ULB UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES

DI·fusion

Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles /
Université libre de Bruxelles Institutional Repository
Thèse de doctorat/ PhD Thesis

Citation APA:

Diouf, A. (2012). *Influence du régime des feux d'aménagement sur la structure ligneuse des savanes nord-soudaniennes dans le Parc du W, Sud Ouest Niger* (Unpublished doctoral dissertation). Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences – Ecole Interfacultaire des Bioingénieurs, Bruxelles.

Disponible à / Available at permalink : https://dipot.ulb.ac.be/dspace/bitstream/2013/209610/6/3226d16b-87fe-41bd-bc13-41f741035483.txt

(English version below)

Cette thèse de doctorat a été numérisée par l'Université libre de Bruxelles. L'auteur qui s'opposerait à sa mise en ligne dans DI-fusion est invité à prendre contact avec l'Université (di-fusion@ulb.be).

Dans le cas où une version électronique native de la thèse existe, l'Université ne peut garantir que la présente version numérisée soit identique à la version électronique native, ni qu'elle soit la version officielle définitive de la thèse.

DI-fusion, le Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles, recueille la production scientifique de l'Université, mise à disposition en libre accès autant que possible. Les œuvres accessibles dans DI-fusion sont protégées par la législation belge relative aux droits d'auteur et aux droits voisins. Toute personne peut, sans avoir à demander l'autorisation de l'auteur ou de l'ayant-droit, à des fins d'usage privé ou à des fins d'illustration de l'enseignement ou de recherche scientifique, dans la mesure justifiée par le but non lucratif poursuivi, lire, télécharger ou reproduire sur papier ou sur tout autre support, les articles ou des fragments d'autres œuvres, disponibles dans DI-fusion, pour autant que :

- Le nom des auteurs, le titre et la référence bibliographique complète soient cités;
- L'identifiant unique attribué aux métadonnées dans DI-fusion (permalink) soit indiqué;
- Le contenu ne soit pas modifié.

L'œuvre ne peut être stockée dans une autre base de données dans le but d'y donner accès ; l'identifiant unique (permalink) indiqué ci-dessus doit toujours être utilisé pour donner accès à l'œuvre. Toute autre utilisation non mentionnée ci-dessus nécessite l'autorisation de l'auteur de l'œuvre ou de l'ayant droit.

---------- **English Version** ----------

This Ph.D. thesis has been digitized by Université libre de Bruxelles. The author who would disagree on its online availability in DI-fusion is invited to contact the University (di-fusion@ulb.be).

If a native electronic version of the thesis exists, the University can guarantee neither that the present digitized version is identical to the native electronic version, nor that it is the definitive official version of the thesis.

DI-fusion is the Institutional Repository of Université libre de Bruxelles; it collects the research output of the University, available on open access as much as possible. The works included in DI-fusion are protected by the Belgian legislation relating to authors' rights and neighbouring rights. Any user may, without prior permission from the authors or copyright owners, for private usage or for educational or scientific research purposes, to the extent justified by the non-profit activity, read, download or reproduce on paper or on any other media, the articles or fragments of other works, available in DI-fusion, provided:

- The authors, title and full bibliographic details are credited in any copy;
- The unique identifier (permalink) for the original metadata page in DI-fusion is indicated;
- The content is not changed in any way.

It is not permitted to store the work in another database in order to provide access to it; the unique identifier (permalink) indicated above must always be used to provide access to the work. Any other use not mentioned above requires the authors' or copyright owners' permission.

D 03930

ULB UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES, UNIVERSITÉ D'EUROPE

FACULTE DES SCIENCES
Ecole Interfacultaire de Bioingénieurs
Service d'Ecologie du paysage et des Systèmes de Production Végétale

Thèse

Influence du régime des feux d'aménagement sur la structure ligneuse des savanes nord-soudaniennes dans le Parc du W (Sud Ouest NIGER).

Présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences

Par
Abdoulaye DIOUF

Promoteurs : Prof. Marjolein VISSER (Université Libre de Bruxelles)
Prof. Mahamane SAADOU (Université ABDOU Moumouni, Niamey)
Co-promoteurs : Dr.Ir. Nicolas BARBIER (IRD/UMR AMAP Montpellier)
Prof. Jan BOGAERT (Gembloux Agro Bio-tech, Université de Liège)

Année académique 2012-2013

Universite Libre de Bruxelles
003525344

ULB UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES,
UNIVERSITÉ D'EUROPE

FACULTE DES SCIENCES
Ecole Interfacultaire de Bioingénieurs
Service d'Ecologie du paysage et des Systèmes de Production Végétale

Thèse

Influence du régime des feux d'aménagement sur la structure ligneuse des savanes nord-soudaniennes dans le Parc du W (Sud Ouest NIGER).

Présentée en vue de l'obtention du grade de
Docteur en Sciences

Par
Abdoulaye DIOUF

Soutenue le 30 Novembre 2012

Composition du Jury :

Prof. Dr. Charles De CANNIERE	(Président, Université Libre de Bruxelles)
Prof. Dr. Farid DAHDOUH-GUEBAS	(Secretaire, Université Libre de Bruxelles)
Dr. Jan VERBESSELT	(Examinateur, Université de Wageningen)
Prof. Dr. Frank VEROUSTRAETE	(Examinateur, Université d'Anvers, VITO)
Prof. Dr. Marjolein VISSER	(Promotrice, Université Libre de Bruxelles)
Prof. Dr. Mahamane SAADOU	(Promoteur, Université ABDOU Moumouni, Niamey)
Dr.Ir. Nicolas BARBIER	(Co-promoteur, IRD/UMR AMAP Montpellier)
Prof. Dr. Jan BOGAERT	(Co-promoteur, Gembloux Agro Bio-tech, Université de Liège)

Année académique 2012-2013

RESUME

L'équilibre arbre-herbe dans la savane tropicale est reconnu comme l'une des principales énigmes de l'écologie des plantes. Les origines du difficile équilibre entre ces formes de vie sur des dizaines de millions de kilomètres carrés à l'échelle mondiale sont en partie attribuées aux perturbations fréquentes induites par les feux de végétation dont les effets varient dans l'espace et dans le temps selon les conditions environnementales. Les résultats de recherche dépendent de l'échelle et les conclusions tirées d'études locales sont rarement transposables à d'autres échelles. La question du transfert d'échelle s'avère donc cruciale dans l'étude des effets du feu, et nécessite une approche transdisciplinaire.

En raison de la variété des échelles couvertes, cette étude constitue une première dans la confrontation de données sur l'historique des feux dérivé de l'imagerie satellitaire à des données de terrain incluant des mesures détaillées sur la structure et la composition de végétation, ainsi que des propriétés édaphiques et topographiques. Elle s'est focalisée sur la composante ligneuse de par son caractère pérenne et son influence sur les processus écologiques majeurs. Sur une zone de plus de 2000 km², le Parc National du W du Niger (PNWN), où le feu est utilisé comme outil pour la gestion et la conservation des écosystèmes semi-arides, une carte de l'historique des feux a été élaborée à partir d'images MODIS de 250 m de résolution spatiale et de résolution temporelle journalière couvrant une période de sept années (2002-2009). Pour comprendre la variabilité, à la fois dans l'espace et le temps, de la propagation du feu dans la végétation, nous avons étudié les caractéristiques de distribution des feux en termes de régime du feu (i.e. période d'occurrence et fréquence) et de structure spatiale (métriques paysagères). Les relations causales plausibles entre les régimes du feu, les conditions édaphiques et topographiques à l'échelle régionale comme locale, et les caractéristiques de la végétation ligneuse (composition et structure) ont été examinées à travers des analyses multivariées et des modèles d'équations structurales. Nous avons aussi examiné plus en détails les stratégies adaptatives mises en œuvre par les ligneux, et les interactions biologiques qui sous-tendent l'organisation spatiale des ligneux à travers une approche des processus ponctuels.

Les résultats montrent que l'activité du feu dans le PNWN se caractérise par une hétérogénéité spatio-temporelle induite principalement par les conditions édapho-topographiques via la structure de la végétation ligneuse. Les feux précoces de gestion créent des pare-feux efficaces, limitant une large extension des feux de saison tardifs. Cependant, ces feux tardifs pourraient ne pas être aussi destructifs comme qu'on le suppose généralement. En effet, l'adaptation des espèces aux différents régimes defeu correspond à des stratégies de croissance contrastées. Dans le cas des feux tardifs, les surfaces terrières et hauteurs moyennes les plus fortes sont rencontrées, permettant aux arbres de résister au feu. Quant aux zones non affectées par les feux l'analyse "patron-processus" désigne clairement la facilitation entre ligneux comme un processus fondamental de l'organisation spatiale périodique du couvert, une structure émergente qui empêche le passage du feu. Bien qu'ils ne se substituent pas aux études expérimentales, ces résultats basés sur une expérimentation naturelle à large échelle apportent des informations nouvelles précieuses tant au niveau fondamental que pour la mise en place d'une gestion raisonnée du PNWN.

Mots-clés:
Historique du feu, Télédétection/SIG (Système d'information géographique), MODIS, Ecologie du paysage, Ecologie spatiale, Processus ponctuels, Allométrie, Auto-organisation, Modélisation par équations structurales (MES), Biodiversité, Facilitation/compétition, Savane semi-aride, Parc du W, Niger.

ABSTRACT

The tree-grass equilibrium in tropical savanna is recognized as one of plant ecology's main conundrums. The origins of the difficult balance between these life forms over tens of millions of square kilometers worldwide are in part attributed to the frequent disturbances caused by vegetation fires effects of which vary in space and time depending on local environmental factors. Research results are scale-dependent and findings from local studies are rarely transposable to higher levels of ecosystem organization. The question of scaling (scale transfer) is therefore crucial in the study of fire effects, and requires a multidisciplinary approach.

Because of the variety of scales covered, this study is a premiere in the confrontation of satellite-imagery derived fire history data with detailed field data including measurements of vegetation parameters (structure and composition), as well as soil and topographic properties. The study focuses on the woody component, because of its perennial character and its influence on major ecological processes. On an area of more than 2000 km², the W National Park of Niger (WNPN) where fire is used as a tool for the management and conservation of semi-arid ecosystems, a fire history map was elaborated from MODIS images with a 250 m spatial resolution and a daily temporal resolution over a period of seven years (2002-2009). To understand the variability, both in space and time, of fire propagation in vegetation, we studied the fire distribution characteristics in terms of fire regime (i.e. timing and frequency) and spatial structure (landscape metrics). Plausible causal relationships at regional and local scales between fire regimes, edaphic and topographic conditions, and the woody vegetation (composition and structure) characteristics were examined through multivariate analyses and structural equations models. We also examined in detail the woody species adaptive strategies as well biological interactions, which underlie their spatial organization, using point statistics.

Results show that the WNPN fire's activity is characterized by spatial and temporal heterogeneity induced mainly by edaphic and topographic conditions via the structure of the ligneous component. Prescribed early season fires create effective firewalls, limiting wide late season fires. However, these late fires might not be as destructive as is commonly assumed. Indeed, species adaptation to different fire regimes corresponds to contrasting growth strategies. In the case of late fires, increased basal areas and mean tree heights were encountered, enabling trees to resist fire and escape flames. As for the unburned areas, the "pattern-process" analysis clearly indicates that facilitation between shrubs is a fundamental process determining the woody cover periodic spatial organization, an emergent structure that prevents fire spread.

Although they do not replace experimental studies, these results based on a large-scale natural experiment provide valuable new information both on a fundamental level and for setting up the rational management of the WNPN.

Keywords:
Fire history, Remote sensing/GIS (Geographic Information Systems), MODIS, Landscape ecology, Spatial Ecology, Point process, Semi-arid savanna, Allometry, Self-organization, structural equation modeling (SEM), Biodiversity, Competition/facilitation, W Park, Niger.

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse est le fruit d'une longue chaîne de sacrifices, de courage et de privations, et n'aurait sans doute pas pu se concrétiser sans l'appui et les encouragements que j'ai reçus tout au long de ces six dernières années. Il est donc un devoir pour moi d'exprimer mes remerciements et gratitude envers toutes les personnes physiques et morales qui ont contribué, de près ou de loin, à créer un environnement favorable à l'aboutissement de ce projet.

Dans l'ordre des choses, mes remerciements vont tout d'abord au Prof. Mahamane Saadou qui, dès les premières heures, a su me soutenir dans mon ambition pour la recherche scientifique. Je lui suis infiniment redevable de l'encadrement technique dont il m'a fait bénéficier et de m'avoir fait l'honneur de diriger mes différents travaux de recherche (DEA 2001 et 2006, Thèse). Prof. Dr. Ir. Ali Mahamane, c'est en partie grâce à vous que cette thèse s'est déroulée à l'ULB. Eu égard à votre engagement tout aussi digne de celui d'un directeur de thèse, quelques mots ne sauront suffire pour vous exprimer toute ma gratitude. Vous demeurez pour moi un exemple à suivre. Je tiens également à exprimer tous mes remerciements et ma profonde gratitude au Prof. Jean Lejoly qui n'a ménagé aucun effort pour faciliter notre inscription en thèse à l'ULB, m'offrant ainsi l'opportunité d'élargir la liste de mes contacts scientifiques et sociaux en Belgique et en Afrique.

Une motion spéciale à l'endroit du Dr Ir Nicolas Barbier qui a su me guider dans le choix du thème de recherche, et m'aider à mettre en place ce projet de longue haleine. Tu es pour moi plus qu'un ami, un frère, sans pour autant remettre en cause ton titre de patron. Je suis très reconnaissant pour ta confiance, ta ténacité, ta rigueur scientifique et ton souci d'aller au fond des choses. Tu as nourri mes réflexions de tes judicieux apports lors de nos fructueuses séances de travail par mail, par téléphone ou lors de tes rares passages à Bruxelles. Tu es un vrai adepte de l'affirmation de Marie Curie qui stipule que "*Rien n'est à craindre, tout est à comprendre*". Ainsi, tu as su m'inciter à explorer des horizons scientifiques qui me sont encore inconnus, et à aller au-delà de ce que je pensais être ma limite à travers la fameuse expression qui dit: "*On a les limites qu'on se donne*". Tu la prononçais à chaque fois que je te faisais part de mon incapacité à appliquer une nouvelle méthode d'analyse que tu as déniché je ne sais où. Aujourd'hui je suis très fier et apprécie énormément cette autoformation que tu m'as imposée tout au long de cette thèse.

Je tiens ensuite à exprimer toute ma gratitude au Prof. Jan Bogaert qui, après l'obtention de mon DEA 2006 et sur proposition du Prof. Jean Lejoly, a bien voulu être le premier promoteur belge de cette thèse. Au cours des 4 années de direction de la thèse, j'ai eu à apprécier votre pragmatisme contagieux, votre souci du travail vite fait bien fait, et surtout votre confiance en me laissant une grande indépendance dans la réalisation de mon travail. J'adresse également mes vifs remerciements au Prof. Marjolein Visser qui a accepté de diriger la phase finale de cette thèse après le départ du Prof. Jan Bogaert pour l'Université de Liège. Votre soutien moral, vos encouragements et vos remarques pertinentes ont fortement contribué à la finalisation de ce travail. Nos vifs remerciements vont à l'endroit du Prof. Charles de Cannière, directeur du service d'Ecologie du Paysage et Systèmes de Production Végétale à l'ULB qui assura le rôle de président du jury. Je vous ai connu en tant que président du jury de mon DEA en 2006 puis président du comité d'accompagnement de ma thèse. Votre disponibilité sans faille, vos sages conseils et votre rigueur "douce" comme disait l'autre, m'ont été d'une grande utilité dans l'aboutissement de ce travail. Je vous en suis reconnaissant. Je remercie également le Prof. Farid Dahdouh-Guebas de l'ULB d'avoir accepté d'être le secrétaire du jury malgré ses nombreuses occupations. Ma reconnaissance va également aux experts qui ont accepté

d'évaluer ce travail avec une grande rigueur, à savoir les Prof. Frank Veroustraete de l'Université d'Anvers (Belgique) et Jan Verbesselt de l'Université de Wageningen (Pays-Bas).

