**Stage de M1**

**Réalisé sous la direction de**

**OLIVERAS MENOR Immaculada**

**Directrice de recherche**

**UMR AMAP Equipe DISTEC & DyAFor**

**IRD**



**AMAP lab**  
Botanique et Modélisation de  
l'Architecture des Plantes et des végétations



### **Abstract :**

The Cerrado, Brazil's tropical savannah, is the ecosystem most affected by wildfires in South America. Fire management is therefore an issue for its conservation, hence the CerFogo project, which aims to better understand its effect on the flora of the Cerrado. This study investigated how often fire would induce higher primary litter productivity and what were the responses of plants to fire. Thus, a monitoring of the evolution of the biomass of the litter, subject to different frequencies of controlled fire, has been set up since 2018. The results show better primary productivity of bedding under frequent fires, but in the long term, this productivity decreases. Nevertheless, the biomass cycle is more unstable for plots less affected by fire episodes. Finally, leaves represent the best response of plants to fires, in particular by their great contribution to the primary productivity of litter. Therefore, the type of vegetation defines the fire sensitivity of plants and is to be taken into consideration for fire management in the Cerrado.

### **Résumé :**

Le Cerrado, la savane tropicale brésilienne, est l'écosystème le plus touché par les feux de forêt en Amérique du Sud. La gestion du feu constitue donc un enjeu pour sa conservation, d'où le projet du CerFogo, qui vise à mieux comprendre son effet sur la flore du Cerrado. Cette étude a cherché à quelle fréquence de feu induirait une productivité primaire des litières plus haute et quelles ont été les réponses des végétaux face aux feux. Ainsi, un suivi de l'évolution de la biomasse des litières, soumises à différentes fréquences de feu contrôlé, a été mise en place depuis 2018. Les résultats montrent une meilleure productivité primaire des litières sous des feux fréquents, mais, à long terme, cette productivité diminue. Néanmoins, le cycle de biomasse est plus instable pour les parcelles moins touchées par des épisodes de feux. Enfin, les feuilles représentent la meilleure réponse des végétaux face aux feux, notamment par leur grande contribution sur la productivité primaire des litières. Par conséquent, le type de végétation définit la sensibilité aux feux des végétaux et est à prendre en considération pour la gestion du feu dans le Cerrado.

Mots clés : Cerrado – savane tropical – cycle du carbone – écologie du feu – communauté végétal - biomasse

### **Remerciements :**

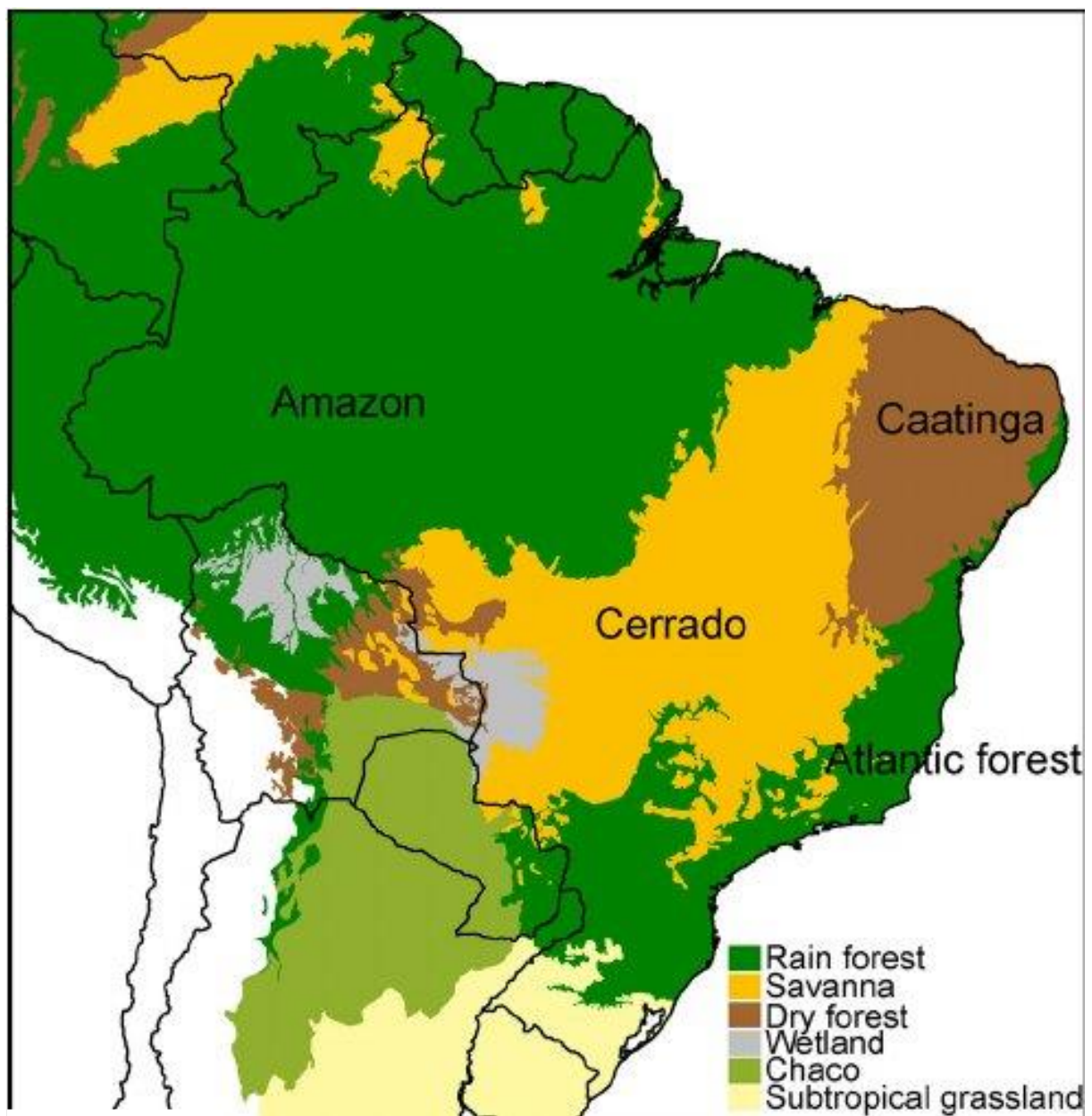
Je tiens à remercier particulièrement mon encadrante Imma Oliveras Menor de m'avoir donné l'opportunité de pouvoir participer à un projet qui me tenait à cœur. Je remercie également les membres de l'équipe DISTEC, ainsi que Wesley Jonatar Alves da Cruz et Francisco Navarro Rosales, post-doctorant et doctorant de m'avoir encadré, aidé et soutenu pendant ce stage. D'autre part, j'aimerais adresser mes plus sincères remerciements à l'ensemble du personnel de l'UMR AMAP pour l'accueil bienveillant durant mon séjour au laboratoire. J'accorde une attention particulière à Gilles Le Mouguélec pour l'aide apportée dans les méthodes statistiques et à Yannick Brohard pour les conseils sur la bibliographie. Enfin, je viens remercier l'ensemble des stagiaires, doctorants et post-doctorants latino-américains du laboratoire qui m'ont permis de voyager culturellement et me sentir au plus près de mon pays d'origine, le Brésil. Muito obrigado a todos vocês.

## **I. Introduction**

Le Cerrado est le deuxième biome du Brésil juste derrière l'Amazonie et compte environ 2 millions de km<sup>2</sup> de surface. Il se trouve au centre du pays et recouvre 10 états brésiliens (Simon *et al.*, 2009 ; Ratter *et al.*, 1997). Avec plus de 16000 espèces végétales, dont 30% sont endémiques, c'est la savane tropicale la plus diversifiée au monde, malgré un climat difficile (Colli *et al.*, 2020). En effet, les biomes se caractérisent comme étant des écorégions géographiques avec une végétation spécifiquement adaptée à des conditions bioclimatiques particulières (Loidi *et al.*, 2022). Ainsi, le Cerrado connaît une saison humide avec de fortes précipitations annuelles entre septembre et mars, suivie d'une saison sèche, entre mai à octobre, avec très peu voire pas du tout de précipitation (Colli *et al.*, 2020 ; Pivello, 2011). C'est pendant cette saison sèche qu'a lieu plusieurs incendies d'origine à la fois naturelle et mais beaucoup plus d'origine anthropique (Pivello, 2011). En effet, l'histoire du Cerrado a été marquée par une forte présence anthropique, notamment depuis l'arrivée des européens au XVe siècle, à travers l'agriculture et le pâturage. Cela a entraîné une augmentation des incendies et donc à la disparition de plus de 50% de sa végétation (Klink & Machado, 2005 ; Pivello, 2011). La flore du Cerrado est devenue dépendante de ces incendies saisonniers ou réguliers notamment dans les prairies et savanes ouvertes (Pivello, 2011 ; Souza *et al.*, 2017). Néanmoins, le Cerrado est le biome le plus touché par la déforestation au Brésil et par les feux de forêt en Amérique du Sud, 5 fois supérieure à ceux de l'Amazonie (Rosan *et al.*, 2019).

La gestion du feu est donc devenue l'un des enjeux primordiaux dans les états du Cerrado depuis des décennies. Seul 8.3% du territoire du biome est considéré comme aire protégée, contre 1.3% dans les années 90, ce qui montre une réelle prise de conscience des états sur la question de conservation du Cerrado (Colli *et al.*, 2020 ; Ratter *et al.*, 1997). Concernant les feux, une politique « zéro feux » a été mise en place dans certains états qui n'a pas donné les résultats souhaités. En effet, on observe une augmentation des zones incendiées et des incendies clandestins, favorisés par des saisons sèches plus rudes (Schmidt *et al.*, 2018). En revanche, la suppression des incendies depuis 30 ans dans une station écologique du Cerrado, Serra das Araras dans l'état de Mato Grosso, a favorisé l'« arborisation » de la station, rendant la végétation plus homogène et dense, donc plus sujette aux incendies d'intensité plus importante (Rosan *et al.*, 2019). Ces deux phénomènes combinés entraînent une perte de la biodiversité de la végétation causant ainsi un impact écologique considérable comme il a déjà été observé dans l'histoire du Cerrado (Colli *et al.*, 2020 ; Klink & Machado, 2005). C'est là qu'intervient le projet CerFogo mis en place depuis 2018, avec pour principal objectif de reconstituer la composition végétale des savanes du Cerrado, grâce à une meilleure gestion du feu (Rosan *et al.*, 2019). Il prend en compte plusieurs aspects des caractéristiques végétales et environnementales dont l'une d'entre elle se base sur l'étude des litières avec un protocole standardisé (Malhi *et al.*, 2021).

La chute des litières est un processus écologique de gestion des déchets des végétaux en canopée qui s'accumule en surface du sol (Carayugan *et al.*, 2023 ; Costa *et al.*, 2020). Cette production contribue à l'augmentation de la productivité primaire des litières qui correspond aux taux d'assimilation de la biomasse dans le sol (Huasco *et al.*, 2014). Ce taux permet de quantifier les flux du cycle de carbone entre la canopée et le sol, tout en prenant en compte les caractéristiques environnementales du milieu étudié (Huasco *et al.*, 2014 ; Girardin *et al.*, 2014). De plus, c'est un bon indicateur des cycles de nutriments et permet de rendre compte de l'effet du feu et du changement climatique sur les végétaux des parcelles étudiées (Costa *et al.*, 2020 ; Saura-Mas *et al.*, 2012). En effet, la présence d'incendie a des impacts significatifs



Simon et al., 2009

**Figure 1:** Carte des différents biomes du Brésil avec la distinction de végétation et le Cerrado localisé au centre du Brésil entre les autres biomes (Simon et al., 2009)

sur les litières à long termes et sur les caractéristiques biologiques et physiques de décomposition dans les forêts d'Eucalyptus (Butler *et al.*, 2020). Cependant, il a été prouvé que dans le Cerrado, c'est la fréquence des incendies qui présente un impact négatif sur la quantité de nutriments présents dans le sol (Pivello *et al.*, 2010). Par conséquent, étudier la productivité primaire des litières est un bon moyen d'étudier les flux de biomasse des végétaux avec leurs environnements après le passage d'un ou plusieurs incendies (Butler *et al.*, 2020). Cela permet ainsi de mettre en évidence l'effet des incendies sur les flux de biomasse des végétaux et donc d'obtenir des informations cruciales sur l'écosystème étudié pour une meilleure gestion des feux dans les états brésiliens du Cerrado.