Au cours de cette thèse j'ai eu à bénéficier de trois stages de perfectionnement aux méthodes d'analyses des données sur le feu. C'est donc l'occasion de réitérer mes sincères remerciements et ma profonde gratitude aux Prof. Anne Mette Lykke de l'Université d'Aarhus (Danemark), Pierre Couteron, directeur de l'UMR-AMAP de Montpellier (France), et Cheikh Mbow de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar (Sénégal). Je ne saurais également passer sous silence la contribution de Thiery Van Pavenage, directeur de la Maison Africaine A.S.B.L, qui m'a offert un logement à chacun de mes nombreux séjours à Bruxelles, malgré le nombre de plus en plus croissant d'étudiants qu'il doit accueillir chaque année. La disponibilité de votre personnel ainsi que le cadre africain (étudiants et stagiaires africains) et la convivialité qui caractérisent votre Asbl m'ont permis de me sentir moins dépayser. Je vous remercie de m'avoir également offert l'occasion de visiter d'autre villes de la Belgique (Anvers, Mons, Namur, Liège, ….). Ma reconnaissance va également aux compatriotes nigériens résidant en Belgique, en particulier les familles Rabani Harouna, Djibo Adamou, Abdoulaye Maïguizo, Amed Yayé et mon cher frère et ami Chérif Atahirou alias "Bouchia". Je vous remercie d'avoir œuvré du mieux que vous pouviez pour créer autour de moi un cadre familial qui me manquait tant.

Je remercie tous les collègues et amis, anciens et actuels membres du Service d'Ecologie du Paysage et Systèmes de Production Végétale pour leur soutien moral et l'ambiance fraternelle. Mes remerciements vont également à mes collègues du Niger en particulier Saley Karim, Arzika Tanimoune, Boubé Morou, Maman Maarouhi Inoussa, le chauffeur Harouna Zakari avec qui nous avions partagé les joies et les peines de nos sorties de terrain. Que l'administration du Parc National du W du Niger trouve dans ce travail le fruit des facilités d'accès qu'elle a bien voulu m'accorder au cours des différentes missions sur le terrain.

Je dédie ce travail à mes chers parents à qui je dois tout. Une pensée particulière à la mémoire de mon oncle maternel, Oumarou Yayé qui m'exhortait toujours, depuis ma tendre enfance, à donner le meilleur de moi-même dans tous mes projets. Que son âme repose en paix et que la terre nigérienne lui soit légère!

Que ma chère épouse Clémentine et nos enfants Maryam Florence et Oumar Farouk qui ont dû supporter mes longues et fréquentes absences au cours de ces six dernières années trouvent dans ces pages le réconfort de leur patience et l'expression de mon amour.

Cette thèse a été réalisée avec le soutien financier, structurel et scientifique de nombreuses structures internationales et nationales et dans le cadre de quelques projets scientifiques. Ainsi, qu'il nous soit permis de remercier, en tout premier lieu, la Coopération Technique Belge (BTC/CTB) à travers son programme de bourse mixte, le projet scientifique SUN - UE (*Sustainable Use of Natural Vegetation in West Africa* : UE FP6 INCO-dev 031685), l'Université Abdou Moumouni de Niamey, l'Université de Maradi, l'Université Cheikh Anta Diop, l'Université d'Aarhus, l'UMR-AMAP Montpellier (botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes), le Fonds Alice et David Van Buuren et le Fonds social de la CUD (Commission Universitaire pour le Développement).

SOMMAIRE

RESUME I

ABSTRACT II

REMERCIEMENTS III

SOMMAIRE V

LISTE DES FIGURES VIII

LISTE DES TABLEAUX IX

LISTE DES PHOTOS IX

LISTE DE PUBLICATIONS XI

LISTE DES ABBRÉVIATIONS XII

CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE 1

I.1. CONTEXTE GENERAL 1
I.1.1. Le feu de végétation, partie intégrante des paysages de savane tropicale 1
I.1.2. Le feu de végétation, une variable bioclimatique 2
I.1.3. Le feu de végétation, outil d'exploitation et de gestion des savanes 3
I.2. PROBLEMATIQUE DES FEUX D'AMENAGEMENT DANS LE PARC W 5
I.3. HYPOTHESES ET OBJECTIFS DE LA THESE 7
I.4. STRUCTURE DE LA THESE 8
I.5. ETAT DE L'ART 10
I.5.1. Ecologie des écosystèmes de savane 10
I.5.2. Ecologie du feu 16
I.6. ZONE D'ETUDE 27
I.6.1. Situation géographique 27
I.6.2. Milieu physique 28
I.6.3. Milieu vivant 32
I.6.4. Cadre institutionnel et politique de gestion par le feu 35
I.7. APPROCHE METHODOLOGIQUE 39
I.7.1. La télédétection dans le suivi du phénomène feu 39
I.7.2. Approche de cartographie des surfaces affectées par le feu 43
I.7.3. Apports de l'écologie du paysage dans l'étude des feux 49
I.7.4. Echantillonnage et Analyse des données 58

CHAPITRE II. CARACTERISATION DE L'ACTIVITE DU FEU PAR CARTOGRAPHIE DES EMPREINTES DU FEU D'AMENAGEMENT A L'AIDE DE L'IMAGERIE SATELLITAIRE MODIS A MOYENNE RESOLUTION DANS LE PARC REGIONAL DU W AU NIGER 69

II.1. INTRODUCTION 69
II.2. MATERIELS ET METHODES 70
II.2.1. Zone d'étude 70
II.2.2. Les données MODIS 72
II.2.3. Extraction des surfaces brûlées 74
II.2.4. Validation de la classification 74
II.2.5. Elaboration des cartes de feu et analyse de l'activité du feu 75
II.2.6. Activité du feu et conditions environnementales 76
II.3. RESULTATS 78
II.3.1. Cartographie des SAF 78
II.3.2. Distribution spatio-temporelle des SAF 80
II.4. DISCUSSION 87
II.4.1. Cartographie des surfaces brûlées 87
II.4.2. Caractérisation de l'activité du feu 87

CHAPITRE III. RELATIONSHIPS BETWEEN FIRE HISTORY, EDAPHIC FACTORS AND WOODY VEGETATION STRUCTURE AND COMPOSITION IN A SEMI-ARID SAVANNA LANDSCAPE (NIGER, WEST AFRICA). 91

III.1. ABSTRACT 91
III.2. RESUME : 92
III.3. INTRODUCTION 93
III.4. METHODS 94
III.4.1. Study area 94
III.4.2. Fire history maps 95
III.4.3. Sampling and field data collection 97
III.4.4. Field data processing 97
III.4.5. Statistical analyses 97
III.5. RESULTS 99
III.5.1. Fire regime 99
III.5.2. Determinants of floristic composition 100
III.5.1. Variations of woody vegetation structure 105
III.6. DISCUSSION 108
III.7. ACKNOWLEDGEMENTS 111

CHAPITRE IV. EVALUATION DES EFFETS DU FEU D'AMÉNAGEMENT SUR LA DIVERSITÉ LIGNEUSE DES PAYSAGES SEMI-ARIDES DANS LE PARC NATIONAL DU W DU NIGER (SUD-OUEST NIGER) 113

IV.1. RESUME 113
IV.2. ABSTRACT 113
IV.3. INTRODUCTION 114
IV.4. MATERIELS ET METHODES 115
IV.4.1. Zone d'étude 115
IV.4.2. Collecte des données 116
IV.4.3. Analyses des données 116
IV.5. RESULTATS 118
IV.5.1. Communautés floristiques et régimes du feu 119
IV.5.2. Traits biologiques et affinités chorologiques des espèces 120
IV.5.3. Espèces indicatrices des communautés 121
IV.5.1. Diversité floristique 123
IV.6. DISCUSSION 127

CHAPITRE V. EVALUATION DES EFFETS DU FEU D'AMÉNAGEMENT SUR LA STRUCTURE DENDROMÉTRIQUE DES SAVANES SEMI-ARIDES DANS LE PARC NATIONAL DU W DU NIGER (SUD-OUEST NIGER). 131

V.1. RESUME 131
V.2. ABSTRACT 131
V.3. INTRODUCTION 132
V.4. MATERIELS ET METHODES 133
V.4.1. Zone d'étude 133
V.4.2. Collecte des données 134
V.4.3. Calcul des paramètres structuraux 134
V.4.4. Ordination des relevés 135
V.4.5. Description de la structure dendrométrique 135
V.4.6. Relation d'allométrie 136
V.5. RÉSULTATS 137
V.6. DISCUSSION 146

CHAPITRE VI. CARACTERISATION DE LA STRUCTURE SPATIALE DES INDIVIDUS LIGNEUX DANS UNE "BROUSSE TACHETEE" AU SUD-OUEST DU NIGER. 148

VI.1. RESUME 148
VI.2. ABSTRACT 148
VI.3. INTRODUCTION 149

VI.4. METHODES 150
VI.4.1. Site d'étude *150*
VI.4.2. Collecte des données *151*
VI.4.3. Analyse des structures spatiales *152*
VI.5. RESULTATS 153
VI.5.1. Caractéristiques du peuplement ligneux *153*
VI.5.2. Analyse des courbes L(r) *153*
VI.5.1. Analyse des courbes L_{ij} (r) *156*
VI.6. DISCUSSION 157
VI.7. REMERCIEMENTS 160

CHAPITRE VII. DISCUSSION GENERALE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 161

VII.1. APPROCHE METHODOLOGIQUE 162
VII.1.1. Adéquation de l'approche d'évaluation multi-échelle et pluridisciplinaire *163*
VII.1.2. Télédétection et cartographie des feux *164*
VII.2. CARACTERISTIQUES DE L'ACTIVITE DU FEU 165
VII.3. FEU ET STABILITE DES ECOSYSTEMES SEMI-ARIDES 167
VII.3.1. Sélection floristique et Structuration de la végétation ligneuse *168*
VII.3.2. Stratégies des ligneux face aux feux *170*
VII.4. IMPLICATIONS POUR LA GESTION 173
VII.5. LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES 174

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 177

ANNEXES 203

ANNEXE 1. CARACTERISTIQUES DE QUELQUES CAPTEURS EN TELEDETECTION OPTIQUE 203
ANNEXE 2. EXEMPLE DE QUELQUES PRODUITS DE FEU ACTUELLEMENT DISPONIBLES 204
ANNEXE 3. LISTE FLORISTIQUE DE LA VEGETATION LIGNEUSE DES SAVANES SEMI-ARIDES SOUMISES AUX FEUX DANS LE PARC NATIONAL DU W DU NIGER. 205
ANNEXE 4. VALEURS INDICATRICES DES ESPECES LIGNEUSES DANS LES 4 COMMUNAUTES FLORISTIQUES 207

LISTE DES FIGURES

Figure I.1. Structure de la thèse. 9
Figure I.2. Carte de la distribution mondiale des écosystèmes de savane tropicale 11
Figure I.3. Principaux faciès de savanes tropicales africaines dans le continuum. 12
Figure I.4. Les différents concepts du feu à diverses échelles spatiales et temporelles, et leurs principaux facteurs déterminants 18
Figure I.5. Les différentes relations plausibles entre les principales composantes d'un environnement pyrophile et les paramètres mis en jeu. 22
Figure I.6. Localisation géographique du parc National du W du Niger (PNWN) 27
Figure I.7. Variation du bilan climatique dans la zone d'étude le long d'un gradient latitudinal. 29
Figure I.8 Variation de la température (T), de l'humidité relative de l'air (Hr) et de la vitesse du vent. 29
Figure I.9. Réseau hydrographique et mares du Parc National du W du Niger. 30
Figure I.10. Topographie au sein du Parc National du W du Niger. 31
Figure I.11. Carte de la végétation du Parc National du W du Niger. 33
Figure I.12. La représentation d'une mosaïque paysagère selon le modèle "Tache-Corridor-Matrice" 51
Figure I.13. Définition d'une tache dans une donnée au format raster (matrice de pixels). 52
Figure I.14. Illustration dans les dimensions spatiale (à gauche) et temporelle (à droite) des concepts d'étendue, de grain ou support et de couverture. 55
Figure II.15. Potentiel hydrique ou indice d'humidité topographique HAND 71
Figure II.16. Procédures de validation des cartes de feu MODIS 250 m: Diagramme de dispersion et droite de régression linéaire des proportions de surface affectée par le feu. 78
Figure II.17. Procédures de validation des cartes de feu MODIS 250 m: validation croisée des cartes de surface affectée par le feu détectée 79
Figure II.18. Variation intermensuelle et valeur cumulée de la surface moyenne affectée par le feu. 81
Figure II.19. Distribution des taches de feu précoce et tardif au cours d'une saison de feu. 82
Figure II.20. Cartes de distribution spatiale de la fréquence du feu 83
Figure II.21. Variation de la surface moyenne mensuelle affectée par le feu en fonction de la fréquence des feux. 84
Figure II.22. Cartes de distribution spatiale de la fréquence des feux 85
Figure II.23. Courbes de régression linéaire simple entre la pluviométrie annuelle et les proportions de surfaces affectées par les feux annuels, l'indice HAND et la proportion moyenne de SAF saisonnières 86
Figure III.24. Map of fire frequency and timing 96
Figure III.25. Final structural equation models with standardized path coefficients. 103
Figure III.26. Constrained ordination of the floristic plots with correlation of significant environmental variables 105
Figure III.27. Species distributions along the Canonical Correspondance Analysis (CCA) first two axes. 106
Figure III.28. Constrained ordination (RDA) of the plots following structural parameters of the woody vegetation and correlation with significant environmental variables 107
Figure IV.29. Premier plan factoriel de l'Analyse des Correspondances Redressée (ACR) et leurs corrélations (gradients) avec les variables feu et les communautés floristiques 120
Figure IV.30. Histogramme de distribution des espèces ligneuses au sein des familles floristiques composant la flore étudiée 121
Figure IV.31. Amplitude écologique (ou Tolérance) des espèces ligneuses savanicoles du Parc National du W le long du gradient de fréquence **et** de saisonnalité du feu 122
Figure IV.32. Courbes d'interpolation de la richesse spécifique observée sur le nombre total d'espèces attendu (S_{Obs} Mao Tau), de la richesse spécifique estimée par l'estimateur Chao 1 $\hat{S}_{Chao1}$, des singletons et doubletons en fonction de l'effort d'échantillonnage. 124
Figure IV.33. Comparaison deux à deux des courbes de raréfaction des communautés floristiques. 125
Figure IV.34. Courbes cumulatives en fonction de l'effort d'échantillonnage des indices de diversité et d'équitabilité 126
Figure V.35. Plan factoriel de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) et les profils structuraux. 138
Figure V.36. Histogrammes de la distribution de fréquence des classes de hauteur et de diamètre des individus ligneux (toutes espèces confondues). 141
Figure V.37. Premier plan factoriel de l'Analyse factorielle des correspondances (AFC) pour le diamètre et la hauteur. 143
Figure V.38. Courbes d'allométrie Hauteur/Diamètre des quatre communautés ligneuses 144
Figure VI.39. Carte de distribution des espèces ligneuses abondantes. 152