L'objectif de ce stage est d'évaluer l'effet des différents régimes de feu sur la productivité primaire de la litière des feuilles. Ainsi, nous cherchons à déterminer comment évolue, dans le temps, la dynamique de productivité primaire des litières de végétaux du Cerrado avec un changement de fréquence de feu de surface. En complément, nous demanderons quelles sont les différentes réponses sur la productivité primaire des litières la végétation du Cerrado développent face à ces régimes de feux. Pour cela, nous procéderons à l'analyses statistiques de la productivité primaire totale la litière et de ses composants des parcelles de la savane du Cerrado de la station écologique Serra das Araras au Brésil. Nous chercherons donc à déterminer quel régime de feu, ou quelle fréquence de feux, impacte négativement la dynamique de la productivité primaire des litières des parcelles. Nous partirons de l'hypothèse que (1) les parcelles soumises à des incendies plus fréquents auraient une plus grande amplitude de productivité de la litière primaire que les parcelles soumises à moins d'incendies. En effet, des incendies plus fréquents stimuleraient une production plus élevée en raison de la repousse plus rapide des arbres persistants en réponse au feu notamment dans le dans le Cerrado « *sensu stricto* » (Souza *et al.*, 2017). De plus, nous supposerons que (2) la présence de feu dans nos parcelles aurait une influence négative sur la saisonnalité de la productivité primaire. La repousse après l'incendie interférerait avec le cycle naturel des végétaux et entraînerait une diminution de cycle des espèces végétale (Pivello, 2011) . Enfin, en termes de composition des litières, nous supposons que (3) les feuilles présenteraient une productivité primaire plus hautes sous un régime de feu fréquent que l'ensemble des autres composants. En effet, les feuilles sont fortement corrélées à la productivité primaire totale des parcelles (Costa *et al.*, 2020). De plus, d'autres études ont montré l'adaptation des feuilles face à des perturbations tel qu'une accumulation de réserve permettant ainsi une croissance plus rapide des feuilles (Souza *et al.*, 2017). Par conséquent, nous nous demanderons si les feuilles représentent le plus significativement les réponses face aux différences de fréquences de feux entre nos parcelles.

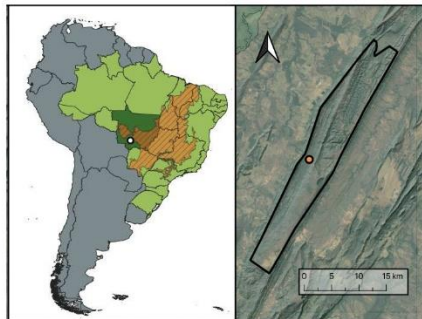
## **II. Matériels et Méthodes**

### **Site expérimental**

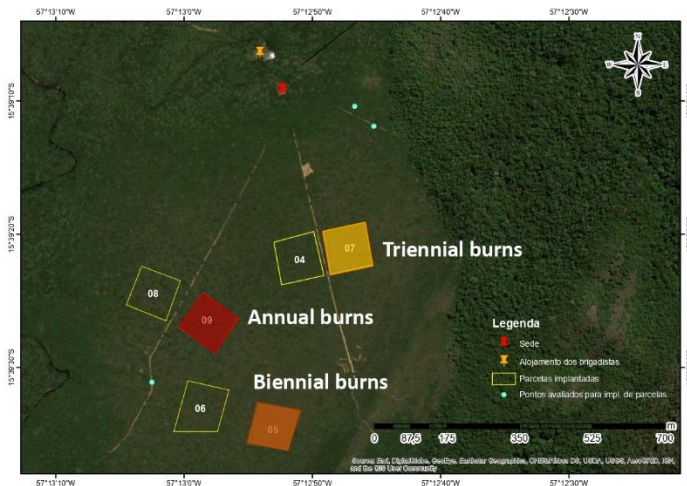
Le projet CerFogo est basé dans la station écologique de la Serra das Araras, une unité de conservation fédérale située dans l'état du Mato Grosso dans la région Centre-Ouest du Brésil. C'est une zone protégée, créée en 1982, et composée de plusieurs parcelles de forêt ou savane typique du Cerrado de 271km<sup>2</sup>, dans une zone de transition entre les biomes Cerrado, Amazônia et Pantanal (Rosan *et al.*, 2019). Le camp expérimental du projet est divisé en 6 parcelles réparties par deux, côtes à côtes : une parcelle est brûlée, l'autre ne l'est pas et sert de parcelle contrôle ou témoin que l'on nommera « control\_ » suivie du suffixe référant au régime de feu adapté (Figure 2).



## The CERFogo Project

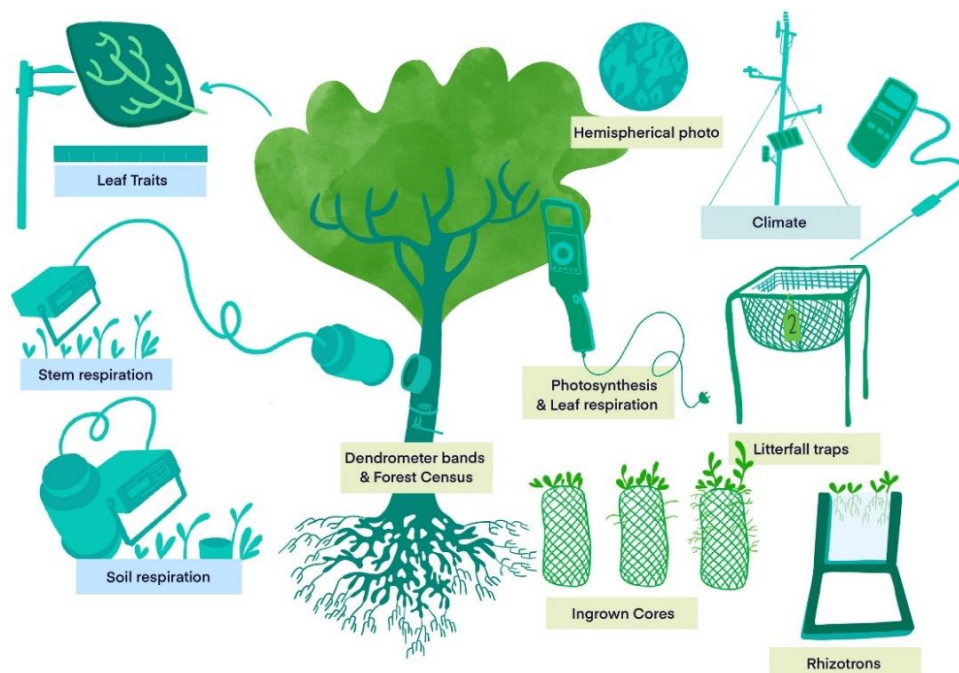


Estação Ecológica da Serra das Araras



Navarro-Rosales, F., et al, in prep

**Figure 2:** Carte de localisation du projet CerFogo et de la Serra das Araras. Chaque parcelle colorée correspond à un régime de feu différent expliqué dans le texte.



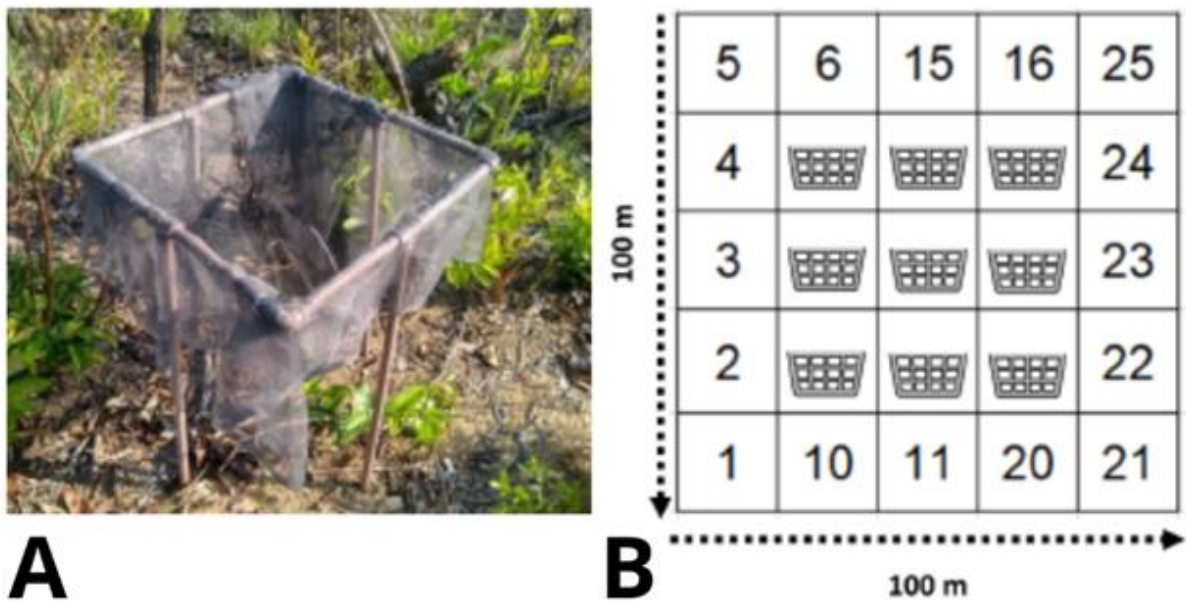
Malhi et al, 2021

**Figure 3:** Aperçu des méthodologies d'échantillonnage du GEM permettant de relever plusieurs traits caractéristiques des végétaux. Notre étude a été réalisée avec les sacs de litières appelé « Litterfall traps » sur la figure (Malhi et al, 2021).

## Matériel et stratégie de collecte des litières

Ce projet rentre dans le cadre du réseau mondial de surveillance des écosystèmes, GEM pour le réseau Global Ecosystems Monitoring network, en apportant un protocole précis et standardisé de recueil des données sur les traits fonctionnels des végétaux tel que nous montre la figure 3 (Malhi *et al.*, 2021). La collecte des litières a été réalisée grâce à des pièges fabriqués à partir de tuyaux en PVC en forme de carré mesurant 50 × 50 cm. La figure 4A nous indique comment le piège est disposé, à 1 mètre au-dessus du sol afin que les feuilles soient déposées à l'intérieur (Oliveras Menor *et al.*, 2024). Il se compose d'un filet fixé au cadre où se trouvent des sacs en papier utilisés pour collecter le matériel végétal. Chaque piège a été installé proche des 15 plus grands arbres compris entre 20 À 25 cm de diamètre au centre de la parcelle (Oliveras Menor *et al.*, 2024). Afin de les différencier, chaque parcelle de 100 x 100 mètres a été divisée en 25 sous-parcelles de 20 x 20 mètres avec attribution d'un numéro pour chacune d'entre elles et orientées vers le Nord comme l'indique la figure 4B (Oliveras Menor *et al.*, 2024). Les pièges à litières ont été installés dans les neufs sous-parcelles du centre de la parcelle comme le montre la figure 4 B. Chaque sac est étiqueté par une série de chiffres comme suit : 5.17 où le chiffre 5 correspond au numéro de la parcelle (« plot\_code » compris entre 4 et 9) et 17 au numéro de la sous-parcelle correspondante. Cette notation correspond à la variable « litterfall\_trap\_num » dans le jeu de données. La collecte des litières de données a été effectuée tous les 15 jours entre 2018 et 2020, puis une fois par mois de 2021 à 2023. Le nombre de jours entre les collectes a été noté dans la variable « DaysBetween ». Il y eut une interruption de collecte entre 2020 et 2021 en raison de la crise sanitaire du COVID-19, d'où l'absence de données visibles dans notre base entre le mois d'avril et juillet 2020. Le jeu de données est précisé de la manière suivante : le code de la parcelle « plot\_code », la sous-parcelle « sub\_plot », l'année « year », le mois « month », le jour « days », le numéro de piège à litière « litterfall\_trap\_num », la taille du piège « size », les différentes catégories de litière avec leurs biomasses ainsi que la valeur totale pour chaque sous-parcelle de parcelle, la date de collecte « date » et le nombre de jours entre les collectes « DaysBetween ». Le matériel végétal est recueilli, stocké à chaque collecte, puis séché au four à 48 °C pendant 2-3 jours jusqu'à ce qu'ils soient de poids constant qui représente la biomasse (Navarro-Rosales, F., *et al.*, in prep ; Malhi *et al.*, 2021 ; Oliveras Menor *et al.*, 2024). La composition de chaque litière est précisée selon le poids des feuilles, brindilles, fleurs, fruits, graines et autres composants tel que les études le suggèrent (J *et al.*, 2010). Ensuite, un calcul est effectué sur cette masse afin d'en déterminer la productivité primaire de chaque composant et son total d'après le protocole GEM (Navarro-Rosales, F., *et al.*, in prep ; Malhi *et al.*, 2021). Étant une collecte en continu, la quantité de masse recueillie à chaque date correspond au cumul de litières dans les pièges entre les collectes. Les paniers sont vidés entre chaque collecte, puis le dispositif est démonté et retiré de la sous-parcelle avant chaque incendie et est remis en place une fois que les végétaux de la parcelle ne brûlent plus. Il est supposé que la quantité de litière collectée est équivalente à la productivité des feuilles en négligeant les pertes potentielles de biomasse foliaire par herbivorie ou décomposition. Enfin, il est également supposé que la litière collectée dans les pièges soit représentative de l'ensemble de la parcelle.





Oliveras Menor et al., 2024

**Figure 4:** (A) Photo d'un piège à litière ; (B) schéma du quadrillage des sous-parcelle pour disposer les pièges à litières dans chaque parcelle étudiée (Oliveras Menor et al., 2024).

## Régimes de feu :

Les régimes de feu sont réalisés sur les parcelles dédiées comme un feu contrôlé en superficie jusqu'à une hauteur définie et dure entre 3 et 4 heures par parcelle (Oliveras Menor *et al.*, 2024). Le choix du régime de feu a été défini en fonction de la fréquence des intervalles des feux contrôlés en nombre d'année : « annuel » pour un incendie tous les ans, « bisannuel » pour un tous les deux et « trisannuel » pour un tous les trois ans. Nous parlerons de parcelle annuelle, bisannuelle et trisannuelle dans notre étude. Le dernier incendie contrôlé date du 12 septembre 2023 et les parcelles contrôlées non brûlées n'ont pas subi d'incendie depuis plus de 30 ans, date correspondant au dernier incendie accidentel recensé.

## Analyse statistique :

Les parcelles ont ainsi été classifiées selon leur composition : feuilles, branches, fruits, fleurs, graines, autres et le total de productivité primaire de chaque sous-parcelle en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ . Un suivi chronologique bi-hebdomadaire, de 2018 à 2020 et mensuel de 2021 à 2023, a été également mis en place pour chaque mesure. Les variables de la productivité des litières sont quantitatives continues tandis que celle des régimes sont qualitatives avec trois modalités différentes selon les régimes de feu : « annuel », « bisannuel » et « trisannuel ». Chacune d'entre-elles est associée à son homologue sans déclenchement de feux : « control\_an » pour « annuel », « control\_bi » pour « bisannuel » et « control\_tri » pour « trisannuel ». Les parcelles brûlées et non brûlées d'un même couple de régime de feu se situent dans la même zone géographique, mais peuvent présenter des différences de végétation entre elles. C'est le cas de la parcelle « trisannuel » qui est la plus proche de son témoin « control\_tri » mais également celle avec qui le plus de différence de végétation. Toutefois, cette analyse de la différence de végétation n'a pas été prise en compte dans notre étude et peut constituer un point à améliorer. Avant toute analyse, une mise en forme des données a été effectuée afin de supprimer les données manquantes et les erreurs de notations lors de la collecte de la base de données. Pour procéder à l'ensemble de nos analyses, nous utiliserons les fonctionnalités standards du logiciel R (version 4.3.3.) avec l'interface R-Studio ainsi que les packages ggplots2, lubridate, dplyr, tidyr et openxlsx. Les données sont organisées en chrono séquence et présentent une structure temporelle dans leur distribution. En effet, plusieurs études ont montré que les tombées de litières étaient soumises à une saisonnalité marquée (Brant *et al.*, 2017 ; Costa *et al.*, 2020). Il y a donc une dépendance des valeurs de chaque date de collecte les unes des autres, rendant l'interprétation difficile des données. Il est alors possible de fixer l'allure d'une courbe représentative des données à partir des caractéristiques du phénomène naturel à expliquer (Huet *et al.*, 1992). Par conséquent, un modèle non linéaire est plus amène de représenter la saisonnalité de nos données grâce à une fonction de régression adaptée. Les paramètres choisis de la fonction doivent présenter une signification cohérente dans l'allure de la courbe et peuvent amener à une interprétation assez réaliste du phénomène naturel observé (Huet *et al.*, 1992). Ainsi, les modèles ont été construits selon les réponses de la productivité primaires des parcelles face aux régimes de feu. Par conséquent chaque parcelle a été modélisée avec la même équation définie selon des paramètres bien précis qui varient en fonction de la réponse face des végétaux de la parcelle.

Les moyennes de productivité primaire en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  de chaque parcelle, par date de collecte, ont été utilisées pour la modélisation en fonction du temps écoulé entre la première date de collecte (1<sup>er</sup> avril 2018) et la dernière (13 décembre 2023). Les données collectées en 2024 n'ont pas été traitées, car elles ne constituaient pas une année complète et auraient influencé l'interprétation des résultats. L'équation de la fonction de régression est réalisée en tenant compte de la saisonnalité des données avec une allure oscillante et des périodes

similaires entre elles. Cela peut être représenté le plus vraisemblablement par la fonction sinus(x) avec un « a » dans le sinus qui contrôle la période d'oscillation de la courbe représentative de la fonction. Étant un modèle non linéaire, le temps en « x » est multiplié par la période  $2\pi$  de base puis divisé par « a » pour représenter le cycle en jours des périodes. Un autre paramètre « c » est associé à « x » tel que « x-c » comme un paramètre de position en jours des oscillations sur l'axe des abscisses. La constante 1 est additionné à notre fonction, telle que  $f(x) = \sin\left(\frac{2\pi(x-c)}{a}\right) + 1$  soit positive afin de conserver des conditions naturelles. L'ensemble de la fonction est monté à la puissance « p » sans dimension afin de pouvoir contrôler l'asymétrie des oscillations, notamment en termes de pics et de l'écrasement entre-elles. Pour illustrer l'amortissement des oscillations au cours du temps, la fonction est associée à une autre fonction intermédiaire, la fonction exponentielle négative est ajustée telle que  $f(x) = e^{-bx} \times \sin\left(\frac{2\pi(x-c)}{a} + 1\right)$  où « b », compris entre -1 et 1, est en jours<sup>-1</sup> et contrôle l'amortissement de la courbe. Pour caractériser l'intensité de l'amplitude des oscillations, un nouveau paramètre « A » en MgC.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> est associé à l'équation. Enfin, pour définir une valeur minimale des oscillations, un dernier paramètre « Base » en MgC.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> est additionné au produit des deux autres fonctions. Par conséquent, les productivités primaires totales des toutes les litières ainsi que celles des feuilles et des branches ont été modélisées à l'aide de l'équation 1.

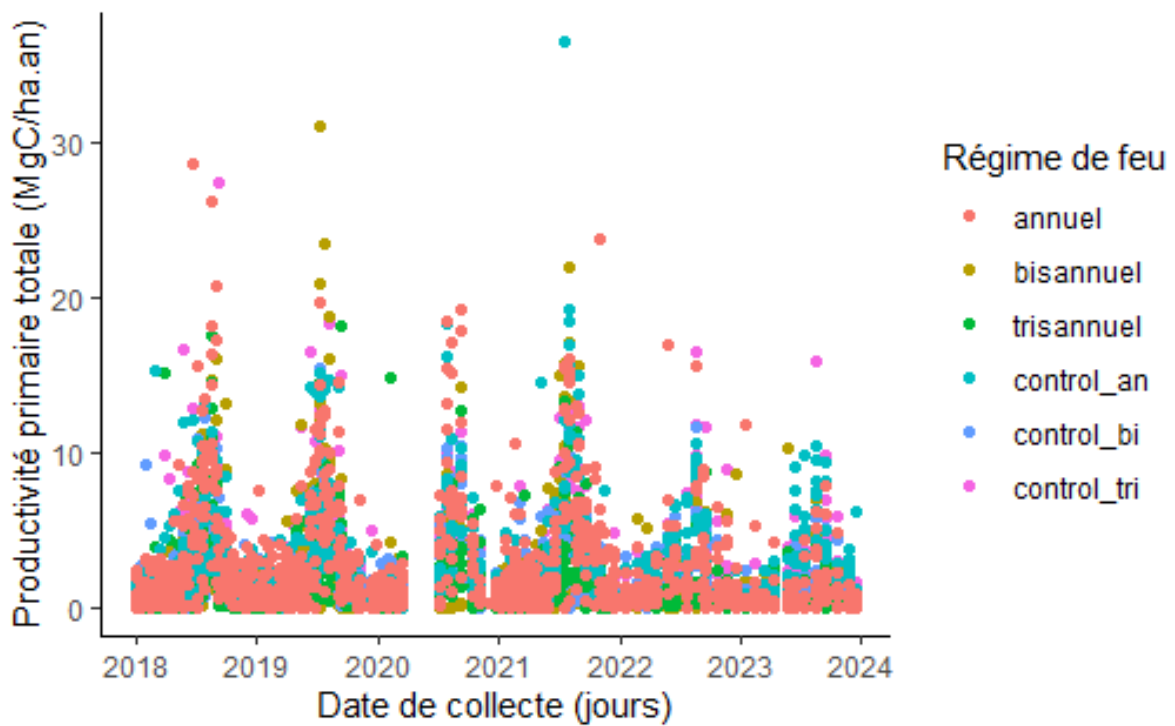
$$\textbf{Equation 1: } f(x) = \text{Base} + A \times e^{-bx} \times \left[ \sin\left(\frac{2\pi(x-c)}{a}\right) + 1 \right]^p$$

Un jeu de données de l'aire basale de la végétation de chaque parcelle nous a été fournie mais nous n'avons pas eu le temps de l'analyser correctement. Ainsi, nous ne la présenterons pas dans nos résultats, mais tiendront donc des différences d'aire basale entre les parcelles dans notre discussion (voir Annexe 5).