Figure VI.40. Fonctions *L(r)* de Besag (1977) de la distribution spatiale des espèces ligneuses 155
Figure VI.41. Fonctions intertypes $L_{ij}(r)$ de Lotwick et Silverman (1982) de la distribution interspécifique des espèces ligneuses 156

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I.1. Plan de brûlis préconisé par les gestionnaires du Parc W 37
Tableau II.2. Estimation des surfaces affectées par le feu 80
Tableau III.3. Variable significance and importance to explain the woody vegetation species composition and structure data variance in CCA and RDA. 101
Tableau III.4. Summary of CCA and RDA.. 102
Tableau III.5. Soil effects on fire, woody vegetation composition (Flora) and structure. 103
Tableau III.6. Global fit indices for the final structural equation models in which soil is predictor 104
Tableau IV.7. Composition taxonomique, Affinités chorologiques et Types biologiques de la flore ligneuse totale et des communautés floristiques 119
Tableau IV.8. Valeurs des indices de diversité spécifique (1/D), d'équitabilité (E1/D) et de similarité (C_{MH})... 123
Tableau IV.9. L'indice de diversité Beta ($\beta = 1 - C_{MH}$). 126
Tableau V.10. Coefficient de corrélation de Pearson (*r*) entre les principaux axes de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) et les variables structurales et environnementales. 139
Tableau V.11. Caractéristiques dendrométriques des communautés. 139
Tableau V.12. Résultats de l'analyse log-linéaire par maximum de vraisemblance appliquées aux fréquences absolues observées et théoriques des classes de diamètre et de hauteur (*ddl* = degré de liberté). 140
Tableau V.13. Paramètres de forme (α) et d'échelle (β) de la distribution théorique tronquée de Weibull ajustée aux structures en diamètre et en hauteur des communautés. 142
Tableau V.14. Régressions linéaires sur les logarithmes népériens de la hauteur *H* et du diamètre *D*. 145
Tableau VI.15. Caractéristiques floristiques de la végétation ligneuse d'une brousse tachetée 154
Tableau VI.16. Synthèse des structures spatiales intraspécifiques de la végétation ligneuse d'une brousse tachetée 154
Tableau VI.17. Synthèse des structures spatiales interspécifiques de la végétation ligneuse d'une brousse tachetée. 157

LISTE DES PHOTOS

Photo I.1. Début d'un feu précoce 38
Photo I.2. La végétation ligneuse d'une savane arbustive, deux jours après le passage d'un feu précoce. 38
Photo I.3. Nouvelles repousses des ligneux et des graminées pérennes après le passage d'un feu précoce 38
Photo I.4. Aspect d'une savane arbustive après le passage d'un feu tardif 38
Photo VI.5. Vue aérienne oblique d'une brousse tachetée 151
Photo VII.6. Création d'une mosaïque de tâches brûlées et non brûlées par un feu précoce 167

LISTE DE PUBLICATIONS

Article 1 **Chapitre VI**

Diouf A., Barbier N., Mahamane A., Lejoly J., Saadou M. et Bogaert J. 2010. Caractérisation de la structure spatiale des individus ligneux dans une « brousse tachetée » au sud-ouest du Niger. ***Revue canadienne de recherche forestière***, 40 (5): 827-835.

Article 2 **Chapitre III**

Diouf A., Barbier N., Lykke A.M., Couteron P., Deblauwe V., Mahamane A., Saadou M. & Bogaert, J. 2012. Relationships between fire history, edaphic factors and woody vegetation structure and composition in a semi-arid savanna landscape (Niger, West Africa). ***Journal of Applied Vegetation Science***, 15 (4): 488-500.

Manuscrit 1 **Chapitre II**

Diouf A., Barbier N., Mbow C., Bogaert J., Saadou M. et Visser M. A MODIS medium-resolution remote sensing categorization of prescribed fire activity by firescars mapping in the W National Park of Niger (**à soumettre**).

Manuscrit 2 **Chapitre IV**

Diouf A., Barbier N., Mahamane A., Bogaert J., Saadou M. et Visser M. Assessment of prescribed fires effects on woody vegetation of semi-arid landscapes in the National W Park of Niger (Southern-West of Niger) (**à soumettre**).

Manuscrit 3 **Chapitre V**

Diouf A., Barbier N., Mahamane A., Bogaert J., Saadou M. et Visser M. Evaluation des effets du feu d'aménagement sur la structure dendrométrique des savanes semi-arides dans le Parc National du W du Niger (Sud-ouest Niger) (**à soumettre**).

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

A	espèce Africaine
AATSR	Advanced Along Track Scanning Radiometer
ACQUA, TERRA	Plateformes du capteur MODIS
AFC	Analyse Factorielle de Correspondance
ALOS	Advanced Land Observation Satellite
AM	espèce Afro-Malgache
ANOVA	ANalyse Of VAriance
ASTER	Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection
ATSR	Along Track Scanning Radiometer
ATSR IRR	Along Track Scanning Radiometer (Visible/InfraRouge)
AVHRR	Advanced Very High Resolution Radiometer
AVNIR	Advanced Visible and Near Infrared Radiometer
BEOP	Belgian Earth Observation Platform
BRDF	Bidirectional Reflectance Distribution Function
CANOCO	CANOnical Community Ordination
CCA	Canonical Correspondence Analysis
CERRA	CEntre Régional de la Recherche Agronomique
CIRAD	Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CSA	Conseil Scientifique pour l'Afrique au Sud du Sahara
CTB	Coopération Technique Belge
D	Diamètre
DAIS	Digital Airborne Imaging Spectrometer
DCA / ACR	Detrended Correspondence Analysis / Analyse des Correspondances Redressée
DFPP	Direction de la Faune, la Pêche et la Pisciculture
ECOPAS	ECOsystèmes Protégés en Afrique Soudano-sahélienne
EFF	Early Fire Frequency
ENVISAT	ENVIronment SATellite
EOS	Earth Observation System
EROS	Earth Ressources Observation and Science center
ERS	European Remote Sensing
ESA	European Space Agency
ESRI	Environmental Systems Research Institute
ETM+	Enhanced Thematic Mapper Plus
ETP	Evapo-Transpiration Potentielle
EU	European Union
FFF	Fire-Free Frequency
FIRMS	FIRe Monitoring System
Fn	Fréquence des feux
GBA	Global Burned Area
GBS	Global Burnt Surface
GC	espèce Guinéo-Congolaise
GES DISC:	Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center
H	Hauteur
HAND	Height Above the Nearest Drainage
HDF	Hierarchical Data Format
HPDP	Hierarchical Patch Dynamics Paradigm
Hr	Humidité relative

HRG	Haute Résolution Géométrique
HRS	Haute Résolution Stéréoscopique
HRV XS	Haute Résolution Visible multispectrale
HRVIR	Haute Résolution Visible et InfraRouge
IGBP-GFP	International Geosphere-Biosphere Program - Global Fire Product
INRAN	Institut National de la Recherche Agronomique du Niger
IRCL	InfraRouge Courte Longueur d'onde
IRD	Institut de Recherche pour le Developpement
IRM	InfraRouge Moyen
IRS	Indian Remote Sensing
IRT	InfraRouge Thermique
ISA	Indicator Species Analysis
ISA	Indicators Species Analysis
JRC	Joint Research Center
LANDSAT	LANDscape SATellite
LFF	Late Fire Frequency
LISS	Linear Imaging Self Scanning
LPDAAC	Land Processes Distributed Active Archive Center
MAB	Man And Biosphere
MANOVA	Multivariate ANalyse Of VAriance
MCTK	MODIS Conversion ToolKit
MERIS	MEdium Resolution Imaging Spectrometer
MNT	Modèle Numérique de Terrain
MOD	Produit MODIS TERRA
MODIS	Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer
MSG	Meteosat Seconde Génération
MYD	Produit MODIS AQUA
NASA	United States National Aeronautics and Space Administration
NIR / PIR	Near Infra-Red / Proche InfraRouge
NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration
Pal	espèce Paléotropicale
Pan	espèce Pantropicale
PCA / ACP	Principal Component Analysis / Analyse en Composante Principale
PI	point d'intersection
PL	Point de Libération
PNWN	Parc National du W du Niger
PRW	Parc Régional du W du Niger
RDA	Redundancy Analysis
RVB / RGB	Rouge-Vert-Bleu / Red-Green-Blue
SAF	Surface Affectée par le Feu
Sah.S	espèce Saharo-Sindienne
SAR	Synthetic Aperture Radar
SEM	Structural Equation Modeling
SEVIRI	Spinning Enhanced Visible and InfraRed Imager
SFP	Saison des Feux Précoces
SFT	Saison des Feux Tardifs
SIG /GIS	Système d'Information géographique / Geographic Information System
SNAF	Surface Non Affectée par le Feu
SPOT	Système Probatoire d'Observation de la Terre (ou Satellite Pour l'Observation de la Terre)

SRTM	Shuttle Radar Topography Mission
SUN	Sustainable Use of Natural vegetation in West Africa
SZ	espèce Soudano-Zambézienne
TM	Thematic Mapper
TRMM	Tropical Rainfall Measure Mission
TU	Temps Universel
UAM	Université Abdou Moumouni de Niamey
UICN	Union International pour la Conservation de la Nature
UMR/AMAP	Unité Mixte de Recherche / botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes
UNESCO	United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization
USGS	United States Geological Survey
UTM	Universal Transverse Mercator
VGT	VeGeTation
VIF	Variance Inflation Factor
VIRS	Visible and InfraRed Scanner
VIS	VISible
WAP:	W-Arly-Pendjari
WFA	World Fire Atlas
WGS	World Geodetic system
WIST	Warehouse Inventory Search Tool
HPDP	Hierarchical Patch Dynamics Paradigm

Chapitre I. Introduction générale

I.1. CONTEXTE GENERAL

Le feu de végétation, processus d'oxydation (ou combustion) rapide de la végétation au sens de Cochrane (2009), est un phénomène ancien qui daterait probablement d'une période antérieure au quaternaire (Scott 2000, Pausas et Keely 2009). Selon plusieurs études paléoécologiques et dendrochronologiques à travers le monde (Bird et Cali 1998, Falcon-Lang 2000, Scott et Glasspool 2006), ce phénomène serait, et demeure encore, étroitement lié à l'aridité du climat et à la densité humaine.

I.1.1. Le feu de végétation, partie intégrante des paysages de savane tropicale

Chaque année les régions tropicales sont concernées par plus de 80 % des feux de végétation à l'échelle mondiale et dont la majorité constitue des feux de savane (Lobert et al. 1990, Dwyer et al. 2000, Tansey et al. 2004). Par exemple, Menaut et al. (1991) ont estimé à environ 50 % de l'étendue totale des savanes soudaniennes brûlée chaque année, comme pour les savanes du Nord de l'Australie (Andersen et al. 2003), contre 80 % pour les savanes guinéennes d'Afrique et moins de 15 % au Sahel. Cette forte concentration des feux et leur récurrence dans les paysages de savane tropicale seraient largement dépendantes du climat à saison sèche plus ou moins longue (Sankaran et al. 2005), de la forte densité démographique (Reynolds et al. 2007), et surtout des propriétés physionomiques particulières de la végétation (Scholes et Archer 1997, Laris 2005), qui les caractérisent.

En effet, l'une des caractéristiques propres aux écosystèmes de savane et largement reconnue par les scientifiques, est la coexistence de deux formes différentes de vie végétale (arbre et herbe) parmi lesquelles la strate herbacée constitue le principal combustible des feux de savane (Laris et Wardell 2006). Sur la base du concept qu'un écosystème est un système naturel qui tend à évoluer vers un état théorique dit climacique (état de maturité et de stabilité maximale), tout en étant capable d'évolution et d'adaptation au contexte écologique et abiotique (van der Maarel 2005), plusieurs théories ont été élaborées pour expliquer cette coexistence en considérant que les savanes sont des systèmes stables en équilibre ("*Equilibrium paradigm*") liés à la répartition des ressources (Walker et Noy-Meir 1982), ou des systèmes intrinsèquement instables ("*Disequilibrium paradigm*") maintenus par les perturbations (Hutchinson 1959, Scholes et Archer 1997, Jeltsch et al. 1996). Selon White et Picket (1985), une perturbation naturelle ou anthropogène, est définie comme tout événement relativement discret dans le temps qui désorganise la structure d'un écosystème ou d'une communauté en modifiant la disponibilité des ressources ou l'environnement physique.

Quelques observations de terrain et essais expérimentaux suggèrent en effet que la coexistence des arbres (arbustes y compris) et des herbes dans les savanes tropicales est certes déterminée par un ensemble complexe de facteurs interactifs, mais les régimes de perturbation sont considérés comme les facteurs les plus importants (Peterson et Reich 2001, van Langevelde et al. 2003, Bond et Archibald 2005, Beckage et al. 2009). Toutefois, les perceptions diffèrent

sur la catégorie de perturbations (naturelle ou anthropogène) qui représente les principaux facteurs structurants, et qui influence plus fortement la dynamique des savanes (Higgins et al. 2000).

De nombreuses études menées en zone tropicale suggèrent les perturbations anthropogènes (herbivorie, coupe de bois, feu,...) comme les principaux déterminants de la structuration des savanes (McNaughton 1983, Scholes et Archer 1997, Gignoux et al. 1997, van Langevelde et al. 2003, Sawadogo 2009), et l'importance du feu comme variable déterminante dans le maintien et la stabilité des savanes est bien établie (Andersen et al. 1998, Thonicke et al. 2001, Bond 2005, Bendix et Cowell 2010, Devineau et al. 2010). Skarpe (1992) suggère par exemple que l'existence de la plupart des savanes, en particulier les savanes africaines, est plus liée à l'impact du feu et des grands herbivores qu'au climat; et ces facteurs semblent en grande partie déterminer les limites du continuum savane (Scholes et Walker 1993).

I.1.2. Le feu de végétation, une variable bioclimatique

Les effets écologiques du feu ont été selon diverses approches, intensivement évalués dans différents paysages régulièrement soumis au feu, en particulier les savanes tropicales (Frost et Robertson 1987, Peterson et Reich 2001, Trollope et al. 2002, Andersen et al. 2003, Staver et al. 2009, Southey et al. 2009, Acatino et al. 2010). Les études expérimentales à l'échelle locale (parcelle d'expérimentation), basées sur l'analyse des principales caractéristiques physiques du feu telles que l'intensité, la saisonnalité, la fréquence, la sévérité et le type de feu, définissant en général un régime du feu (Bond et van Wilgen 1996), ont été les précurseurs de la connaissance actuelle sur les effets du feu. Ainsi, la destruction partielle ou globale de la biomasse végétale par le feu affecte les patrons et les processus ("*pattern-process*") globaux de l'écosystème en modifiant à la fois la composition et la structure de la végétation (Hochberg et al. 1994, Higgins et al. 2007, Hoffmann et al. 2009), le cycle des nutriments (DeBano et al. 1998) et le climat (Andreae et al. 2004).

La libération de gaz et particules d'aérosols dans l'atmosphère contribue significativement à une modification des conditions climatiques locale et régionale (Spencer et al. 2003, Hardy et al. 2001). Quant à la déstructuration des sols induite par le feu, elle conduit à une érosion et une perte de fertilité (Cook et al. 1994), ainsi qu'une perturbation des processus hydriques des sols entraînant un ruissellement accru, une faible infiltration, un colmatage des bas fonds et une forte évaporation (Frost et Robertson 1987, Mbow et al. 2003).