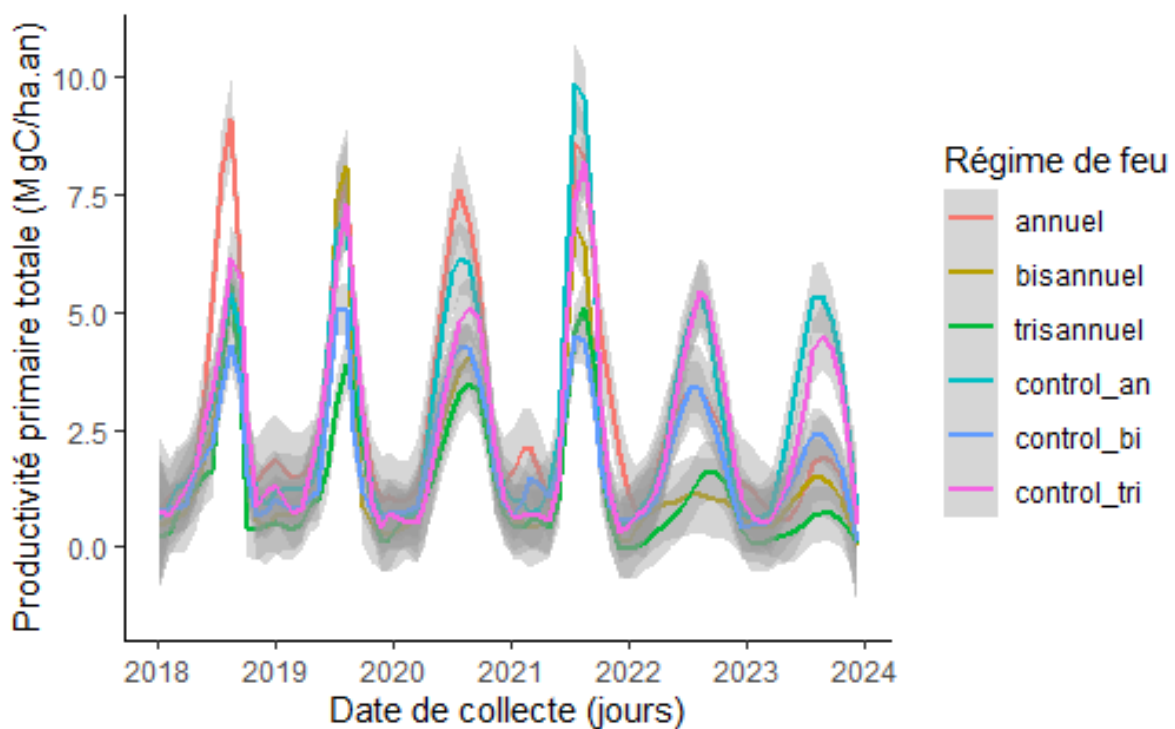
### III. Résultats

#### Effet des régimes de feu sur la dynamique de la productivité primaire totale :

Un suivi de la productivité primaire totale des litières des parcelles en fonction des différentes dates de collectes a été réalisé dans la figure 5. Il y a bien saisonnalité oscillante de la productivité primaire au cours du temps telle qu'elle est attendue. Concernant les régimes de feu, le graphique présente de fortes variations dans le temps entre les parcelles mais, de manière générale, la productivité primaire totale des parcelles semble diminuer avec le temps. Pour confirmer cette tendance, une LOESS régression de la fonction geom\_smooth du package ggplot2 de R studio afin d'obtenir un lissage de la distribution des points et mettre en évidence les tendances identifiées dans la figure 5. Le manque de points constaté en 2020 correspond à la non-réalisation de collecte pendant la pandémie qui sera corrigé grâce à la LOESS régression de la figure 6. La saisonnalité de la productivité primaire présente donc bien la forme oscillante comme attendue. Elle semble être similaire entre toutes les parcelles bien qu'à des degrés différents. A première vue, c'est la parcelle « annuelle » qui semble avoir l'amplitude de productivité primaire la plus importante au début de l'expérimentation en 2018, comme nous l'avons prédit, mais qui diminue avec le temps. En 2019, c'est la parcelle bisannuelle qui semble avoir le taux le plus haut de productivité primaire. A partir de 2022, ce sont les parcelles « control\_an » et « control\_tri » qui obtiennent les meilleurs taux parmi l'ensemble des parcelles, jusqu'à la fin de l'expérience, ce qui ne correspond pas à nos



**Figure 5 :** Graphique de la productivité primaire totale des litières ( $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) en fonction des dates de collecte (en jours) répartie selon le type de régime de feu des parcelles.



**Figure 6 :** LOESS régression de l'évolution de la productivité primaire totale des litières (en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) en fonction des dates de collectes (en jours) et selon le type de régime de feu des parcelles.

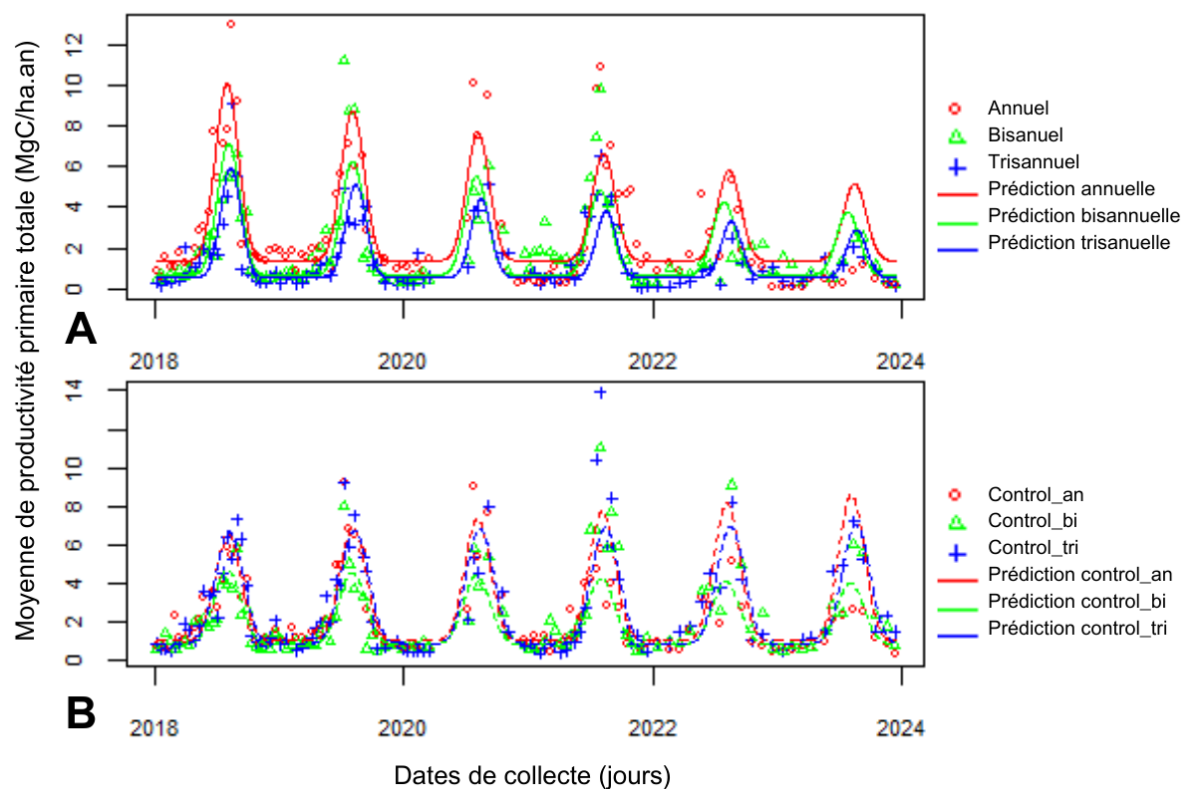
attentes. Par conséquent, la productivité primaire des litières des parcelles ayant subi des feux contrôlés diminue fortement avec le temps, tandis que celle des parcelles non brûlées semble se maintenir dans le temps. Afin de vérifier ce phénomène, un modèle non-linéaire a été défini grâce à l'équation 1, où les 3 types de régimes de feu ont été modélisés puis comparés entre eux et entre régimes brûlés et non brûlés.

La figure 7 est la représentation graphique du modèle non linéaire établi pour représenter avec le plus de vraisemblance la distribution des moyennes de productivité primaire en fonction des dates de collectes pour chaque parcelle. Il représente de manière idéaliste la distribution de nos points dans un graphique et permet d'en dégager des tendances plus claires et plus précises. Il peut être encore amélioré de différentes manières possibles mais, par soucis de temps, nous avons décidé de nous contenter de cette modélisation. Les cas de surexpression ou sous-expression de nos points par le modèle seront abordés dans la discussion. Chaque modèle représente une parcelle avec son régime de feu et présentent des valeurs de paramètres différents dans le tableau 1. Afin d'analyser l'effet des fréquences de feu sur la dynamique de productivité primaire des litières, les paramètres « Base », « A » et « b » sont les plus adaptés à répondre à notre problématique.

Le premier paramètre « Base » représente la position verticale des oscillations sur l'axe des ordonnées exprimé en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ . Écologiquement, cela représente le seuil minimal idéaliste de la production primaire moyenne dans le temps. Nous voyons ici qu'il y a peu de variation de valeur pour les parcelles contrôles, comprises entre 1 et  $0.9 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ , mais qu'elle varie davantage pour les parcelles brûlées. En effet, la parcelle « annuelle » présente la valeur la plus importante ( $\text{Base} = 1,393 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ), suivie par la « bisannuelle » ( $\text{Base} = 0,674 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) et enfin trisannuelle ( $\text{Base} = 0,562 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ), presque trois fois inférieure à l'annuelle. Par conséquent, la parcelle « annuelle » présente des valeurs minimales supérieures à toutes les autres parcelles, même non brûlées.

Le paramètre « A » symbolise l'intensité d'oscillations en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  des courbes au cours du temps. Plus il est grand, plus la taille des oscillations sera importante et donc plus les pics de productivité seront importants. Les valeurs de « A » sont comprises entre  $0.025 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  et  $0.325 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ . Il y a une différence 10 fois supérieure entre les parcelles avec les valeurs maximales et minimales correspondantes aux parcelles « control\_tri » ( $A = 0,335 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) et « trisannuelle » ( $A = 0,025 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ). De plus, les parcelles non brûlées obtiennent des amplitudes moyennes supérieures aux parcelles brûlées, ce qui n'était pas attendu. La parcelle « annuelle » obtient une valeur de  $0,156 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  tandis que son témoin « control\_an » obtient une valeur de  $0,205 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$  ; de même pour la parcelle bisannuelle ( $A = 0,109 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) et « control\_bi » ( $A = 0,188 \text{ MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ). La différence d'amplitude entre les régimes « annuelle » et « control\_an » est moins marquée qu'entre les régimes « bisannuel » et « control\_bi ». Ainsi, les parcelles non brûlées présentent des amplitudes moyennes de productivité primaire légèrement plus importantes que les parcelles brûlées. Toutefois, plus la fréquence de feu est faible, plus la différence d'amplitudes moyennes entre les parcelles brûlées et non brûlées est importante.

Enfin, le paramètre « b » correspond au coefficient d'amortissement des oscillations au cours du temps en  $\text{jours}^{-1}$ . S'il est positif, les oscillations vont s'amortir et diminueront au cours du temps, tandis que s'il est négatif, les oscillations vont augmenter au cours du temps. Ce coefficient s'interprète comme étant le taux de réponse des végétaux face aux incendies pour les parcelles brûlées et face aux perturbations aléatoires pour les parcelles non brûlées. S'il est négatif, cela indique une réponse positive et donc un accroissement de la productivité primaire dans le temps. À l'inverse, s'il est positif, il indique une réponse négative des végétaux



**Figure 7 :** Représentations graphiques des modèles non linéaires de la distribution des moyennes de productivité primaire totale des litières (en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) selon le type de régime de feu des parcelles brûlées (A) et non brûlées (B) en fonction des dates de collecte (en jours).

**Tableau 1 :** Paramètres arrondis de chaque modèle pour la productivité primaire totale des parcelles en fonction de leur régime de feu. Les intervalles de confiance sont détaillés en annexe 1.