Sur la végétation, les feux surtout fréquents contribuent fortement aux changements de la composition des communautés végétales (Gill et Williams 1996) en favorisant une dominance d'espèces tolérantes au feu (ou adaptées) et dépendantes du feu, et par voie de conséquence une capacité plus importante de résilience et de stabilité de l'écosystème (Hochberg et al. 1994, Silva 1996, Hoffmann 1999, Bond et al. 2005, Beckage et al. 2009). Selon Walker (1995), la stabilité d'un écosystème est la probabilité de persistance de toutes les espèces, tandis que la résilience est l'aptitude d'un environnement à tolérer les perturbations et à maintenir sa capacité de survie sans évoluer vers un état différent. Toutefois, plusieurs études

d'évaluation des effets du feu sur la base des traits biologiques (ou d'histoire de vie) des plantes ont suggéré que la résilience et la stabilité des communautés changent à travers et dans les paysages, et entre différents groupes de plantes (Silva 1996, Gitay et Noble 1997, Lavorel et al. 1997, Peterson et al. 1998, Williams et al. 2003). Ainsi, les écosystèmes en zone tropicale aride sont typiquement mieux adaptés aux feux fréquents et leurs effets écologiques sont moins dramatiques par rapport à ceux des régions tropicales humides où le feu est rare dans les conditions naturelles (Goldammer 1990). Par rapport à la structure de la végétation, les feux contrôlent divers aspects de la croissance et du développement des plantes, tels que la floraison, la dispersion de graine, la germination, l'établissement de jeunes plantes, la mortalité des plantes et la production de biomasse (Hoffmann 1998, Walters et al. 2004, De Luis et al. 2005, Dayemba 2010).

Le feu de végétation étant un phénomène à la fois spatial et temporel, cette influence à la fois directe et indirecte du feu peut couvrir un large éventail d'échelles temporelles (saison, année, décennie, siècle) et spatiales (tache, région, pays, continent) fortement dépendant de la nature du régime de feu, elle-même influencée par les conditions environnementales et climatiques (Bond et van Wilgen 1996). Au niveau de la savane, reconnue comme zone d'agriculture et de pastoralisme par excellence, la recherche s'est plus focalisée sur le recouvrement immédiat de la végétation après les épisodes de feu que sur les effets écologique à long terme et à grande échelle spatiale des différents régimes du feu (Lacey et al. 1982). Une approche à l'échelle paysagère à régionale des effets du feu s'avère donc nécessaire pour mieux comprendre les relations complexes de causalité entre les différentes composantes de l'environnement (sol, feu, végétation, climat) (Agee 1993).

Ainsi, de nombreuses études au cours de ces deux dernières décennies ont fréquemment et largement utilisé l'imagerie satellitaire considérée comme la source de donnée idéale pour la cartographie et le suivi des feux en Afrique (Barbosa et al. 1999, Roy et al. 2002, Grégoire et Simonetti 2010, Devineau et al. 2010, Jacquin 2010) afin d'estimer la quantité d'émission de gaz et les changements de la végétation de l'échelle régionale à continentale. Toutefois, une appréciation fiable de l'impact du feu demeure difficile à cause de la variabilité spatio-temporelle des conditions du milieu et des facteurs environnementaux locaux, capable d'induire une grande hétérogénéité des dynamiques de savanes (Eva et Lambin 2000).

I.1.3. Le feu de végétation, outil d'exploitation et de gestion des savanes

La majorité des feux de savane sont d'origine anthropique c'est-à-dire provoqués par l'homme, et ce depuis que l'homme a maitrisé le feu et a préféré se sédentariser dans des endroits offrant des possibilités de mise à feu de la végétation comme la savane (Pyne 2001, Bowman et al. 2009). En effet, les populations autochtones ont de tout temps, utilisé les brûlis (ou mise à feu de la végétation) à des fins d'exploitation et de gestion des ressources naturelles (Dwyer et al. 1998). Parmi les objectifs visés par cette pratique, on peut citer entre autres le renouvellement des pâturages, la chasse, le contrôle des incendies, la gestion des plantes, l'élimination des animaux nuisibles et l'éclaircie pour l'agriculture.

Cette utilisation du feu est perçue par les forestiers coloniaux et les botanistes, particulièrement en Afrique de l'Ouest, comme imprudente et trop destructrice sur les arbres, avec pour conséquence à long terme une savanisation voire une désertification de la région, à travers des processus de transformations paysagères telles que la déforestation et la dégradation des sols (Kull et Laris in Cochrane 2009). Cette théorie de la savanisation régionale, issue de l'expérimentation du feu dans l'optique de vérifier si les feux de brousse engendrent et maintiennent les savanes (Aubreville 1953), a permis l'émergence d'un modèle écologique du feu dit à trois niveaux ("*Three-tiered model*" or "*fire triad*"), basé sur le ratio arbre/herbe conceptualisé d'ailleurs comme une fonction de l'histoire des perturbations (Laris 2008).

L'objectif ultime de gestion de ce modèle est l'exclusion du feu car la suppression du feu crée un paysage avec un ratio arbre/herbe élevé, tandis qu'une longue période d'un régime de feux "tardifs" (vers la fin de la saison sèche) crée un paysage avec un rapport très bas. Par contre, un régime de feux "précoces" (au début de la saison sèche) crée un paysage avec un rapport modéré (Louppe et al. 1995). Le principe est que les effets critiques du feu sur la végétation, fortement corrélés à l'intensité et la sévérité du feu, sont en grande partie déterminés par la saisonnalité (période d'occurrence du feu), particulièrement dans les zones climatiques à saison sèche relativement longue (Govender et al. 2006).

Dès lors, ce modèle continue d'influencer dans de nombreux pays ouest africains la politique contemporaine du feu qui prend souvent une forme hiérarchique dans laquelle le feu tardif est entièrement découragé et le feu précoce, considéré comme un "mal nécessaire", peut être permis mais seulement dans des circonstances spécifiques et contrôlées (Laris et Bakkoury 2008). Ainsi, dans le cadre de la gestion de la biodiversité et la conservation des écosystèmes de savane, le feu est largement utilisé sous un régime du feu de saison sèche précoce dans la plupart des aires tropicales protégées (Grégoire 1993, Nielsen et Rasmusen 2001, Andersen et al. 2003, Ecopas 2005).

Gérer un écosystème renvoie au maintien du niveau de biodiversité dans lequel l'écosystème se trouve à un instant donné voire dans le meilleur des cas l'augmenter si ceci ne va pas à l'encontre du fonctionnement de l'écosystème en place (Rabeil 2003). De ce point de vue, de nombreuses études ont suggéré que dans les savanes australiennes et soudaniennes d'Afrique de l'Ouest en particulier, la pratique traditionnelle du feu qui consiste à une variation des régimes du feu dans l'espace et dans le temps, crée une mosaïque paysagère spatiale de taches brûlées et non brûlées ("*patch burning mosaic*"), capable d'agir sur les dynamiques écologiques (dispersion et colonisation des espèces, compétition, succession) (Andersen et al. 1998, Mbow et al. 2000, Laris 2002, Wardell et al. 2004, Parr et Andersen 2006). Cette approche de mosaïque de taches brûlées permet certes de réduire le risque d'incendie tout en maintenant l'hétérogénéité du paysage, mais promeut surtout une diversité élevée au sein des communautés vivantes (composition spécifique et habitats), ainsi qu'un système plus résilient, comparativement aux feux incontrôlés de grande expansion (Russell-Smith et al. 1997, Parr et Brockett 1999, Laris 2002). Toutefois, il est à noter que la mosaïque des taches brûlées pourrait bien être plus une conséquence qu'une cause des hétérogénéités préexistantes en

termes de caractéristiques de la savane (Eva et Lambin 2000), des conditions édaphiques (Krawshuk et al. 2009) et du climat régional (Sankaran et al. 2005).

Par ailleurs, selon la théorie de savanisation régionale, le climax de la zone tropicale semi-aride serait une formation forestière fermée. Or, les études paléoécologiques sur les savanes sud-soudaniennes suggèrent que la végétation de la zone n'a jamais été une forêt sèche fermée, même durant la période mi-holocène où les précipitations étaient significativement plus élevées (Laris 2008, Cochrane et al. 2009).

I.2. PROBLEMATIQUE DES FEUX D'AMENAGEMENT DANS LE PARC W

Dans le contexte actuel des changements climatiques globaux, la pression de l'homme sur les écosystèmes, surtout en zones semi-arides à arides, ne fait que croître (Ariori et Ozer 2005) en favorisant de plus en plus la contraction et la fragmentation des espaces naturels (Cornelis 2011), voire la disparition complète du couvert végétal (Mistry 2000, Vogel 2009). En guise d'exemple, environ 31% des écosystèmes semi-arides d'Afrique, sont affectés par divers processus de dégradation dus aux perturbations anthropiques et environnementales (Sefe et al. 1996). La conservation des écosystèmes tropicaux est devenue dès lors un axe majeur des politiques environnementales dans le monde à travers la création d'aires protégées dont les objectifs, les modèles de gestion et les statuts juridiques diffèrent d'une région à l'autre (Aubertin et Rodary 2008).

Le feu offre certes l'unique moyen pour la gestion des habitats à l'échelle du paysage grâce à sa grande capacité de propagation dans l'espace et son importance pour le maintien et la conservation des écosystèmes de la savane tropicale (Govender et al. 2006). Mais les effets écologiques des différents régimes du feu font toujours l'objet d'un intense débat (Andersen et al. 1998, Higgins et al. 2000, Russell-Smith et al. 2003) de telle sorte qu'une gestion du feu, en particulier le choix de mode d'usage des feux, continue d'être l'un des plus grands défis pour les scientifiques et gestionnaires de la conservation (Andersen et al. 2003). Pour Williams et al. (2003), aucun régime du feu ne peut optimiser toute la biodiversité d'un écosystème à cause: (1) d'une variabilité de la sensibilité des espèces aux différentes composantes des régimes du feu, (2) une exigence de régime du feu différente selon les espèces, et (3) l'exigence de plusieurs régimes du feu pour une même espèce. En plus l'une des sources d'incertitude dans la quantification des effets du feu sur l'écologie des savanes demeure la méconnaissance des variations spatio-temporelles dans le régime du feu (Geldenhuys 1996, Dolidon 2007). De ce point de vue, l'utilisation effective du feu comme outil privilégié de gestion des écosystèmes de savane se doit de tenir compte des spécificités locales et régionales à même d'influencer les effets écologiques du feu, autrement dit de la complexité d'actions et réactions entre le feu et les autres processus écologiques influençant la dynamique des savanes.

Pour le cas particulier du Parc Régional du W (PRW) en Afrique de l'Ouest, objet d'étude de cette thèse, cette politique du feu précoce est appliquée par extrapolation des connaissances acquises par expérimentation du feu dans un contexte écologique différent (Swaine et al. 1992,

Louppe 1995, Andersen et al. 1998, Eva et Lambin 2000, Higgins et al. 2007). De même, peu d'investigations approfondies existe actuellement sur les effets du feu à diverses échelles spatiales dans le PRW, telles que les études récentes de Clerici (2006) sur les relations entre le feu et les dynamiques paysagères, ou celles de Grégoire et Simonetti (2007 et 2010) sur la caractérisation et le suivi de l'activité du feu sur des échelles de temps annuelle à pluriannuelle. Par contre, depuis qu'il a acquis son statut de Parc National en 1954, des connaissances de bases ont été acquises dans d'autres disciplines de recherche telles que la géologie-pédologie (Gavaud 1966), la cartographie de la végétation (Couteron et Kokou 1992, De Wispelaere 2004), la botanique (Saadou 1990, Mahamane et al. 2007), l'ethnobotanique (Muller 2009), la phytosociologie (Mahamane 2005), l'écologie spatiale (Barbier et al. 2006), la zoologie (Poché 1975, Rabeil 2003, Cornelis 2011), la sociologie (Benoit 1998, Turner 1999), etc…

Le PRW présente pourtant plusieurs caractéristiques lui conférant un cadre idéal pour évaluer adéquatement les effets du feu: (1) son statut d'aire protégée qui réduit ou supprime la pression humaine, (2) sa situation dans la zone de transition climatique soudano-sahélienne c'est-à-dire à la limite du front de désertification, donc des écosystèmes soumis à de fortes contraintes climatiques et édaphiques, et (3) la grande étendue de son "paysage savane" au sens de Scholes et Archer (1997), c'est-à-dire une matrice savanicole constituée d'une mosaïque complexe de savanes à affinités sahélienne et soudaniennes imbriquées (Couteron et Kokou 1992), et ponctuée de taches de forêt sèche et forêt-galerie en bordure des cours d'eau.

De telles conditions environnementales qui peuvent probablement modifier les effets du feu étudiés dans un contexte climatique plus humide (par exemple les savanes soudano-guinéenne ou zambézienne), amènent à se poser la question de savoir si l'application d'un feu annuel en saison sèche précoce est bien adaptée aux objectifs de conservation en zone semi aride à aride. Le défi majeur est donc de trouver les stratégies optimales de gestion du feu, ou du moins le régime de feu le mieux approprié, qui peuvent assurer la durabilité de ces écosystèmes semi-arides, à travers une meilleure connaissance des effets écologiques du régime du feu et de ses interactions à diverses échelles spatio-temporelles.

L'évaluation des effets d'un régime du feu écologiquement approprié ne peut être faite isolement des autres processus écologiques à diverses échelles, et doit reposer sur l'appréciation des caractéristiques de l'histoire de vie des plantes. Ces caractéristiques permettent en effet aux plantes de coexister avec un régime du feu donné sur une longue période de temps (de l'ordre du millénaire) et pourraient refléter le niveau de tolérance (ou de sensibilité) des plantes. A cet égard, la strate ligneuse semble la mieux désignée pour cette étude grâce à la nature pérenne des espèces et à son rôle dans la détermination des propriétés de l'écosystème de savane (Breshears et Barnes 1999). En effet, elle influence le rapport arbre-herbe en modifiant le microclimat, l'humidité du sol et la disponibilité des nutriments sous sa canopée, créant ainsi une hétérogénéité spatiale des ressources (Barbier et al. 2006). Pour ce faire, cette thèse adopte une démarche multidisciplinaire et présente la particularité d'utiliser, contrairement à celles basées sur l'expérimentation du feu au terrain, une base de données spatio-temporelles sur l'occurrence des feux sur l'ensemble du Parc National du W du Niger

(PNWN) à partir de données de Télédétection-SIG (Système d'information Géographique) mais également de jeux de données conséquents récoltés sur le terrain (Relevés floristiques et dendrométriques).

I.3. HYPOTHESES ET OBJECTIFS DE LA THESE

L'objectif principal de cette thèse est de faire l'état des lieux d'une longue pratique des feux comme outil de gestion des écosystèmes semi-arides du Parc National du W du Niger (PNWN) dans l'optique de répondre, ne serait que partiellement, aux besoins d'information adéquate et améliorée des gestionnaires d'aire protégée comme le Parc du W sur les effets du feu. Ainsi, la question centrale de cette thèse porte sur les interactions entre le phénomène du feu et les autres composantes de l'écosystème, en particulier la végétation et le sol, dans le but de mieux apprécier le rôle du feu dans la stabilité relative des écosystèmes. En effet, une connaissance approfondie du phénomène de feu permet de mieux appréhender l'efficacité de la pratique du feu dans un cadre de conservation de la biodiversité et de protection des écosystèmes tropicaux semi arides.