Modèles Non-Linéaires	a (jours)	b ( $\text{jours}^{-1}$ )	c (jours)	Base ( $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ )	p	A ( $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ )
An	368,864	0,00045	114,64	1,393	5,935	0,156
Bi	363,807	0,0004	120,79	0,674	6,016	0,109
Tri	367,91	0,00046	125,35	0,562	7,876	0,025
Ct_An	366,359	-0,00017	114,64	1,069	4,702	0,205
Ct_Bi	366,256	0,00011	120,79	0,869	4,388	0,188
Ct_Tri	368,341	-0,00003	125,35	0,892	4,1	0,335

face au feu et donc une diminution de la productivité primaire dans le temps. Ainsi, les parcelles « control\_an » et « control\_tri » obtiennent des valeurs négatives ( $b = -0,00017 \text{ jours}^{-1}$  et  $b = -0,00003 \text{ jours}^{-1}$ ) ce qui indique qu'en moyenne, la productivité primaire totale de leurs litières augmente dans le temps. Néanmoins, avec une p-value de 0.6286, l'hypothèse nulle n'est pas rejetée et par conséquent, le paramètre « b » de la parcelle « control\_tri » n'est pas significativement différent de 0. Cela implique qu'il n'y a pas de variation de productivité primaire dans le temps pour cette parcelle qui se maintient. En revanche, les parcelles brûlées présentent des valeurs positives, signifiant une diminution de la productivité primaire totale de leur litière dans le temps. La parcelle avec le résultat le plus important est la trisannuelle ( $b = 0,00046 \text{ jours}^{-1}$ ) qui n'est pas significativement différentes de « annuelle » ( $b = 0,00045 \text{ jours}^{-1}$ ) d'après les intervalles de confiance (voir Annexe 1). Quant à la parcelle bisannuelle, elle obtient la plus petite valeur entre les trois parcelles brûlées de  $0,0004 \text{ jours}^{-1}$  qui est significativement différentes de 0. Néanmoins, nous remarquons que la parcelle control\_bi présente aussi une valeur positive ( $b = 0,0001 \text{ jours}^{-1}$ ) significativement différentes des parcelles « annuelle » et « trisannuelle » mais qui n'est significativement différentes de 0 (p-value = 0.223). Par conséquent, la parcelle « control\_bi » ne subit également pas de variation des moyennes de sa productivité primaire dans le temps.

#### Effet des régimes de feu sur la saisonnalité de la productivité primaire totale :

L'étude de l'effet d'un changement de fréquence de feu sur la saisonnalité de la productivité primaire correspondrait à analyser plusieurs aspects du cycle. Les modèles réalisés précédemment permettent de rendre compte d'un effet du feu sur la saisonnalité, notamment grâce à l'interprétation écologique des paramètres « a », « c » et « p ».

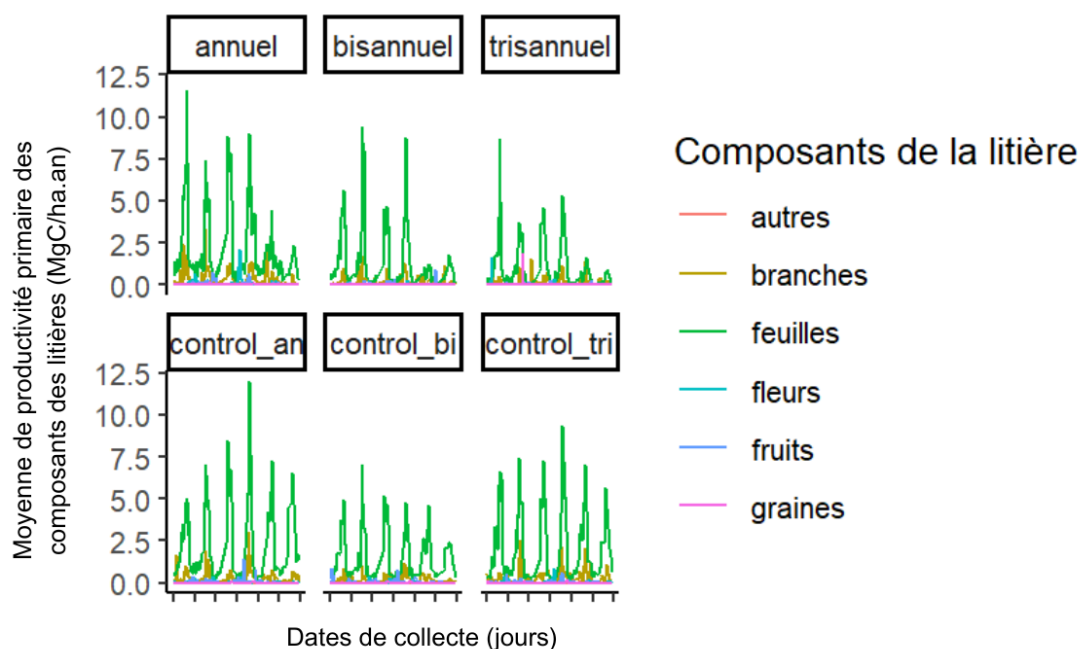
Le coefficient « a » correspond à la période des oscillations en jours de notre fonction, ou plutôt la durée d'un cycle de productivité primaire au cours d'une année. Les valeurs sont comprises entre 367,91 et 363,807 jours, ce qui correspond à nos attentes d'une durée normale de 365 jours soit 1 an. Il n'y a pas de différences entre la durée des cycles des parcelles brûlées et non brûlée. La parcelle avec le cycle le plus court est la « bisannuelle » avec 363,807 jours, tandis que celle avec le cycle le plus long correspond à la parcelle « annuelle » avec 368,8634 jours. Par conséquent, la présence du feu n'a pas d'impact sur la durée du cycle de productivité primaire de nos parcelles.

Le paramètre « c » représente la position des oscillations sur l'axe des abscisses également exprimé en jours. Les parcelles brûlées et non brûlées partagent la même valeur, soit 114,639 jours pour « annuelle » et « control\_an », 120,78 jours pour « bisannuelle » et « control\_bi » et enfin 125,35 jours « trisannuelle » et « control\_tri ». De plus, l'ordre des valeurs dépend de la fréquence de feu : plus il est important, plus la valeur du paramètre « c » diminue.

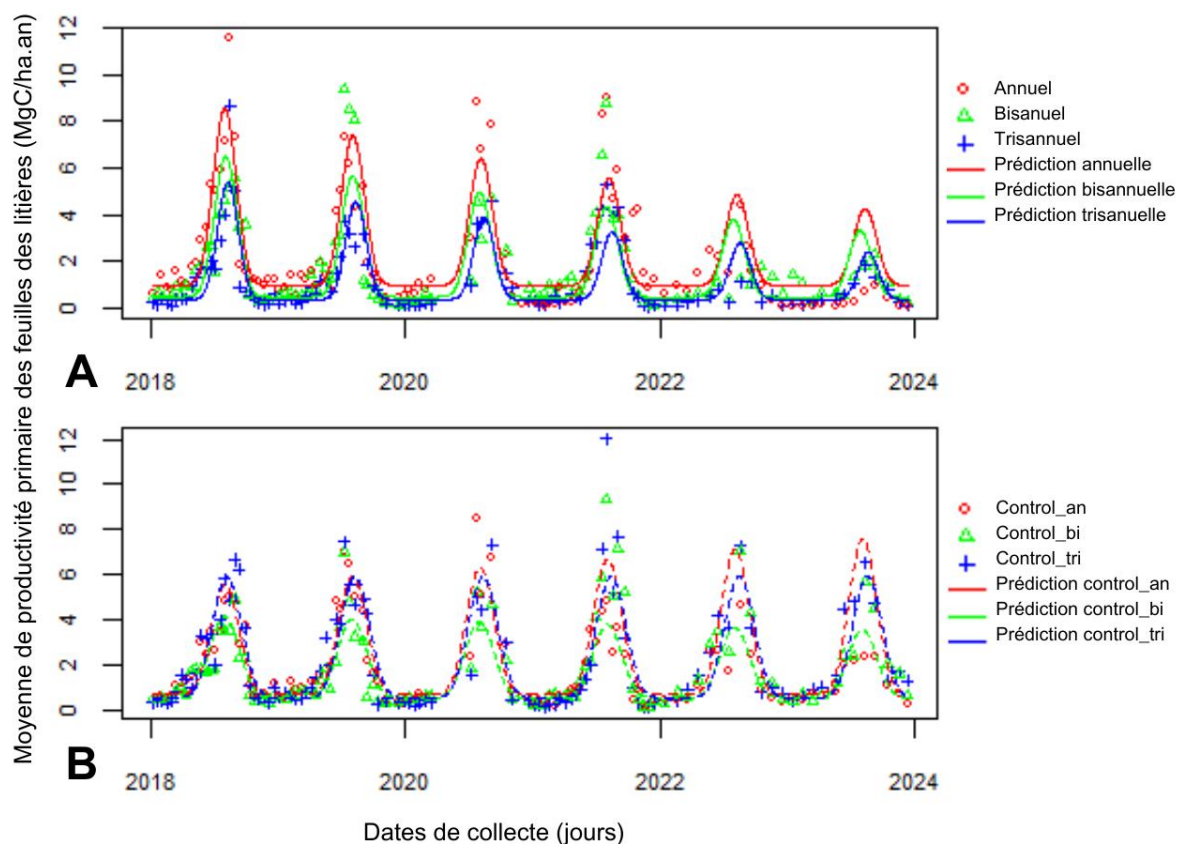
Le paramètre puissance p est sans unité et permet de contrôler l'allure des oscillations de la courbe notamment sur la forme des pics et de l'écrasement de la courbe. Plus sa valeur augmente, plus les oscillations de la courbe seront asymétriques avec des pics et écrasements très prononcés, symbolisant alors une instabilité dans le cycle de productivité primaire. Les valeurs sont comprises entre 5.935 et 7,876. Les parcelles brûlées présentent des valeurs plus élevées que les parcelles non brûlées, ce qui symbolise une instabilité plus marquée par la présence du feu. La parcelle « trisannuelle » obtient la plus grosse différence significative avec son témoin « control\_tri » ( $p = 7,876$  ;  $p = 4,1$ ). Elle a donc le cycle de productivité primaire le plus instable, malgré la faible fréquence de feux. De nouveau, c'est la fréquence de feu qui définit l'ordre de stabilité des cycles de productivité primaire des parcelles. Ainsi, la parcelle



# Effet des régimes de feu sur la productivité primaire des feuilles :



**Figure 8 :** Graphique des moyennes de productivité primaire de chaque composant des litières ( $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) selon le type régime de feu des parcelles en fonction des dates de collecte (en jours).



**Figure 9 :** Représentation graphique des modèles non linéaires de la distribution des moyennes de productivité primaire des feuilles des litières (en  $\text{MgC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ ) selon le type de régime de feu des parcelles brûlées (A) et non brûlées (B) en fonction des dates de collecte (en jours).

« bisannuelle » obtient une valeur significativement différente que la parcelle « annuelle » avec les plus petites valeurs obtenues parmi les parcelles brûlées ( $p = 6,016$  ;  $p = 5,934$ ). Par conséquent, la parcelle « annuelle » présente le cycle de productivité primaire le plus stable en la présence d'incendie fréquent. Les parcelles n'ayant pas subi d'incendie obtiennent des valeurs inférieures aux parcelles brûlées, mais ces différences ne sont pas très marquées (voir intervalle de confiance en Annexe 1).

La productivité primaire totale des parcelles est calculée comme étant la somme des productivités primaires de tous les composants collectés dans les litières. Par conséquent, chaque composant contribue à la productivité primaire totale de chaque parcelle. La figure 8 représente graphiquement l'évolution des moyennes de productivité primaire de chaque composant des litières en fonction des dates de collectes et selon le type de parcelle. Comme attendu, en moyenne, la productivité primaire des feuilles présente la même saisonnalité que la productivité primaire totale des litières des parcelles, indépendamment du type de régimes de feu. De plus, elle est beaucoup plus représentée que les autres composants, qui ont une amplitude moyenne de productivité primaire très inférieure. En termes de régime de feu, les moyennes de productivité primaire des feuilles, ainsi que des autres composants, semblent diminuer avec le temps dans les parcelles brûlées. De plus, elles semblent augmenter jusqu'en 2022, puis diminuent pour l'ensemble des parcelles non brûlées. Afin de vérifier ces tendances, un modèle non-linéaire a été dressée avec les mêmes paramètres de l'équation 1 mais des valeurs adaptées aux moyennes de productivité primaire des feuilles. Les représentations graphiques de cette modélisation sont dans la figure 9 et les paramètres sont détaillés dans le tableau 2. Les moyennes de productivité primaire des branches ont également été modélisées pour apporter un autre élément de comparaison aux modèles des feuilles. Ainsi, les résultats de cette analyse permettent de quantifier de manière idéalisée l'importance des feuilles dans la productivité primaire totale des litières des parcelles.