Pour le cas du PNWN où une mise à feu systématique en saison sèche précoce uniquement est de vigueur, une homogénéité de l'activité du feu dans l'espace (surface affectée par le feu) et dans le temps (fréquence du feu) serait attendue (Hypothèse 1). Au cas contraire, les conditions environnementales (végétation, sol, climat) pourraient être le facteur explicatif de la variabilité spatio-temporelle de cette distribution spatio-temporelle du feu (Hypothèse 2). La première démarche pour vérifier ces hypothèses est de reconstruire l'historique des feux dans la zone d'étude par cartographie des surfaces affectées par le feu sur la période de 2002 à 2009, soit sept années ou saisons de feu (Objectif 1) afin de caractériser l'activité du feu en terme de régimes du feu (fréquence et saisonnalité des feux) et de configuration spatiale (Objectif 2) d'une part, et d'autre part leurs relations avec des facteurs environnementaux tels que la pluviométrie et l'état de la végétation (Objectif 3).

Par ailleurs, la forte récurrence des mises à feu de la végétation du PNWN laisse supposer un rôle important du feu dans la structuration (composition floristique et structure) de la végétation (Hypothèse 3). Pour tester cette hypothèse, la présente thèse s'est fixée pour objectifs spécifiques de déterminer les communautés floristiques ligneuses des savanes et leurs caractéristiques (floristique et dendrométrique) relatives au régime du feu, aux conditions édaphiques et topographiques et aux caractéristiques de la végétation (Objectif 4); à mettre en évidence la relation de causalité entre le feu et la végétation ligneuse (Objectif 5); et le lien entre le régime du feu et la structure des savanes en termes de distribution de classes de hauteur et de diamètre (Objectif 6).

Enfin, du postulat qu'une forte fréquence des feux réduit la diversité floristique et que la réponse des espèces à la perturbation est le résultat de la performance des espèces, i.e. l'expression de leur stratégie de survie dans leur milieu (Lavorel et Garnier 2002), le PNWN est supposé présenter : (1) une faible diversité ligneuse relative à l'application fréquente d'un régime du feu précoce, conformément à la théorie de la perturbation intermédiaire (Hypothèse

4), et (2) une variabilité de l'adaptation des espèces ligneuses selon le régime du feu (Hypothèse 5). De même, les espèces les plus caractéristiques (ou espèces indicatrices) des communautés ligneuses des savanes sont supposées agir comme espèces-ingénieurs de l'écosystème (au sens de Beckage et al. 2009), ou espèces "clé de voûte" de la structure des savanes, influençant les divers processus de succession et de maintien de l'écosystème (colonisation, facilitation/compétition, extinction, etc.) (Hypothèse 6). Les objectifs poursuivis en vue de vérifier ces hypothèses (4, 5 et 6) consistent à : (1) comparer la richesse spécifique et la diversité ligneuse des différents groupes fonctionnels basés sur le régime du feu (Objectif 7); (2) déterminer le lien entre le régime du feu et les traits biologiques des espèces (Objectif 8); (3) déterminer la relation allométrique des individus ligneux (Objectif 9); (4) estimer le degré de tolérance des espèces aux différents régimes du feu (Objectif 10); et (5) inférer les principaux processus biologiques qui sous-tendent l'organisation spatiale des individus ligneux (Objectif 11).

I.4. STRUCTURE DE LA THESE

La présente thèse est structurée autour de trois principaux axes de recherche: (1) la cartographie de l'activité du feu; (2) les interrelations feu-sol-végétation; et (3) l'analyse "patrons-processus". Hormis le chapitre I et le chapitre VII, chacun des cinq autres chapitres (II, III, IV, V, VI) présente les résultats obtenus selon un ou deux des axes de recherche. Chaque chapitre a été rédigé indépendamment et est potentiellement publiable (Chapitre II, III et IV) ou publié (Chapitres V et VI). Il y a donc une certaine répétition à travers les chapitres, particulièrement dans les sections introduction et méthodes.

Le chapitre I ou introduction générale à la thèse fait une synthèse de la connaissance scientifique acquise par approche empirique et/ou théorique, sur la savane tropicale et le phénomène du feu. Il présente la zone de l'étude de manière détaillée et aborde l'approche méthodologique adoptée et les données utilisées pour répondre aux différents objectifs poursuivis afin de vérifier les hypothèses de recherche.

Dans le chapitre II, la caractérisation de l'activité du feu dans le PNWN est basée sur une méthode de suivi du feu qui a consisté à cartographier, à l'échelle locale à paysagère, l'historique du feu à travers une analyse spectrale d'images satellites et au calcul des métriques de l'écologie du paysage. Ce chapitre a permis de tester les hypothèses 1 et 2.

Le chapitre III, constituant le pivot central de cette thèse, a porté sur les différentes relations de causalité plausibles à l'échelle régionale entre le régime du feu, les facteurs édaphique et topographique, et les caractéristiques (structure et composition) de la végétation ligneuse. Des analyses synchrones de corrélation et de causalité ont été appliquées sur des données satellitaires et des jeux de données conséquents récoltés sur le terrain afin de tester les hypothèses 2 et 3.

Les deux chapitres suivants ont abordés à l'échelle locale les relations entre les différents régimes du feu et la végétation ligneuse à travers les analyses multivariées classiques, pour la

vérification des hypothèses 4 et 5. Le chapitre IV s'est particulièrement focalisé sur la richesse et diversité floristique des communautés ligneuses et les traits biologiques des espèces ligneuses, tandis que le chapitre V a abordé les aspects structuraux (paramètres forestiers) des communautés ligneuses à travers des analyses de courbes de croissance relative (allométrie hauteur-Diamètre, allocation des ressources), et de structures en hauteur et en diamètre.

Le chapitre VI, en se focalisant spécialement sur la communauté ligneuse du régime sans feu, a permis de tester l'hypothèse 6 à travers l'objectif 11 de cette thèse, par une analyse de l'organisation spatiale des individus ligneux basée sur une méthode de distance, en l'occurrence celle des processus ponctuels de Ripley (1977).

Enfin, dans le chapitre VII les principaux résultats des chapitres précédents ont été globalement discutés et une synthèse des différentes hypothèses a été faite sous forme de conclusion. De même, des implications pour la gestion des écosystèmes semi-arides par le feu ont été énumérées ainsi que des perspectives de recherche pour approfondir les connaissances sur l'usage du feu en zone tropicale semi-aride.

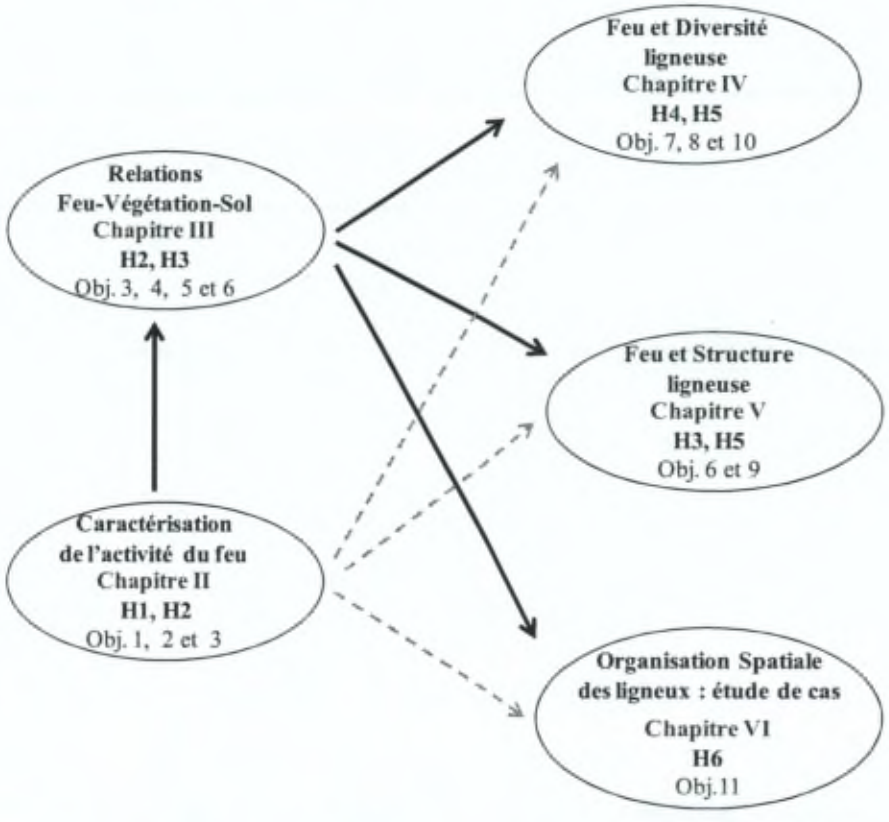

Figure I.1. Structure de la thèse. Une confrontation de données sur l'historique des feux dérivé de l'imagerie satellitaire (chapitre II) à des données de terrain incluant des mesures détaillées sur la composition et structure de la végétation ainsi que des propriétés édaphiques et topographiques a permis de déterminer les principaux facteurs déterminants la distribution spatio-temporelle des feux et leurs interrelations (chapitre III). Sur la base de ces interrelations et le régime des feux (Chapitre II), les effets du feu sur la composition floristique (chapitre IV), la structure de la végétation ligneuse (chapitre V) ont été évalués. Le chapitre VI est une étude de cas sur l'organisation spatiale des ligneux pour comprendre l'absence du feu dans certaines communautés.

I.5. ETAT DE L'ART

Cette section est une synthèse bibliographique sur le phénomène du feu afin de cerner le cadre théorique dans lequel cette thèse s'inscrit. Elle reprend donc dans le détail les principaux points énumérés dans les sections précédentes à savoir les concepts et théories relatifs aux écosystèmes savane et au feu de végétation, ainsi que les relations entre le feu et son environnement.

I.5.1. Ecologie des écosystèmes de savane

I.5.1.1. Concepts de savane

Le concept d'écosystème a été forgé par Tansley (1935) pour désigner l'unité de base de la nature qui correspond à un ensemble formé par une communauté d'organismes vivants (biocénose) interagissant entre eux et avec leur environnement physico-chimique (biotope). Cette approche adopte la perception d'un système du monde vivant où l'écosystème se trouve à un haut niveau hiérarchique de l'organisation biologique (van der Maarel, 2005).

Une telle association entre le vivant et le non-vivant crée un réseau d'interactions entre leurs éléments constitutifs (entité fonctionnelle) et forme ainsi des systèmes biophysiques complexes (par exemples : plante-sol, plante-atmosphère, etc.) dans lequel une relation de causalité existe à travers des échanges d'énergie et de matière permettant le maintien de la vie. Ces flux d'énergie et de matière, en plus des cycles biogéochimiques et structures trophiques, qui font de l'écosystème un système ouvert i.e. sans frontières clairement définies, évoluent en permanence dans le temps et dans l'espace en conférant à l'écosystème une notion essentiellement dynamique. La science moderne sur les écosystèmes se concentre ainsi sur la compréhension des propriétés dynamiques des écosystèmes, et la classification des écosystèmes, largement utilisée, est basée sur les types de végétation parce que les plantes sont les principaux producteurs primaires de matière organique et définissent le plus souvent la structure spatiale des écosystèmes (van der Maarel, 2005).

La végétation de type savane, de par la composition floristique et faunistique, les cycles écologiques (énergie, eau, carbone et éléments nutritifs) et les interactions fortes et complexes entre plantes qui lui sont étroitement associés (Shorrocks 2007), constitue un exemple typique d'écosystème. Originaire de l'Amérique du sud, le terme "savane" dérive probablement du mot espagnol "*zavanna*" rapporté pour la première fois au 16ème siècle par l'historien espagnol G. F. de Oviedo pour désigner une plaine déboisée ("*treeless plain*") c'est-à-dire une formation végétale sans arbres mais avec beaucoup de graminées hautes et/ou courtes (Bourlière et Hadley, 1970).

Cette définition générale adoptée à l'échelle mondiale pour désigner toute formation végétale présentant des graminées dans sa strate herbacée fut contestée sur la base des différences physionomiques et climatiques, tant à l'échelle régionale qu'intercontinentale (Aubreville 1957, Bourlière et Hadley 1970). Des efforts importants ont été fournis pour proposer des termes et définitions plus significatives des systèmes mondiaux herbes-arbres selon la

spécificité de chaque région (Savane, Ilanos, Cerrado, Fymbos, Steppe, etc.) ; ainsi que des classifications pour la cartographie des différentes zones de savane à diverses échelles spatiales (CSA 1956, Rattray 1960, Pratt et al. 1966, Unesco 1969).

Actuellement il n'y a aucun consensus général sur une définition précise, ni sur une classification fiable des savanes (Bourlière et Hadley, 1970). Seul le concept central du terme savane comme communauté tropicale mixte d'arbres et de graminée est largement accepté par la majorité des écologues (Scholes et Walker 1993). A l'échelle du continent africain, l'accord de Yangambi sur la nomenclature des formations végétales classe les savanes dans les formations graminéennes (CSA 1956). Selon Aubreville (1957), cette classification basée essentiellement sur des descriptions physionomiques, correspond bien aux divisions écologiques de l'Afrique. Toutefois, la délimitation des frontières entre unités de végétation demeure toujours problématique. Ainsi, Scholes et Walker (1993) considèrent les savanes comme appartenant à un continuum de types de végétation dans lesquels les arbres et les graminées sont les principaux constituants. En effet, les savanes se retrouvent, à l'intérieur de ce continuum, entre les forêts denses humides équatoriales et les déserts (Figure I.2), et plus précisément au niveau des zones climatiques avec une alternance annuelle de saisons sèche et humide (Woodward 2008). Cette bande plus ou moins continue des formations savanicoles présente, à l'échelle régionale, une succession de structures distinctes (composition floristique, densité et agencement spatial des plantes) (Shorrocks 2007) : plus la distance par rapport à l'équateur augmente, plus la longueur de la saison sèche augmente, et plus la densité des arbres baisse (Figure I.3).

Figure I.2. Carte de la distribution mondiale des écosystèmes de savane tropicale (en noir). (Adapté de Shorrocks 2007)

En effet le caractère continu de la strate herbacée, retenu dans certaines définitions de la savane africaine (Bourlière et Hadley 1970, Skarpe 1992), ne peut s'appliquer qu'aux zones climatiques où les précipitations sont bien reparties sur l'année (savane humide). Au niveau des zones semi-arides par contre, la strate herbacée n'est plus continue et laisse place à de nombreuses taches de sol nu (Boulain 2004). Certains auteurs (Pratt et al. 1966, Descoings

1978) proposèrent donc une subdivision des savanes africaines en unités de végétation (ou faciès) basée sur la structure du peuplement ligneux afin de remédier au manque de précision et à l'insuffisance de normalisation dans la définition des termes nomenclaturaux de Yangambi. Ainsi selon la taille des arbres, leur recouvrement au sol et leur structure spatiale, on distingue plusieurs faciès de savane: les savanes boisée, arborée, arbustive et herbeuse.

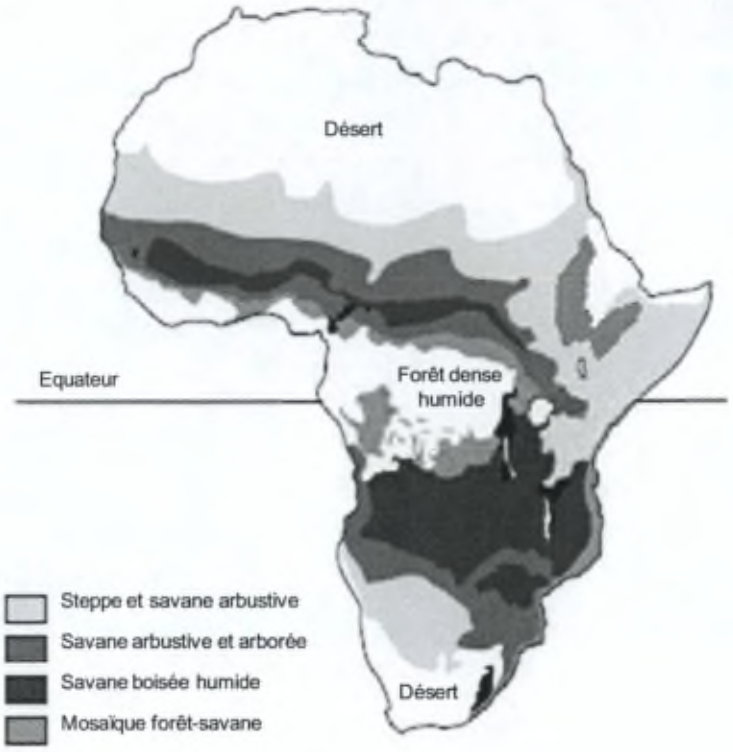

Figure I.3. Principaux faciès de savanes tropicales africaines dans le continuum. (Adapté de Shorrocks 2007).

Outre le facteur climatique énuméré ci-dessus, la variabilité structurale et floristique de la savane serait également conditionnée par la toposéquence (facteur géomorphologique), les conditions de drainage et de disponibilité en nutriments du sol, les actions anthropiques (déforestation, herbivorie, feu, etc.), ou une combinaison de ces facteurs (Walker 1987, Skarpe 1992).

I.5.1.2. Répartition géographique des savanes

Les savanes sont localisées dans les zones à climat chaud et relativement humide autour de l'équateur (entre les tropiques de cancer et de capricorne: Figure I.2) et constituent l'un des plus larges biomes terrestres mondiaux, recouvrant environ 20 % de la surface terrestres (Shorrocks 2007) dont la majorité se retrouve en Afrique (environ 40 % du continent : Scholes et Walker 1993); et occupent la deuxième place après les forêts tropicales en terme de contribution à la production primaire terrestre (Atjay et al. 1987). Par ailleurs, la savane est l'unique biome terrestre majeur où la production primaire est si équitablement et constamment partagée entre deux formes différentes de vie végétale (Scholes et Archer 1997).

En Afrique, la zone de savane est constituée de deux régions distinctes: (1) la région soudanienne située entre 6° et 13° de latitude Nord avec des savanes boisées humides et arides qui s'étend du Sénégal à l'ouest aux montagnes éthiopiennes à l'est sur une aire d'environ 5,25 millions de km²; et (2) la région zambézienne dans l'hémisphère Sud, principalement occupée par les savanes boisées de Miombo (Menaut et al. 1995) (Figures I.2 et I.3).

I.5.1.3. La dynamique des savanes

L'enjeu fondamental de la recherche en écologie végétale demeure l'identification des mécanismes et processus écologiques à l'origine et au maintien de la coexistence d'espèces différentes dans un même écosystème. Actuellement, les écologistes reconnaissent de manière générale que la distribution spatiale et l'abondance relative des différentes espèces d'un écosystème quelconque sont la résultante d'interactions complexes et dynamiques selon les conditions environnementales, pouvant être synergétiques ou antagonistes; et refléter une variation stochastique ou une boucle de rétroaction (feedback). Ces processus écologiques à diverses échelles de temps et d'espace régulent la diversité floristique des écosystèmes de savane et en particulier le ratio arbre/herbe (Scholes et Archer 1997).

Toutefois, la dynamique des savanes tropicales, à travers les mécanismes d'une coexistence stable des espèces et les facteurs déterminants les proportions relatives des composantes arborescente et herbacée énoncés dans les différents types de savane, demeure toujours une énigme pour les scientifiques (Higgins et al. 2000, House et al. 2003). En effet, plusieurs théories alternatives mais pas forcement exclusives, tentent d'expliquer l'origine et le maintien de ces écosystèmes à travers les déterminants de sa structure. Certains facteurs et processus comme les interactions compétitrices, la démographie des populations, le climat et les régimes de perturbations ont tout de même été reconnus comme principaux déterminants interagissant d'une manière complexe à diverses échelles spatio-temporelles pour influencer la structure et le fonctionnement des savanes (Skarpe 1992, Scholes et Walker 1993).

Les théories de la dynamique des savanes diffèrent entre elles selon le groupe de facteurs et de processus privilégié; et ces différences ont des implications sur la manière dont les dynamiques de la savane sont perçues et prédites (Sankaran et al. 2004). En effet, reconnaitre que les savanes sont des systèmes intrinsèquement instables maintenus par les perturbations, ou des systèmes stables qui persistent malgré ces perturbations est critique pour leur gestion à travers le monde (Scholes et Archer 1997).

- **Les théories de l'équilibre**

De l'a priori que la coexistence des espèces est en état d'équilibre ("*Equilibrium paradigm*") c'est-à-dire que l'abondance d'une espèce en un lieu donné est stable dans le temps relativement à l'état climacique atteint par l'écosystème, la catégorie des théories les plus anciennes donnent un large pouvoir explicatif aux interactions biologiques, en particulier la compétition pour la ressource, et considèrent les perturbations comme des modificateurs du système (Acatino et al. 2010). Dans la littérature sur les savanes, la majorité des modèles

d'équilibre basés sur la compétition se sont penchés sur la disponibilité de l'eau du sol et/ou la disponibilité en nutriments comme principale ressource limitant le développement des espèces.

La théorie de l'équilibre compétitif dont l'un des modèles le plus connu en écologie des communautés est le principe déterministe de l'exclusion compétitive (Gause 1934) qui stipule que seule l'espèce cooptant le mieux la ressource, parmi les deux espèces utilisant la même ressource au même instant, pourra subsister. Toutefois, une coexistence stable dans l'espace et le temps des espèces nécessiterait des capacités compétitives liées en général aux différentes stratégies de capture des ressources des espèces pour éviter l'exclusion compétitive (Huston, 1994). Dès lors, l'hypothèse de la différenciation des niches (MacArthur 1972, Connell 1978) qui repose sur le postulat selon lequel chaque espèce occupe une niche écologique différente où elle constitue la meilleure compétitrice pour une ressource donnée, a été avancée. De ce point de vue, les communautés seraient des assemblages d'espèces déterminés par des règles de coexistence basées sur les niches des espèces (niche-habitat et niche-ressources) et leurs rôles fonctionnels, au sein desquels la compétition, voire les risques d'extinction locale seraient limités. La niche-habitat (Grinnell 1924) est l'ensemble des paramètres environnementaux nécessaires et suffisants pour la croissance et la reproduction des espèces, tandis que la niche-ressources (Hutchinson 1959) est l'ensemble des ressources nécessaires pour la croissance et la reproduction d'une espèce.

Le modèle le plus accepté au niveau des savanes tropicales est celui de la séparation de la niche d'enracinement de Walter (1971) ("*two-layer hypothesis*"). Selon ce modèle, le ratio herbe-arbre par exemple, est fonction de la distribution verticale de l'eau dans le profil pédologique dans des conditions environnementales données. Autrement dit, l'accès à l'eau, principal facteur limitant, diffère entre les arbres et les herbes en fonction de la distribution de leurs systèmes racinaires; et la compétition se fait uniquement au niveau de l'horizon supérieur du sol où les herbacées sont les meilleurs compétitrices. Quand aux arbres, ils subsistent dans le système grâce à leur accès aux horizons inférieurs (Sankaran et al. 2004).

- **Les théories des équilibres dynamiques**

Il est en général rare que la composition spécifique reste stable dans l'espace et dans le temps. Par exemple, à des échelles locales, la compétition pour la ressource agit uniquement sur un nombre réduit d'espèces et les fluctuations aléatoires des conditions environnementales peuvent être plus déterminantes que ces processus (Chesson et Case 1986, Huston 1994). La coexistence des espèces serait donc, non pas un phénomène à l'équilibre au sens large du terme, mais plutôt un équilibre dynamique expliqué par la catégorie des théories de la coexistence en non équilibre ou théories des équilibres dynamiques ("*disequilibrium paradigm*" : Hutchinson 1959).

Ces théories mettent surtout l'accent sur les perturbations et les aspects de la succession écologique (Clements 1916) c'est-à-dire les processus d'établissement des espèces et la variabilité spatio-temporelle des densités des espèces (colonisation, dispersion, croissance,…),

tout en évitant l'équilibre compétitif (c'est à dire l'exclusion compétitive de toutes les espèces non dominantes). Elles introduisent également la notion de compétition/facilitation et d'allocation des ressources dont les principaux modèles connus sont le modèle de la stratégie r et K (MacArthur 1972) et le modèle CSR ("*Competitive, Stress-Tolerant and Ruderal stratégies*" : Grime (1979).

De nombreux auteurs ont en effet souligné que la coexistence des espèces herbacées et/ou arborescentes est liée à la variabilité environnementale et/ou aux perturbations telles que le feu et l'herbivorie, qui limitent la germination des graines, l'établissement et la transition des jeunes plants vers les classes de taille mature (Menaut et al. 1990, Hochberg et al. 1994, Higgins et al. 2000). Ainsi, selon la théorie de la perturbation intermédiaire ("*Intermediate disturbance hypothesis*": Connell 1978) se référant en partie à la théorie de la niche de régénération (Grubb 1977), la diversité maximale des espèces est atteinte sous des régimes de perturbations de fréquence ou d'intensité intermédiaire, et la faible diversité correspond à la haute ou basse fréquence de perturbation. En fait, les perturbations créent de nouvelles conditions favorables à l'installation et au maintien des espèces dont l'ordre de priorité des espèces dépend de la proximité d'une source de propagule et du succès d'implantation des espèces (Picket et White 1985).

Pour les savanes tropicales, l'effet des perturbations sur la richesse spécifique ne se résume pas uniquement à une modification des proportions des deux groupes (formes de vie) dans le mélange local, mais se traduit aussi par une évolution, le long d'un gradient, des distributions d'abondance des espèces au sein de chacun des groupes. De ce point de vue, la théorie de la compétition balancée (Scholes et Archer 1997, House et al. 2003), sans aucune référence explicite par rapport à la théorie de la différentiation des niches, suggère une prépondérance de la compétition intra-spécifique (ou intra-forme de vie) par rapport à la compétition interspécifique (ou inter-forme de vie) qui aboutit à une coexistence stable des espèces compétitrices (existence d'un point d'équilibre stable). Cette coexistence équilibrée résulterait, dans les systèmes herbe-arbre par exemple, de la limitation par le compétiteur supérieur (l'arbre) de sa propre biomasse (ou abondance) afin de permettre au compétiteur inférieur c'est-à-dire les herbes de croitre (Scholes et Archer 1997, House et al. 2003). Le point d'équilibre stable est en fait corrélé, selon Sankaran et al. (2004) à un seuil pluviométrique au dessus duquel la couverture ligneuse pourrait être relativement élevée et en dessous duquel les herbacées dominent car la disponibilité en eau est insuffisante pour une croissance des arbres. Ainsi, les seuls états d'équilibre des savanes sont donc les savanes boisées fermées (climat humide) et les savanes ouvertes (climat aride) représentant des états de déséquilibre maintenus par les perturbations.

Par ailleurs, la théorie de la compétition-colonisation (Fernandez-Illescas et Rodriguez-Iturbe 2003) invoque un compromis entre la capacité compétitrice et le potentiel de colonisation des espèces, et prédit une coexistence à long terme avec un ratio herbe-arbre sensible aux variations pluviométriques interannuelles. En effet la variabilité pluviométrique change temporairement la balance compétitive herbe-arbre et/ou fournit des opportunités pour la germination et l'établissement des arbres ("*non-equilibrium paradigm*", au sens de Sankaran et

al. 2004). Par contre, l'hypothèse d'échappement (ou hypothèse de mortalité compensatoire : Connell et al. 1984) en prédisant que la probabilité d'apparition de nouveaux individus à proximité d'un arbre parent de la même espèce est plus faible qu'à une distance plus élevée, se base sur le rôle des perturbations dans la dynamique des écosystèmes. Cette "mise à distance" ("*spacing mechanisms*") des individus empêche donc la dominance locale d'une espèce, favorisant ainsi la diversité de la formation végétale (Blanc et al. 2003).

- **Les théories neutralistes**

Une autre catégorie de théories suggère que la dynamique des communautés est sous le contrôle principal de processus stochastiques liés à la mortalité, au recrutement et à l'immigration. Cette conception qui s'inscrit dans le cadre plus large des théories neutralistes en écologie des communautés, comme la théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur et Wilson 1967) et la théorie des métapopulations (Levins 1969), stipule que le mécanisme principal qui permet aux espèces de coexister est la limitation par le recrutement (*"Recruitment limitation hypothesis":* Hubbell et al. 1999) ou goulot d'étranglement démographique (*"demographic bottlenecks"*) au sens de Higgins et al. (2000), c'est à dire l'échec du recrutement et de la persistance d'une espèce dans des conditions favorables à sa croissance et à sa survie. La communauté est, dans ce cas, un assemblage d'espèces déterminé par la dispersion, et non par la niche.

Pour le cas spécifique des arbres de savane, Higgins et al. (2000) suggèrent que le problème critique est en effet d'ordre démographique et non compétitif. Ainsi, étant donné le rôle des perturbations (herbivorie, feu et variabilité climatique) dans la fragmentation des habitats et leurs effets directs sur la germination, la mortalité et la transition démographique des arbres, la plupart de ces modèles se focalisent sur les interactions perturbation-histoire de vie entre les arbres, plutôt que les interactions compétitrices post-perturbation, car les impacts de la variabilité climatique et des perturbations diffèrent entre les histoires de vie des arbres.

I.5.2. Ecologie du feu

L'écologie du feu est une branche de l'écologie générale, et également une composante de la gestion des écosystèmes, dont l'objet d'étude est l'origine du feu et ses interactions avec l'environnement naturel (biotique et abiotique) dans lequel il se produit.

I.5.2.1. Le feu, phénomène naturel et culturel ancien.

Le feu de végétation est probablement apparu en même temps que la végétation terrestre et l'évolution de l'atmosphère. En effet, l'origine du feu remonterait à une période géologique antérieure au quaternaire (Scott 2000) et serait étroitement liée à l'apparition, au silurien (environ 420-450 millions d'années), des plantes chlorophylliennes terrestres (Scott et Glasspool 2006). Ces dernières constituent le combustible principal et produisent de l'oxygène; deux éléments essentiels pour l'éclosion d'un feu. Les premiers feux de végétation dit "naturels" car induits principalement par la foudre et dans une moindre mesure par les volcans, les étincelles de chutes de roches ou les impacts de météorites (Pausas et Keely

2009), sont devenus de plus en plus importants en nombre au mésozoïque (50-250 millions d'années), proportionnellement à l'évolution des concentrations d'oxygène atmosphérique (Scott et Glasspool 2006).

Par ailleurs, une analyse de plantes fossiles du quaternaire révèle une relation étroite à cette époque de l'histoire de la terre, entre le phénomène du feu et les climats tropicaux à saisons contrastées, caractérisés par un type de végétation proche de la savane tropicale actuelle (Falcon-Lang 2000). Cependant, contrairement à la perception classique selon laquelle la distribution des êtres vivants (plantes et des animaux) pourrait être expliquée exclusivement par le climat et le sol, le feu jouerait également un rôle clé sur la structure et la composition des écosystèmes. En effet, l'ampleur de plus en plus grand au cours du temps du phénomène feu expliquerait, plus que l'aridification du climat, la grande expansion au cours du Miocène des plantes à C4 (principalement des graminées), très inflammables, à travers la création d'environnements favorables à ces espèces végétales et une ouverture des forêts (Jia et al 2003, Keely et Rundel 2005).