Les modèles des feuilles suivent globalement les mêmes tendances que les modèles de productivité totale, notamment pour la durée et la position des cycles dans le temps (paramètres « a » et « c »), qui sont similaires aux modèles totaux pour chaque régime. De plus, les rythmes de cycle de productivité primaire (paramètre « p ») sont également similaires entre eux et sont toujours définis par la fréquence de feu. Ainsi, pour les parcelles brûlées « annuelle » ( $p = 6,201$ ), la parcelle la plus brûlée a le cycle le plus régulier tandis que la moins brûlée, « trisannuelle », présente le plus irrégulier ( $p = 7,727$ ). Les parcelles non brûlées ont des cycles réguliers qui ne sont pas significativement différents entre eux (voir Annexe 2). En termes de réponse face aux feux des feuilles (paramètre « b »), la parcelle « trisannuelle » présente une réponse plus négative ( $b = 0,0005 \text{ jours}^{-1}$ ), tandis que son témoin « control\_tri » obtient une réponse plus positive ( $b = -0,000002 \text{ jours}^{-1}$ ). Ainsi, une fréquence moins élevée de feu impacte plus négativement la productivité primaire des feuilles par une diminution plus rapide dans le temps. À l'inverse, l'absence de feu entraîne une croissance ou le maintien de la productivité primaire des feuilles dans les litières. De nouveau, la parcelle « control\_bi » n'est pas significativement différente de 0, signifiant une absence de variation des moyennes de la productivité primaire des feuilles dans le temps ( $p\text{-value} = 0.1961$ ). Ces résultats, similaires à ceux des modèles de productivité primaire totale, correspondent à nos attentes. De plus, il y a une diminution globale, d'environ 30%, des valeurs minimales de productivité primaires des feuilles (paramètre « Base ») des modèles des feuilles sur chaque parcelle en comparaison aux modèles totaux. Cette valeur augmente seulement pour les parcelles « annuelle » et « bisannuelle » et diminue légèrement pour « control\_bi » et « control\_tri ». Enfin, il y a une diminution de l'amplitude moyenne de productivité primaire des feuilles

**Tableau 2 :** Paramètres de chaque modèle pour la productivité primaire des feuilles en fonction de leur régime de feu. Les intervalles de confiance des paramètres sont détaillés en Annexe 2.

Modèles Non-Linéaires	a (jours)	b (jours <sup>-1</sup> )	c (jours)	Base (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )	p	A (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )
An	368,123	0,00045	115,228	0,969	6,201	0,113
Bi	364,748	0,00041	118,973	0,47	6,348	0,081
Tri	368,188	0,0005	123,881	0,358	7,727	0,026
Ct_An	366,705	-0,00019	115,228	0,688	4,174	0,261
Ct_Bi	366,707	0,0001	118,973	0,546	3,859	0,254
Ct_Tri	368,313	-0,000002	123,881	0,558	3,809	0,381

**Tableau 3 :** Paramètres de chaque modèle pour la productivité primaire des branches de chaque parcelle en fonction de leur régime de feu. Les courbes et les intervalles de confiance des paramètres sont détaillés en annexe 3 et 4.

Modèles Non-Linéaires	a (jours)	b (jours <sup>-1</sup> )	c (jours)	Base (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )	p	A (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )
An	374,336	0,00046	107,895	0,162	3,96	0,084
Bi	347,734	-0,00008	138,63	0,114	5,033	0,013
Tri	368,451	-0,00021	119,775	0,125	15,096	0,000009
Ct_An	365,639	-0,00001	107,895	0,168	7,942	0,003
Ct_Bi	362,091	0,00001	138,63	0,084	2,621	0,053
Ct_Tri	371,874	-0,00023	119,775	0,208	11,182	0,0002

(paramètre « A ») de manière globale pour chaque parcelle brûlée, tandis qu'elle augmente pour les parcelles non brûlées. Ainsi, la présence fréquente du feu entraîne une plus grande quantité de feuilles dans les litières ce qui provoque une valeur minimale et une amplitude moyenne de productivité primaire plus importante pour les feuilles.

Afin d'avoir un élément de comparaison de l'importance des feuilles dans les litières, les moyennes de productivité primaire des branches des litières ont également été modélisées. D'abord, la durée de leurs cycles est totalement différente des autres modèles (paramètre « a »). D'une part ils augmentent pour « annuelle » (a = 374,336 jours) et « control\_tri » (a = 371,874 jours), d'autre part ils se maintiennent pour « trisannuelle » (a = 368,451 jours) et « control\_an » (a = 365,639 jours) ou alors diminuent pour « bisannuelle » (a = 347,734 jours) et « control\_tri » (a = 362,091 jours). En termes de taux de réponse face aux feux (paramètre « b »), elle est positive pour « bisannuelle », « control\_an », « trisannuelle » et « control\_tri » (Tableau 3). A l'inverse, cette réponse est négative pour « annuelle » et « control\_bi ». Ces résultats sont difficilement interprétables écologiquement, mais correspondent à nos attentes. Quant à la position des cycles dans le temps (paramètre « c »), elle varie également selon le type de régime. Dorénavant, c'est « bisannuelle » avec la plus haute valeur (c = 138.63 jours) suivie de « trisannuelle » (c = 119.775 jours) et « annuelle » (c = 107.85 jours). C'est un résultat surprenant, mais qui conforte nos attentes touchant les résultats de parcelles non brûlées et leurs homologues brûlés. Concernant l'allure cycles des branches dans les litières (paramètre « p »), elle est beaucoup plus irrégulière pour « trisannuelle » (p = 15,096) « control\_tri » (p = 11,182) que pour les autres parcelles et les autres modèles. D'autre part, les cycles des parcelles non brûlées sont globalement plus réguliers que les parcelles brûlées, sauf pour le couple « annuelle » et « control\_an » (p = 3,96 ; p = 7,942). Ainsi, le cycle des moyennes de productivité primaire des branches est plus régulier que les parcelles non brûlées, ce qui est étonnant et ne correspond pas à nos attentes. En parallèle, les valeurs minimales des moyennes de productivité primaire des branches (paramètre Base) sont également très basses en comparaison aux autres modèles. De plus, les branches obtiennent une valeur d'amplitude très inférieure aux autres modèles avec des différences très marquées entre les parcelles brûlées et non brûlées. En effet, la « bisannuelle » présente une amplitude 5 fois inférieure à celle de « control\_bi », son témoin ( $A = 0,013 \text{ MgC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$  ;  $A = 0,053 \text{ MgC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ ). Pour les autres parcelles, cette différence est amplifiée pour « annuelle », 28 inférieure que « control\_an » ( $A = 0,084 \text{ MgC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$  ;  $A = 0,003 \text{ MgC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ ) et « trisannuelle », 23 fois inférieure à « control\_tri » ( $A = 0,000009 \text{ MgC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$  ;  $A = 0,0002 \text{ MgC.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ ). Ces résultats correspondent toujours à nos attentes et confirme l'importance des feuilles dans la productivité primaire totale des litières des parcelles au détriment des autres composants tels que les branches.

#### **IV. Discussions**

##### **Biais dans la modélisation :**

Le premier point à discuter concerne le paramétrage des modèles non linéaires pour chacune des parcelles. Pour plusieurs cas, la fonction de régression présente des tendances à surestimer ou sous-estimer la distribution des données, déjà réduite aux moyennes de productivité primaire par dates de collecte pour l'ensemble et pour chaque élément des litières. Il y a déjà une grande perte d'information ainsi qu'une erreur résiduelle plus importante. Il aurait été plus souhaitable de réaliser un modèle par sous-parcelle, mais cela n'était pas envisageable dans le temps imparti du stage. Pour revenir à l'appréciation de l'expression des

modèles, nous voyons que par exemple le modèle annuel de la productivité totale a tendance à sur-représenter les données à partir de 2021. De plus, plusieurs points marginaux ne sont pas représentés par le modèle, c'est le cas pour le modèle bisannuel totale à partir de 2021 ou la sous-représentation pour la parcelle « control\_tri » totale encore en 2021. Plusieurs autres cas sont à signaler et à prendre en compte dans l'interprétation des modèles. Enfin, les modèles des feuilles et des branches semblent également ne pas représenter avec le plus de vraisemblance la distribution des données. Une autre fonction aurait été nécessaire pour représenter le plus vraisemblablement ces variables. De plus une validation plus précise de l'équation de régression aurait été nécessaire à l'aide d'une fonction de régression basé sur les paramètres des modèles ou grâce à la méthode des moindres carrés (Huet *et al.*, 1992). C'est un point à améliorer en vue d'une suite de cette étude au cours d'un prochain stage.

#### Effet des régimes de feu sur la dynamique de la productivité primaire :

Parmi les trois régimes, la dynamique de productivité primaire de la parcelle la plus fréquemment brûlée a été la moins impactée. En effet, cette parcelle présente des valeurs minimales de moyenne productivité primaire supérieure aux autres parcelles. En parallèle, c'est la parcelle avec l'aire basale la plus élevée et donc le plus de végétation, ce qui explique ce résultat. En effet, la dynamique de biomasse peut être très différente d'une zone géographique à une autre et cela dépend du type de végétation (Costa *et al.*, 2020). Ici, la parcelle avec le plus de végétation a été soumise à des feux très fréquents (annuellement) et le suivi de la productivité primaire totale a révélé une plus grande amplitude en moyenne, malgré des réponses négatives similaires aux autres parcelles. Cela peut s'expliquer grâce à un fort recrutement d'espèce et un cycle de vie plus court des litières en réponse aux feux (Saura-Mas *et al.*, 2012 ; Pivello, 2011). Ainsi, l'hypothèse que la productivité primaire augmente avec une plus haute fréquence de feu peut être validée mais nuancée. En effet, une fréquence élevée d'incendie de la végétation entraînerait une perte de nutriments des litières et donc une baisse de production de litières à long terme (Butler *et al.*, 2020). Cette diminution impacte l'amplitude moyenne de productivité primaire des parcelles brûlées, inférieure aux parcelles non brûlées. En conclusion, la présence de feu entraîne la diminution de l'amplitude de chute des litières à long terme et contribue à une baisse d'accumulation de litières et donc une baisse de la productivité primaire au bout de quelques années.

À l'inverse, la parcelle qui a subi le moins de feux a présenté la plus basse dynamique de productivité primaire. De plus, c'est la parcelle avec l'aire basale totale la plus faible, donc avec le moins de végétation, d'où les valeurs minimales les plus faibles. Par conséquent, la dynamique minimale de productivité primaire des parcelles est directement liée à la différence de végétation. Ainsi, plus l'aire basale d'une parcelle est basse, moins il y a de végétation et moins la biomasse des parcelles est importante. C'est un pattern que nous observons avec les différents types de végétation du Cerrado (Costa *et al.*, 2020). Seules les différences entre les parcelles « trisannuelle » et « control-tri » sont notables, mais peuvent également être attribuées au niveau de végétation des parcelles. Néanmoins, c'est la parcelle qui présente l'amplitude moyenne la plus basse, presque 10 fois inférieure à son témoin ainsi que la plus mauvaise réponse face aux feux. Cela se traduirait par un temps de réponse plus long face à une perturbation, ici le feu (Butler *et al.*, 2020). La différence de végétation entre les parcelles amplifie encore plus ce temps de réponse (Valenti *et al.*, 2008). Ainsi, en assumant un taux de décomposition constant, la réduction de la fréquence des incendies par trois favoriserait une accumulation de biomasse causée par la chute de litières saisonnières qui se perdrait de manière importante des incendies plus violents et dangereux (Butler *et al.*, 2020). Il y a donc une vraie influence négative à long terme des feux sur ce type de végétation ainsi qu'un manque d'adaptation causé par des incendies moins fréquents (Schmidt *et al.*, 2018). En conclusion, les résultats obtenus sont en adéquation avec nos attentes, nous avons bien une productivité primaire plus importante pour les parcelles à brûlage fréquent mais qui diminue

au cours du temps (Pivello *et al.*, 2010). Par conséquent, la végétation de la Serra das Araras dans le Cerrado présente une meilleure réponse écosystémique face à des incendies fréquents, de manière annuelle ou bisannuelle, mais pas de manière trisannuelle.