Le feu est également un phénomène culturel, étant donné qu'il s'agit probablement du premier produit naturel que l'homme a appris à contrôler, et qui a été le précurseur de la dispersion des hommes à la surface de la terre en leur permettant de coloniser les zones froides et de se protéger contre les prédateurs (Pausas et Keely 2009). L'utilisation du feu par l'homme à l'échelle paysagère (feu anthropique) pour l'exploitation des ressources naturelles (chasse, agriculture, élevage) ne fit probablement sa première apparition qu'avec les populations de chasseurs cueilleurs du paléolithique et du mésolithique (Cochrane 2009). Il a fallu attendre l'apparition des premières sociétés agropastorales de l'holocène pour que le phénomène du feu connût son plus grand essor (Power et al. 2008). En effet, le phénomène de sédentarisation des populations humaines, et par voie de conséquence une augmentation de la densité humaine serait à la base d'une intensification de l'activité des feux (Bowmann et al. 2009, Pausas et Keely 2009). Actuellement, les feux anthropiques sont les plus fréquents à travers le monde et plus particulièrement au niveau des savanes soudaniennes d'Afrique (Laris et Wardell, 2006). Ceci démontre donc que le feu de végétation a une influence énorme sur les milieux naturel et social de la surface terrestre.

I.5.2.2. Concepts du feu

Pour qu'un feu se déclenche et se propage, une combinaison de facteurs climatiques, du combustible et de variables du paysage, avec une importance relative variant en fonction des échelles, est nécessaire (Parisien et Moritz 2009). Ainsi, les modèles de triangle du feu (Figure I.4), largement utilisés en écologie du feu et dont les éléments définissent ensemble une gamme de conditions environnementales corrélées à leurs interactions, permettent de conceptualiser le phénomène du feu à diverses échelles spatio-temporelles (Whitlock et al. 2010).

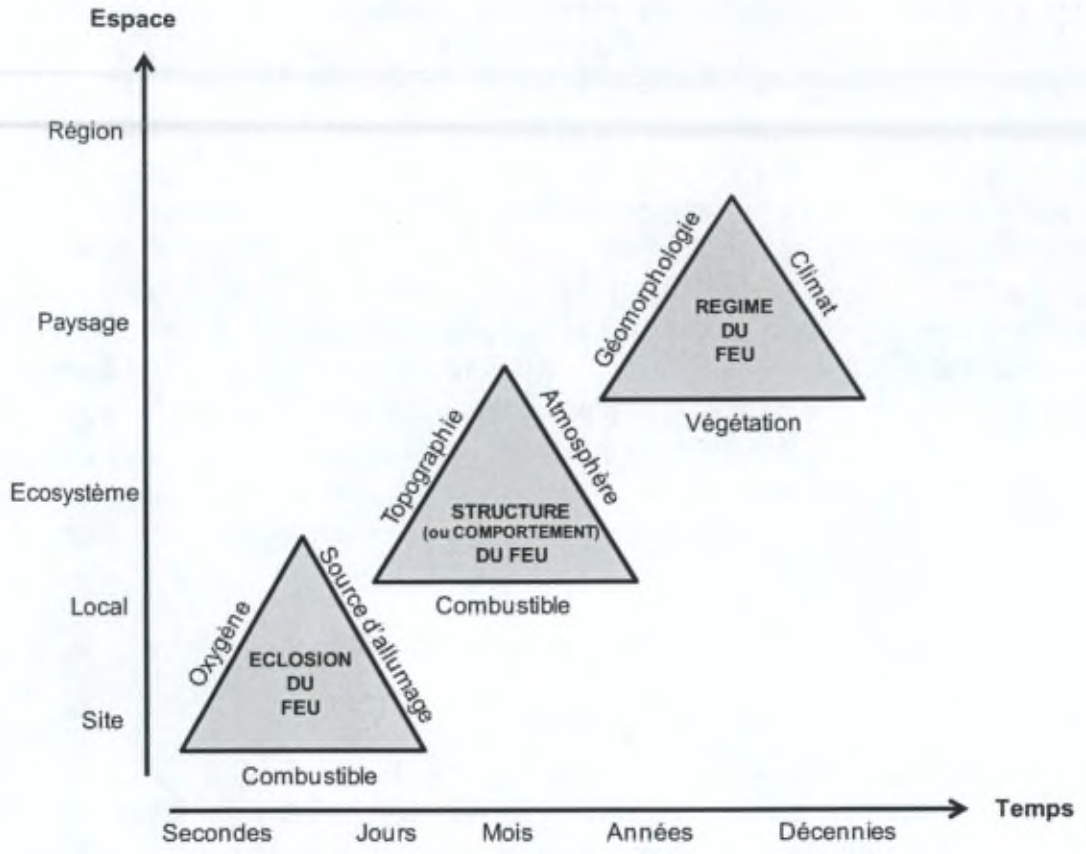

Figure I.4. Les différents concepts du feu à diverses échelles spatiales et temporelles, et leurs principaux facteurs déterminants (Adapté de Parisien et Moritz 2009). Les concepts du feu (les triangles) changent selon les échelles spatiale et temporelle considérées. A petites échelles spatiale (locale) et temporelle (quelques secondes à plusieurs heures), le feu est perçu à travers le phénomène d'éclosion ou la combustion c'est-à-dire le processus de transfert d'énergie, et ses effets sont évalués à l'échelle de la parcelle. A des échelles temporelles de quelques jours à plusieurs mois, la structure du feu (ou comportement du feu, comme sa vitesse de propagation par exemple) permet une évaluation de ses effets à l'échelle de la parcelle et de la communauté. Aux grandes échelles spatiales et temporelles, le concept de régime du feu décrit le type de feu modal qui opère à l'échelle de la parcelle/communauté, du paysage et du biome à travers des échelles de temps décennal à centenaire. Chacun des côtés d'un triangle est une fonction de gradients environnementaux qui reflète la probabilité pour l'évènement du feu (facteur déterminant).

A l'échelle locale de la combustion (le triangle "flamme"), le feu est conceptualisé comme un processus physique basé sur la conjonction, aux échelles de temps horaire à journalière, de trois éléments fondamentaux et initiateurs du feu à savoir la présence de combustible (la végétation en général), d'oxygène et du facteur déclenchant (ou source d'allumage). Dans cette optique, les caractéristiques du feu correspondent à celles des flammes (hauteur, longueur, radiation, convection, etc.) (Cochrane 2009 pour les détails). Ce concept du feu introduit la notion de dépendance, de sensibilité et d'adaptation des plantes à travers une appréciation des effets du feu à l'échelle de l'individu.

Le triangle "comportement du feu" se réfère au régime d'inflammabilité lié à l'environnement du feu c'est-à-dire l'ensemble des conditions environnantes telles que le combustible, les conditions atmosphériques et la topographie comme facteurs susceptibles d'influer la probabilité d'éclosion, la vitesse de propagation, l'étendue et l'intensité du feu à des échelles de temps saisonnière à annuelle (Pyne 2001, Cochrane 2009). Ce concept permet d'apprécier les effets du feu à l'échelle de la communauté ou de l'écosystème.

Sur les échelles de temps annuelle à décennale, le triangle "régime du feu" inclut les variables qui déterminent le pattern caractéristique, la fréquence et l'intensité du feu à l'échelle paysagère à régionale. Il définit les interactions entre la végétation, principal déterminant des caractéristiques du combustible à une large échelle; les conditions climatiques qui soutiennent la persistance du feu et les sources d'allumage naturelles ou anthropiques; et les conditions géomorphologiques (Parisien et Moritz 2009). Ce concept permet d'inférer les impacts du feu sur des processus écosystémiques majeurs. Récemment, Whitlock et al. (2010) suggèrent un autre triangle dénommé "super-régime du feu" à des échelles de temps centenaire à millénaire qui considère la variabilité des caractéristiques du feu en fonction de l'histoire de vie et l'étendue spatiale des biomes (échelle régionale à continentale), mise en évidence par plusieurs études paléoécologique et dendrochronologique à travers le monde.

Ces différents concepts ou modèles de feu (Figure I.4), a priori complexes, sont basés en général sur une gamme moyenne de plusieurs de ces facteurs déterminants du feu. Par exemple les feux se produisent dans les zones où le combustible est suffisant, les mises à feu fréquentes et le climat assez sec pour favoriser l'occurrence et la propagation du feu (Whitlock et al. 2010). Le choix d'un de ces concepts du feu repose en général sur les interrelations (action/rétroaction) spécifiques ciblés par les études du feu dont la grande majorité s'est d'ailleurs focalisée sur les aspects des triangles petits et intermédiaires afin d'évaluer les risques immédiats du feu et ses effets à des échelles spatiales relativement petites à moyennes (Keane et al. 2001, Morgan et al. 2001).

I.5.2.3. Le régime du feu dans la compréhension du phénomène feu

Keane et al. (2001) suggèrent que les modèles de combustible ("*fuel model*") basés sur une description spatiale des caractéristiques du combustible constituent le meilleur outil pour prévoir les risques et le comportement du feu aux échelles locale à paysagère. Toutefois, Rollins et al. (2004) soutiennent qu'en plus des modèles de combustible, une prise en compte des régimes du feu serait également essentielle à la compréhension des relations écologiques entre les feux de végétation et le paysage (structure, composition, fonction).

Le régime d'un feu se rapporte à la nature du feu se produisant à un endroit donné sur une période de temps assez long (Morgan et al. 2001); et est décrit habituellement sur la base d'une série de variables incluant le type de combustible, la nature temporelle du feu (la saisonnalité, la fréquence), le pattern spatial (nombre et taille des tâches brûlées) et les conséquences du feu (effets sur l'environnement) (Weber et Flannigan 1997, Bond et Keely 2005). Ainsi, à l'échelle locale il est corrélé à la production primaire, mais la variabilité climatique à grande échelle

spatiale lui confère une envergure régionale à nationale. Il représente de ce fait la variabilité temporelle des caractéristiques physiques et les effets écologiques subséquents du feu (Rollins et al. 2004). Cette conception large de régime du feu s'avère donc très utile dans la gestion des écosystèmes, particulièrement pour une conservation de la biodiversité (Cochrane 2009). En effet, le régime du feu à travers ses descripteurs, aide à définir le modèle de distribution des classes d'âge, les étapes de la succession au sein des écosystèmes, et les types de végétation dans un paysage (Turner et al. 1993). Toutefois, ces descripteurs ou caractéristiques de régime du feu changent selon l'échelle spatiale et/ou temporelle à laquelle ils sont mesurés (Heyerdahl et al. 2001, Falk et al. 2007, Whitlock et al. 2010) (cf. Figure I.4), et en fonction des paysages voire des biomes liés au climat régional (Frost et Robertson 1985, Menaut et al. 1990, Agee 1993, Trollope et al. 2002).

La fréquence du feu ou intervalle moyen de retour du feu dans un temps donné, est le point focal de la plupart des recherches décrivant le régime du feu, car les feux répétés sont les déterminants importants des processus de succession et de dynamiques biogéochimiques dans divers écosystèmes, permettant de reconstituer l'histoire plus ou moins longue du feu selon l'échelle temporelle considérée (annuelle à millénaire) (Morgan et al. 2001). En synergie avec la sévérité du feu (ou capacité destructrice du feu), la fréquence du feu permet de relier directement le rôle perturbateur du feu à la grande variabilité spatio-temporelle de ses effets (Whelan 1995, Brown et Smith 2000). La sévérité est une fonction du type de feu et par extension des conditions environnementales de la zone de brûlis (topographie, humidité de l'air et de la végétation). En effet, selon la typologie du feu sur base de la structure de la végétation, la nature du combustible et le mode de propagation du feu (Cochrane 2009), les feux dits de surface sont les plus sévères par combustion de la strate herbacée et buissonnante et des débris végétaux (branches et tiges mortes, litière, etc) au dessus du sol. Les feux dits "d'humus" à combustion lente, souvent initiés lors du passage d'un feu de surface, et capable de provoquer des feux de surface additionnels ou futurs, consument la matière organique en dessous du niveau de la litière. Quand aux feux aériens ou de cime, ils consument la canopée en progressant d'arbre à arbre. Ils sont souvent initiés et contrôlés par un feu de surface sous-jacent et sont assez fréquents dans les zones climatiques où la pluviométrie permet une fermeture de la canopée. La sévérité du feu est très souvent confondue à l'intensité du feu qui est une fonction de la nature du combustible (type, quantité, humidité) et des conditions atmosphériques prévalentes, donc aux caractéristiques des flammes (température et durée du feu à un point donné) (Trollope et al. 2002).

Dans les savanes tropicales, caractérisées par une strate herbacée abondante plus ou moins continue et favorable à une bonne propagation des feux, les feux de surface sont majoritaires (Frost et Robertson 1985, Laris, 2005, Caillault 2011). Ils se produisent dans la plupart des cas durant la saison sèche caractérisée par une variabilité temporelle des conditions climatiques influençant fortement l'état de la végétation (phénologie, humidité, etc.), et par conséquent l'intensité et la sévérité du feu (Russel-Smith et al. 1997, Skinner et Chang 1996, Silva et al. 2001). Deux types de feu sur la base de la période d'occurrence du feu au cours de la saison sèche (ou saisonnalité) ont été ainsi identifiés: les feux précoces de début de la longue saison sèche et de faible intensité due à un niveau d'humidité de la végétation encore assez élevé; et

les feux tardifs très intenses et sévères (Grégoire et al. 1993). Les termes précoce et tardif désignent également le régime du feu des savanes tropicales dont le concept est basé, en outre de l'intensité lié à la saisonnalité donc au type du feu, sur la périodicité (ou fréquence) du feu. Ces descripteurs de régime du feu varient en fonction certes du type de végétation (savanes humides et savanes semi aride à aride), mais aussi de la politique de gestion des feux surtout dans les aires protégées (Menaut et al. 1990, Grégoire et al. 1993). Dans les savanes humides, l'intervalle entre deux feux successifs est de 1 à 5 ans, contre 5 à 50 ans dans les savanes plus arides, relativement à la disponibilité du combustible dépendant de la pluviométrie (Sankaran et al. 2005). Etant donné que le combustible, l'humidité et le terrain varient typiquement selon des échelles spatiales locales et courte échelle temporelle, les feux de végétation sont rarement constant et homogène tant dans leur comportement que dans leurs effets sur de larges surfaces (Cochrane 2009). Dès lors, l'étendue de la propagation du feu comme descriptif du régime du feu permet d'évaluer le phénomène de fragmentation du paysage à la base de la mosaïque paysagère (White et Pickett 1985).

I.5.2.4. Les effets écologiques du feu

La connaissance actuelle sur les effets des feux de végétation provient en grande partie des études menées dans divers types d'écosystèmes à travers le monde et basées sur l'analyse des caractéristiques physique du feu par une approche expérimentale sur un nombre limité de parcelles, de taille variable selon les études (Aubreville 1953, Louppe 1995, Fensham et al. 2003, Anderson et al. 2003, Higgins et al. 2007, Furley et al. 2008, Sawadogo 2009). Cette approche a permis non seulement d'évaluer les effets du feu sur l'environnement, mais également d'identifier les facteurs physiques fondamentaux contrôlant le déclenchement et le comportement des feux.