#### Effet des régimes de feu sur la saisonnalité de la productivité primaire totale :

Concernant les résultats des modèles non linéaires sur la saisonnalité, ils ont été paramétrés afin de représenter au mieux le phénomène naturel des moyennes de productivité primaire des litières. Ils mettent en évidence la différence de la dynamique d'évolution de la productivité primaire entre les parcelles au cours du temps. Avant tout, il parvient à bien représenter la saisonnalité du phénomène naturel observé. La production de biomasse s'effectue en lien avec la phénologie des plantes lorsque les éléments plus âgés des arbres tombent dans les litières (Schmidt *et al.*, 2018). Quant aux éléments plus jeunes, ils se maintiennent jusqu'à la saison sèche, période pendant laquelle il y a le plus de chute de litière contribuant à une plus forte productivité (Costa *et al.*, 2020 ; Valenti *et al.*, 2008). Néanmoins, les modèles ont été établis pour répondre à ce phénomène naturel comme le définit la paramétrage d'un modèle non linéaire (Huet *et al.*, 1992). Il faudrait adapter l'équation afin de réellement confirmer nos résultats sur la saisonnalité, notamment sur sa durée qui ne varie pas significativement entre les parcelles. Toutefois, quelques paramètres de nos modèles nous permettent d'apporter une interprétation idéaliste des phénomènes observés dans certaines parcelles, mais pas d'autres. En effet, lors du paramétrage du modèle non-linéaire, il arrive que certains paramètres n'ont pas d'interprétation écologique et demeurent des arguments mathématiques (Huet *et al.*, 1992). C'est le cas pour « c » qui nous sert à positionner les oscillations sur l'abscisses, mais est difficilement interprétable écologiquement. En termes de durée de cycles, seule la parcelle brûlée une fois tous les deux ans présentait une valeur plus petite que les autres, bien que significative (voir intervalle de confiance en Annexe 1). Graphiquement, la courbe du modèle présentait un décalage à long terme. De plus, cette parcelle n'a pas subi les incendies sur les mêmes années que les deux autres. En effet, les feux contrôlés ont eu lieu en 2019 pour la parcelle bisannuelle, tandis qu'ils ont démarré en 2018 pour les autres parcelles. Cela peut causer des biais. Par conséquent, notre modèle ne permet pas de rendre compte d'un impact sur la durée du cycle de productivité primaire des litières.

Le modèle nous permet d'interpréter seulement l'allure de la saisonnalité et de constater les éventuelles variations de cycle entre les parcelles. Ainsi, les résultats montrent que les parcelles ayant été brûlées le moins fréquemment présentent les cycles de productivité primaire moyenne les plus instables, avec des variations saisonnières beaucoup plus marquées. De plus, c'est la parcelle la moins brûlée qui présentait la réponse la plus négative aux feux, ce qui entraîne un temps d'adaptation plus long et donc des variations saisonnières beaucoup plus prononcées (Butler *et al.*, 2020). Ainsi, les parcelles non brûlées présentent un cycle beaucoup plus régulier que les parcelles brûlées. Toutefois, la stabilité des cycles des parcelles brûlées est dépendante de la fréquence d'incendie. En effet, une fréquence plus élevée d'incendie entraînerait une régénération plus rapide des feuilles ou une synchronisation de la floraison après feu par exemple (Pivello, 2011 ; Souza *et al.*, 2017). Cela entraîne donc un cycle plus régulier face à la régularité de la perturbation causée par le feu. De plus, l'alternance entre des zones incendiées et non incendiées peut être responsable d'une riche diversité d'espèces végétales du Cerrado, notamment grâce à une colonisation des zones récemment brûlées par de nouvelles espèces (Simon *et al.*, 2009). En conclusion, les résultats sont en partie en adéquation avec nos prédictions, malgré le problème de paramétrage du modèle qui ne nous a pas permis de répondre complètement à notre problématique. En outre, la végétation de la Serra das Araras au Cerrado présente un cycle plus régulier de productivité primaire de ses litières qui est naturellement adapté à une haute fréquence de feu. A l'inverse, diminuer la fréquence du feu n'est pas favorable pour le cycle de productivité primaire des litières des végétaux du Cerrado.

## Effet des régimes de feu sur la productivité primaire des feuilles et des branches :

Les résultats obtenus de la productivité primaire des feuilles suivent les mêmes dynamiques que la productivité primaire totale des litières tandis que celle des branches sont totalement différentes. Les branches sont naturellement moins présentes dans la litière avec également des variations saisonnières plus importantes et irrégulières (Carayugan *et al.*, 2023). Par conséquent, les valeurs de productivité minimale sont très basses en comparaison aux autres éléments et aux totales. En parallèle, il y a très peu de différences obtenues entre la dynamique de la productivité primaire des feuilles et la totale des litières. En effet, les feuilles sont présentes dans les litières entre 60 et 70% confirmant une forte corrélation entre les feuilles et la productivité primaire des litières (J *et al.*, 2010 ; Girardin *et al.*, 2014). De plus, les résultats révèlent des valeurs minimales de productivité primaire moyenne des feuilles environ 30% inférieure pour toutes les parcelles, burlées ou non, ce qui correspond à nos attentes. Ainsi, une forte fréquence d'incendie a un effet négatif à long terme sur les feuilles dans un premier temps puis sur la productivité primaire des litières. Néanmoins, la parcelle la moins brûlée et avec le moins d'arbre, subit une perte de productivité primaire des feuilles plus rapide, ce qui n'était pas attendue. En effet, une diminution du nombre d'arbre entraîne la diminution plus rapide de chute de feuilles dans les litières et donc une diminution de biomasse plus rapide dans les litières (Valenti *et al.*, 2008). D'autre part, le type de feuille, différent entre les parcelles, peut également faire varier la quantité de carbone stockée ce qui modifie la productivité primaire entre les parcelles (Carayugan *et al.*, 2023). De plus, les feuilles sont beaucoup plus sensibles à la présence du feu et dictent des cycles de productivité primaire des litières moins réguliers. En effet, les feuilles soumises à des feux fréquents présentent naturellement des adaptations physiologiques en réponse aux feux telles qu'une croissance plus rapide après son passage (Souza *et al.*, 2017). En conclusion, notre hypothèse est validée, les feuilles sont l'élément qui représente le mieux la réponse de la productivité primaire face aux feux.

Une plus grande présence de feuilles dans les litières soumises à n'importe quelle fréquence de feux entraîne une diminution de productivité primaire des litières du Cerrado à long terme et causent des variations saisonnières beaucoup plus importantes. En revanche, le Cerrado est un biome avec une grande diversité de végétaux (Simon *et al.*, 2009 ; Ratter *et al.*, 1997). D'après la classification MapBiomas, le Cerrado se répartit en plusieurs types de végétation qui décrivent des paysages telles que des prairies boisées, des savanes et des forêts en formation (Rosan *et al.*, 2019 ; Costa *et al.*, 2020). En effet, il existe des variations de productivité primaire en fonction du type de végétation et l'âge des arbres (Brant *et al.*, 2017). Cette diversité de la flore n'a pas été prise en compte dans notre étude ainsi que l'aire basale des parcelles qui aurait permis de normaliser l'effet de la végétation sur la productivité primaire totale des parcelles. Ces approches peuvent constituer une voie d'amélioration de l'étude.

## **V. Conclusions**

Cette étude a montré qu'une haute fréquence de feu dans le Cerrado entraîne une plus haute productivité primaire des litières mais qui diminue au cours des années. Ainsi, une forte fréquence de feux entraîne une plus grande production de litière et donc une plus grande productivité primaire. Cependant, cette forte fréquence implique également une mortalité des végétaux causant moins de production de litières et donc une diminution de productivité primaire au cours du temps. À l'inverse, les feux moins fréquents entraînent une plus grosse accumulation de biomasse qui se perd de manière importante en présence de feux et fait chuter la productivité primaire des litières. D'autre part, les types de feuilles diversifiés du Cerrado représentent le mieux la réponse au feu de la productivité primaire de ces litières.



notamment en y contribuant à environ 70%. Par conséquent, une forte fréquence d'incendie entraîne une plus grosse production de feuilles dans les litières en réponse à cette perturbation. Étant la savane tropicale la plus diversifiée, l'adaptation des plantes varie énormément selon le type de végétation qui n'a pas été pris en compte dans l'étude. L'aire basale fournie aurait permis de quantifier la différence de végétation et de normaliser la productivité primaire en fonction du type de végétaux présents dans chaque parcelle. Par conséquent, intégrer la mortalité de chaque espèce végétale permettrait d'adapter au mieux le type de gestion environnementale à adopter face aux feux dans le Cerrado, dans d'autres biomes du Brésil et dans le monde.

## VI. Bibliographie

- Brant A., Seedre M., Brassard B., & Taylor A. 2017. The contribution of litterfall to net primary production during secondary succession in the boreal forest. *Ecosystems*, 20. DOI : 10.1007/s10021-016-0063-2
- Butler O., Lewis T., Rezaei Rashti M., & Chen C. 2020. Long-term fire regime modifies carbon and nutrient dynamics in decomposing eucalyptus pilularis leaf litter. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3. DOI : 10.3389/ffgc.2020.00022
- Carayugan M.B., An J.Y., Han S., & Park B. 2023. Litterfall and element fluxes in secondary successional forests of South Korea. *Ecological Indicators*, 156, p. 1470-160. DOI : 10.1016/j.ecolind.2023.111096
- Colli G.R., Vieira C.R., & Dianese J.C. 2020. Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. *Biodiversity and Conservation*, 29(5), p. 1465-1475. DOI : 10.1007/s10531-020-01967-x
- Costa A., Bruna E., & Vieira-Neto E. 2020. Annual litter production in a Brazilian Cerrado woodland savanna. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 82, p. 65-69. DOI : 10.2989/20702620.2019.1686691
- Navarro-Rosales, F., Carniello, M.A., Cruz, W.J.A., Oliveira, F.C., Zhang-Zheng, H., Corrêa, V.L.O., Andrade, M.L.F., Malhi, Y., Hector, A. & Oliveras Menor, I. (2024) The effect of fire on the carbon fluxes and productivity of Brazilian woodland savannas (In prep.).
- Girardin C.A.J., Espejob J.E.S., Doughty C.E., Huasco W.H., Metcalfe D.B., Durand-Baca L., Marthews T.R., Aragao L.E.O.C., Farfán-Rios W., García-Cabrera K., Halladay K., Fisher J.B., Galiano-Cabrera D.F., Huaraca-Quispe L.P., Alzamora-Taype I., Eguiluz-Mora L., -Revilla N.S., Silman M.R., Meir P., & Malhi Y. 2014. Productivity and carbon allocation in a tropical montane cloud forest in the Peruvian Andes. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), p. 107-123. DOI : 10.1080/17550874.2013.820222
- Huasco W.H., Girardin C.A.J., Doughty C.E., Metcalfe D.B., Baca L.D., Silva-Espejo J.E., Cabrera D.G., Aragão L.E.O.C., Davila A.R., Marthews T.R., Huaraca-Quispe L.P., Alzamora-Taype I., Mora L.E., Farfán-Rios W., Cabrera K.G., Halladay K., Salinas-Revilla N., Silman M.R., Meir P., & Malhi Y. 2014. Seasonal production, allocation and cycling of carbon in two mid-elevation tropical montane forest plots in the Peruvian Andes. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), p. 125-142. DOI : 10.1080/17550874.2013.819042
- Huet S., Jolivet E., & Messéan A. 1992. *La régression non-linéaire : méthodes et application en biologie*. Paris : INRA Edition, 236 p.
- J C., Navarrete D., Almeida S., Alvarez-Davila E., Aragão L., Bonal D., Châtelet P., Silva Espejo J., J.-Y G., Hildebrand P., Jiménez E., S P., Penuela M., Phillips O., Stevenson P., & Malhi Y. 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, 7. DOI : 10.5194/bg-7-43-2010
- Klink C. & Machado R. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19, p. 707-713. DOI : 10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x
- Loidi J., Navarro-Sánchez G., & Vynokurov D. 2022. Climatic definitions of the world's terrestrial biomes. *Vegetation Classification and Survey*, 3, p. 231-271. DOI : 10.3897/VCS.86102

- Malhi Y., Girardin C., Metcalfe D.B., Doughty C.E., Aragão L.E.O.C., Rifai S.W., Oliveras I., Shenkin A., Aguirre-Gutiérrez J., Dahlsjö C.A.L., Riutta T., Berenguer E., Moore S., Huasco W.H., Salinas N., da Costa A.C.L., Bentley L.P., Adu-Bredu S., Matthews T.R., Meir P., & Phillips O.L. 2021. The Global Ecosystems Monitoring network: Monitoring ecosystem productivity and carbon cycling across the tropics. *Biological Conservation*, 253, p. 108889. DOI : 10.1016/j.biocon.2020.108889
- Navarro-Rosales, F., Carniello, M.A., Cruz, W.J.A., Oliveira, F.C., Zhang-Zheng, H., Corrêa, V.L.O., Andrade, M.L.F., Malhi, Y., Hector, A. & Oliveras Menor, I. (2024) The effect of fire on the carbon fluxes and productivity of Brazilian woodland savannas (In prep.)
- Oliveras Menor I., Alves da Cruz W.J., Oliveira de Barros F., Souza Ferreira C., Navarro Rosales F., & Carniello M.A. 2024. Protocol for monitoring carbon dynamics in Cerrado vegetation. *Zenodo*, DOI : <https://doi.org/10.5281/zenodo.10579133>
- Pivello V. 2011. The use of fire in the Cerrado and Amazonian rainforests of Brazil: past and present. *Fire Ecology*, 7, p. 24-39. DOI : 10.4996/fireecology.0701024
- Pivello V.R., Oliveras I., Miranda H.S., Haridasan M., Sato M.N., & Meirelles S.T. 2010. Effect of fires on soil nutrient availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant and Soil*, 337(1), p. 111-123. DOI : 10.1007/s11104-010-0508-x
- Ratter J.A., Ribeiro J., & Bridgewater S. 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80, p. 223-230. DOI : 10.1006/anbo.1997.0469
- Rosan T.M., Oliveras I., Wagner F., & Aragão L. 2019. *Woody encroachment in the transitional zone between Amazônia-Cerrado-Pantanal*.
- Saura-Mas S., Estiarte M., Peñuelas J., & Lloret F. 2012. Effects of climate change on leaf litter decomposition across post-fire plant regenerative groups. *Environmental and Experimental Botany*, 77, p. 274-282. DOI : 10.1016/j.envexpbot.2011.11.014
- Schmidt I., Carvalho Moura L., Ferreira M., Eloy L., Sampaio A., Dias P., & Berlinck C. 2018. Fire management in the Brazilian Savanna: first steps and the way forward. *Journal of Applied Ecology*, 55. DOI : 10.1111/1365-2664.13118
- Simon M., Grether R., Queiroz L., Skema C., Pennington R., & Hughes C. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, p. 20359-64. DOI : 10.1073/pnas.0903410106
- Souza J., Lúcia A., Albino S., Henrique C., & Prado C.H.B.A. 2017. Evidence of the effects of fire on branching and leaf development in Cerrado trees. *Acta Botanica Brasilica*, 31. DOI : 10.1590/0102-33062017abb0123
- Valenti M., Cianciaruso M., & Batalha M. 2008. Seasonality of litterfall and leaf decomposition in a cerrado site. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, 68, p. 459-65. DOI : 10.1590/S1519-69842008000300002

## VII. Annexes:

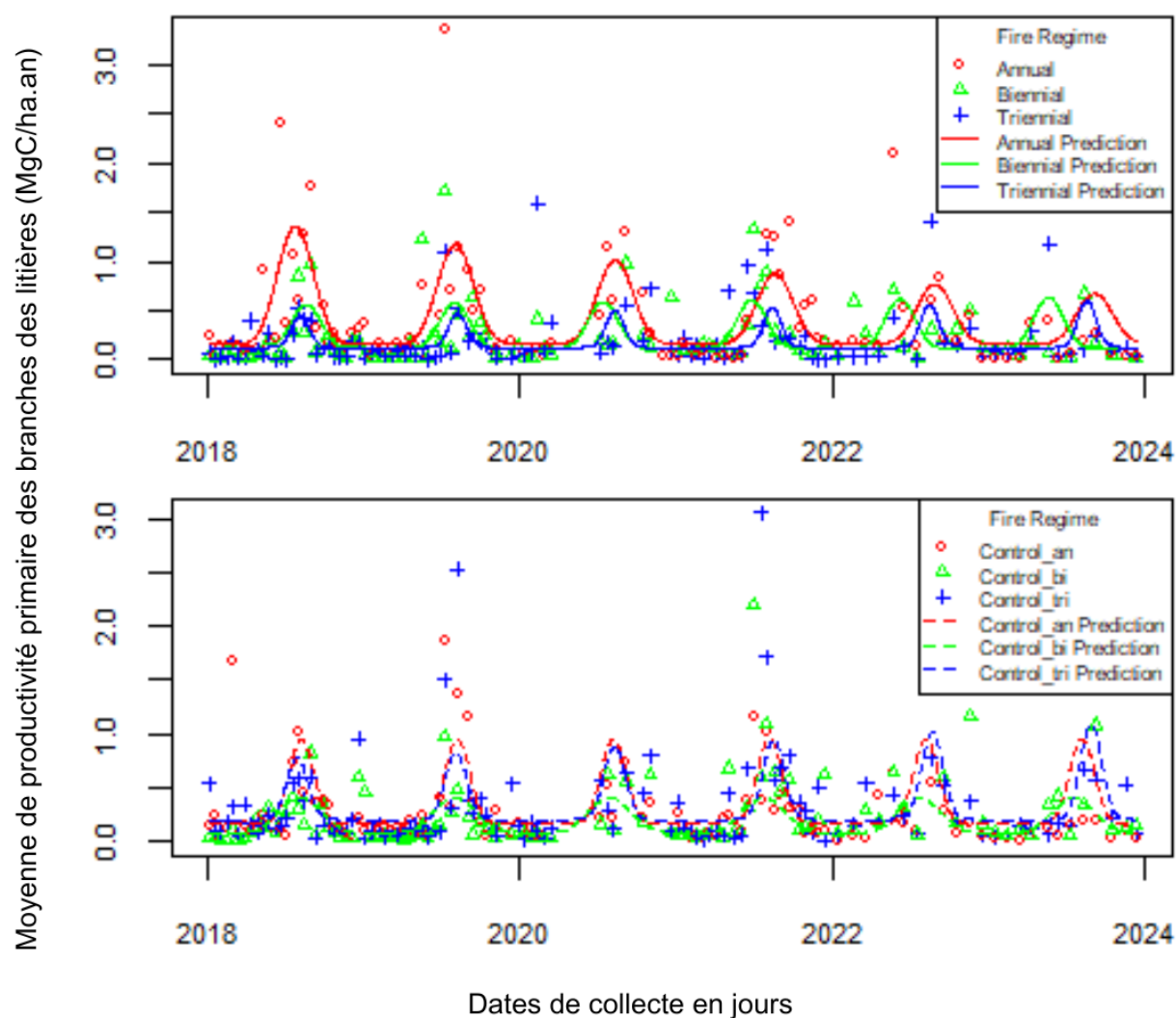
**Annexe 1 :** Tableau des intervalles de confiance des différents paramètres modèles non linéaires de la distribution des moyennes de productivité primaire totale des litières des parcelles selon le type de régime de feu.

Ct_tri	Ct_bi	Ct_an	Tri	Bi	An	Intervalles de confiance	Paramètres des modèles
365,286	362,381	363,455	364,557	359,877	365,019	5%	a (jours)
371,496	370,268	369,391	367,91	363,807	373,162	95%	
-0,0002	-0,00005	-0,0003	0,00024	0,00016	0,0002768	5%	b (jours <sup>-1</sup> )
0,0001	0,00028	-0,00004	0,0005	0,0004	0,00065	95%	
111,283	105,787	108,389	118,72	112,307	106,55	5%	c (jours)
129,472	125,339	126,883	125,346	120,79	122,145	95%	
0,543	0,624	0,726	0,339	0,332	1,003	5%	Base (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )
1,225	1,101	1,4	0,562	0,674	1,768	95%	
2,952	2,973	3,436	5,032	3,548	4,081	5%	p
5,729	6,491	6,487	7,876	6,016	8,529	95%	
0,112	0,046	0,061	-0,023	-0,071	0,025	5%	A (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )
0,733	0,483	0,489	0,025	0,109	0,53	95%	

**Annexe 2 :** Tableau des intervalles de confiance des différents paramètres modèles non linéaires de la distribution des moyennes de productivité primaire des feuilles des litières des parcelles selon le type de régime de feu.

<b>Ct_tri</b>	<b>Ct_bi</b>	<b>Ct_an</b>	<b>Tri</b>	<b>Bi</b>	<b>An</b>	<b>Intervalles de confiance</b>	<b>Paramètres des modèles</b>
365,344	363,155	363,941	368,188	364,748	364,575	5%	a (jours)
371,404	370,401	369,59	364,876	361,056	372,155	95%	
-0,0001279	-0,0004	-0,0003	0,0005	0,0004	0,0003	5%	b (jours <sup>-1</sup> )
0,00013	0,00025	-0,00007	0,00028	0,00018	0,00064	95%	
111,008	104,512	105,976	123,881	118,973	107,59	5%	c (jours)
129,108	123,062	124,088	117,534	111,095	122,196	95%	
0,251	0,331	0,397	0,358	0,47	0,648	5%	Base (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )
0,851	0,75	0,969	0,16	0,172	1,277	95%	
2,779	2,731	3,161	7,727	6,348	4,279	5%	p
5,26	5,481	5,541	5,06	3,877	8,871	95%	
0,142	0,086	0,102	0,026	0,081	0,018	5%	A (MgC.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )
0,77	0,543	0,528	-0,021	-0,053	0,403	95%	

**Annexe 3 :** Représentation graphique des modèles non linéaires de la distribution des moyennes de productivité primaire des branches des litières organisées selon le régime de feu par parcelle en fonction des dates de collectes (en jours).



**Annexe 4 :** Tableau des intervalles de confiance des différents paramètres modèles non linéaires de la distribution des moyennes de productivité primaire des branches des litières des parcelles selon le type de régime de feu.

<b>Ct_tri</b>	<b>Ct_bi</b>	<b>Ct_an</b>	<b>Tri</b>	<b>Bi</b>	<b>An</b>	<b>Intervalles de confiance</b>	<b>Paramètres des modèles</b>
371,874	362,091	365,639	368,451	347,734	374,336	5%	<b>a (jours)</b>
365,668	352,819	359,951	361,322	339,952	366,067	95%	
-0,0002304	0,0000061	-0,0000056	-0,0002124	-0,000084	0,0004587	5%	<b>b (jours<sup>-1</sup>)</b>
-0,00069	-0,00037	-0,0004	-0,00084	-0,00054	0,00009	95%	
111,505	122,412	122,798	119,775	115,428	107,895	5%	<b>c (jours)</b>
92,012	95,719	106,737	97,463	138,63	91,657	95%	
0,208	0,084	0,168	0,125	0,043	0,162	5%	<b>Base (MgC.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>)</b>
0,121	0,024	0,079	0,068	0,114	0,046	95%	
11,182	2,621	7,942	15,096	5,033	3,96	5%	<b>p</b>
1,027	0,375	1,756	-2,183	0,642	1,3	95%	
0,00024	0,053	0,003	0,000009	0,013	0,084	5%	<b>A (MgC.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>)</b>
-0,001	-0,031	-0,01	-0,000093	-0,027	-0,065	95%	



**Annexe 5 :** Représentation graphique de l'évolution de l'aire basale totale (m<sup>2</sup>) des végétaux des parcelles organisées selon le régime de feu en fonction des dates de collectes (en jours).