Les feux affectent de manière directe et indirecte à la fois l'environnement et le biote, à travers leurs caractéristiques physiques fondamentales telles que l'intensité, la saisonnalité et la fréquence (Figure I.5). Par exemple, ils réduisent ou suppriment la biomasse végétale et la litière, altérant par voie de conséquence les flux d'énergie, d'eau et de nutriments entre le sol, les plantes et l'atmosphère (Coetsee et al. 2010) par modification à la fois du microclimat et de l'activité des organismes du sol (Anderson et al. 2003).

- **Sur le climat**

Le feu de végétation joue un rôle potentiellement important dans le contexte du changement climatique global (Cook et al. 1995) et dans la dynamique des nutriments des écosystèmes (Gill et al. 1990). En effet, il affecte la composition chimique atmosphérique et le climat en général, à travers la production de gaz et particules d'aérosols dont la libération dans l'atmosphère contribue de façon significative au réchauffement climatique global (Crutzen et Andreae 1990). A l'échelle régionale Andreae et al. (2004) ont démontré que les fumées, très riches en carbone, réduisent la convection verticale indispensable à la formation des nuages, et par conséquent affectent la quantité et la qualité des pluies (Spencer et al. 2003) ainsi que la qualité de l'air (Hardy et al. 2001).

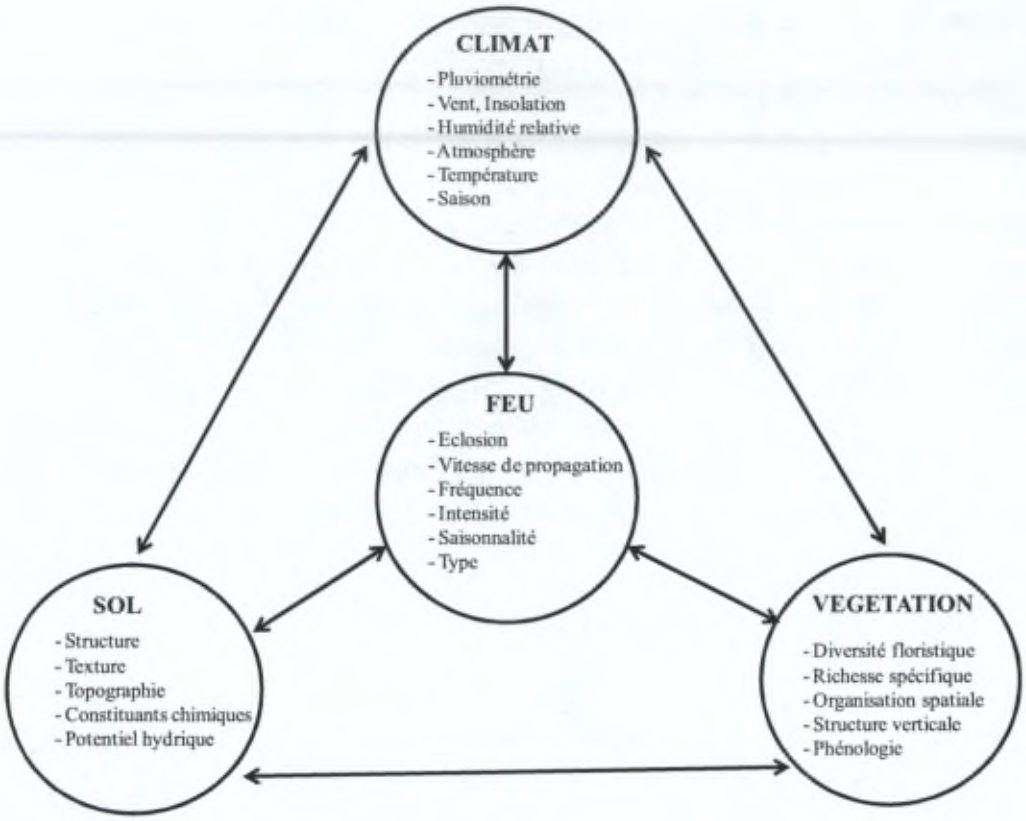

Figure I.5. Les différentes relations plausibles entre les principales composantes d'un environnement pyrophile et les paramètres mis en jeu.

- **Sur les sols**

Au niveau des sols, les feux modifient le bilan hydrique et accélèrent les processus de sédimentation et d'érosion, par modification de la structure et des propriétés physico-chimiques du sol (DeBano 1998, Ice et al. 2004). En effet, la réduction voire la destruction du couvert végétale et de la litière par les feux, expose ultérieurement la surface du sol sur une période de temps post-brûlis variable, favorable ainsi à un rehaussement de l'évaporation de l'eau du sol (Frost et Robertson 1985). En détruisant également les nutriments de l'horizon superficiel du sol comme la matière organique, les feux provoquent une instabilité des agrégats et réduisent la porosité avec pour corollaire une réduction de la profondeur du sol et de la capacité de rétention de l'eau (DeBano et al. 1998, Coetsee et al. 2010). De même, les brûlis fréquents provoque une accélération de l'encroûtement de la surface du sol, d'où un faible taux d'infiltration et un important ruissellement des eaux de surface (Mills et Fey 2004). Malgré un dépôt de nutriments à la surface du sol sous forme de cendres issues de la combustion de la biomasse végétale, qui peuvent réintégrer le sol ou être redistribuées par le vent ou les eaux de ruissellement, Cook (1994) révèle un appauvrissement en nutriments des sols d'un écosystème soumis à des feux fréquents. Par ailleurs, Bertrand et Sourdat (1998) suggèrent que les feux de saison sèche précoce, plus facilement contrôlables, contribuent moins à augmenter le risque d'érosion des sols.

- **Sur la végétation**

Les feux ont une capacité considérable à influencer à la fois la structure (Hochberg et al. 1994, Bond et van Wilgen 1996, van Langevelde et al. 2003), la composition floristique (McNaughton 1983, Menaut et al. 1990, Savadogo et al. 2007) et le fonctionnement des formations végétales à diverses échelles (Noble et Slatyer 1981, Hoffman 1999). En effet, les feux agissent sur la végétation non seulement comme force destructrice eu égard à son effet sur la mortalité des plantes, mais aussi comme agent sélectif et régulateur (Scholes et Walker 1993, Beckage et al. 2009) soit directement en affectant leur capacité d'assumer les processus vitaux du cycle de vie (phénologie, croissance, reproduction,…), soit indirectement en altérant les conditions de l'habitat (Ryan 2002). L'effet du feu sur les écosystèmes naturels se traduit par la réponse des organismes vivants au principal mécanisme de mortalité qui est le processus de transfert de chaleur, par convexion ou radiation lors de la combustion de la matière végétale. (Trollope et al. 2002). Il est apprécié à la fois au niveau de l'individu (la plante) et de la communauté (Andersen et al. 2003) sur base, généralement, de la fréquence, de l'intensité et de la saisonnalité des feux (Sawadogo 2009).

L'intensité d'un feu est déterminée par la température dégagée lors du brûlis et le temps de résidence ("*residence time*" au sens de Cochrane et al. 2009; c'est-à-dire la durée de persistance du brûlis à un point donné) qui est une fonction de la profondeur des flammes et de la vitesse de propagation du feu (Whelan 1995, Lentile et al. 2006). Elle exerce différents effets sur la survie des plantes et de leurs propagules (Hochberg et al. 1994, Higgins et al. 2000), et stimule à divers degrés la germination des graines de différentes espèces (Bond et van Wilgen 1996, Dayamba 2010). En général, les feux affectent diversement l'environnement physique et biologique de chaque plante en rendant les conditions plus ou moins favorables à leur établissement et leur croissance (Frost et Robertson 1985). En effet, les feux à travers le processus de transfert de chaleur qui endommage ou détruit les organes et tissus végétaux non protégés tels que les bourgeons, le cambium ou les racines superficielles (Gignoux et al. 1997), modifient le taux de croissance et de reproduction des espèces (Cochrane et al. 2009). En outre, la destruction de la strate herbacée affecte le ratio arbre/herbe en favorisant une augmentation de la densité ligneuse au détriment des herbacées (Scholes et Walker 1993) par modification des interactions biologiques locales (compétition/ facilitation) (Schule 1990, Jeltsch et al. 2000, Rietkerk et van de Koppel 2008). Toutefois la hauteur des flammes, couplée à la fréquence des feux, déterminent le taux de mortalité des ligneux (destruction surtout des jeunes plants), et la réduction de la taille des adultes (Frost et Robertson 1985, Fordyce et al. 1997, Lykke et Sambou 1998) suite à la destruction fréquente de leur biomasse aérienne ("*Topkill*" au sens de Hoffmann et Solbrig 2003, Breece et al. 2008).

Les feux fréquents régulent le processus de succession en influençant la sélection et la régénération des plantes. En effet, ils inhibent la régénération sexuée des plantes par la destruction régulière des jeunes plants et des semences contenues dans la litière et le sol (Bond et van Wilgen 1996), et par voie de conséquence induisent une sélection d'espèces ligneuses tolérantes à divers degrés au feu (Hochberg et al. 1994, Fensham et al. 2003, Sawadogo 2009), et un maintien de la végétation à l'état ouvert. La structure d'une végétation fréquemment

brûlée se caractérise également par une certaine agrégation des ligneux, résultat d'une forte régénération végétative par drageonnage et de nouvelles repousses des plantes (Hochberg et al. 1994), et par conséquent un embroussaillement de la végétation avec des espèces multicaules (Hoffmann 1998, Higgins et al. 2000). Les mécanismes qui sous-tendent cette organisation spatiale de la végétation sont la protection du système racinaire profond contre les hautes températures (Bouxin 1975) et une mobilisation des réserves de nutriments de la plante par le choc thermique (Andersen et al. 2003, Wigley et al. 2009).

Le niveau bas de la végétation (petite taille des ligneux) observé au niveau des savanes tropicales fréquemment brûlées est expliquée par la théorie du "Syndrome d'Oskar/Gulliver" (Higgins et al. 2007). En effet, les ligneux dont les tiges ont été tuées par le feu ("*Topkill*": Hoffmann et Solbrig 2003) arrivent à survivre, grâce à leurs nouvelles repousses à chaque passage du feu (résilience des arbres selon Higgins et al. 2007), et à être maintenus dans un perpétuel état juvénile induit par l'effet du "piège de feu" ("*Firetrap*": Hoffmann et al. 2009). Cette entrave de la croissance des repousses est particulièrement significative dans les savanes tropicales à sols infertiles et à longue saison sèche qui imposent des contraintes sévères sur le taux de croissance des jeunes plants (Fordyce et al. 1997). Le syndrome de Gulliver (Bond et van Wilgen 1996) souligne le potentiel d'un arbre à atteindre la taille des adultes matures une fois qu'il échappe au piège de feu suite à une baisse de la fréquence voire une suppression des brûlis, tandis que le syndrome d'Oskar (Higgins et al. 2000) relate l'âge potentiellement avancé d'un individu malgré sa petite taille. Par conséquent, Higgins et al (2007) ont suggéré que le feu n'influence pas la densité des arbres mais plutôt la biomasse totale des écosystèmes de savane et assez nettement leur structure en taille, dans le sens que leurs travaux ont démontré que face aux feux répétés les individus ligneux souffrent rarement de la mortalité et les grands individus sont pratiquement immunisés des dommages du feu. De même, Menaut et al (1990) ont suggéré que seule la combinaison d'une forte compétition intraspécifique et des épisodes de feu sévère pourrait réguler la densité des arbres à long terme.

L'intensité du feu est fortement liée à la saisonnalité du feu, en particulier dans les savanes où la saison sèche est suffisamment longue avec des feux tardifs plus intenses eu égard aux conditions climatiques, que les feux précoces (Laris 2008). Dès lors, plusieurs auteurs (van Wilgen et al. 1990, Higgins et al. 2007, Devineau et al. 2010) relient les différents effets du feu sur la végétation à la saisonnalité et la fréquence des feux. Cette période d'occurrence du feu peut en effet avoir un impact marqué sur la période et l'intensité de la production en grain des graminées (Trollope 1982), la floraison (Coutinho 1982), les taux de mortalité d'individus (Williams et al. 1999) et les différentes densités et composition floristique (Russell-Smith et al. 2003, Sawadogo 2009). Par exemple, dans les savanes nord australiennes, les feux tardifs annuels causent 20% de réduction de la surface terrière avec un taux de survie des tiges inférieur à 36 % (Andersen et al. 2003). Par ailleurs, les feux précoces fragmentent beaucoup plus le paysage (Bucini et Lambin 2002), offrant ainsi des conditions favorables à une plus grande biodiversité (Laris 2008). Selon Frost et Robertson (1985) l'échelle spatiale et l'uniformité du brûlis qui est en partie liée à la saisonnalité, tendent également à définir la nature et l'extension de certaines interactions post-brulis. Par exemple, la concentration des herbivores dans les zones brûlées à cause des repousses ou une grande concentration dans les

zones fragmentées, implique une pression forte sur la végétation et un changement de la composition spécifique.

I.5.2.5. Interrelations Feu-Végétation-Climat

De la même manière que le feu influence les autres composantes de l'environnement (sol, végétation et climat), ces dernières affectent significativement le régime du feu à des échelles spatiales variables de manière directe ou indirecte (Figure I.5). En effet, les régimes de feu qui résument les caractéristiques prédominantes du feu, varient fortement à travers les tropiques (Menaut et al. 1990) et intègrent des interactions complexes entre le feu, la végétation, le climat et la topographie (Agee 1993).

Par rapport à la végétation, les impacts du feu varient selon les écosystèmes, c'est-à-dire les mêmes effets ne s'observent pas dans des écosystèmes différents (Eva et Lambin 2000). Ainsi, les savanes, influencées pendant des millénaires par le feu, sont devenues des écosystèmes durables et stables, tandis que les forêts sont hautement vulnérables à la pression du feu. Toutefois, la configuration spatiale du combustible pourrait créer une hétérogénéité du comportement du feu au sein d'un même écosystème, avec pour conséquence une variabilité spatiale de la survie au feu des espèces et au-delà la structuration de la végétation (Bond et van Wilgen 1996). Les changements structuraux induits par le feu influencent le microclimat post-brûlis et la distribution des ressources nutritives et l'humidité qui, à leur tour affectent la biodiversité et la productivité du système (Walker et Peet 1984, Williams et al. 2003, Ludwig et al. 2005).

Les effets du feu varient également en fonction des espèces à travers leur tolérance au feu (Mutch 1970, Beckage et al. 2009), l'état physiologique et le stade de développement des individus au moment du brûlis (Frost et Robertson 1985, Bond et van Wilgen 1996), de l'espèce dominante de la strate herbacée (Bloesch et al. 1999) et du degré de recouvrement post-brûlis (Walter 1971, Gignoux et al. 1997, Williams et al. 1999). Frost et Robertson (1985) ont affirmé que dans les écosystèmes savanes, toutes les espèces ligneuses sont sensibles au feu, du moins en ce qui concerne certaines savanes où ces espèces constituent la composante principale de la végétation malgré une forte récurrence des feux. De telles espèces se doivent alors d'élaborer des stratégies ou mécanismes anatomique et/ou de reproduction afin de survivre aux épisodes de feu. Par ailleurs, selon Keeley et al. (2005), une espèce sensible est susceptible d'être endommagée voire tuée par le feu et son abondance a tendance à diminuer avec un rehaussement de la fréquence des feux. Ainsi, dans une étude récente sur les savanes soumises au feu, Beckage et al. (2009) ont distingué d'une part des espèces tolérantes ou dépendantes du feu (ou "*Fire-dependent*" au sens de Mutch 1970) dont l'abondance augmentent souvent avec une élévation de la fréquence des feux grâce à des caractéristiques les protégeant contre les feux ("*Fire-adapted*") ou facilitant le feu ("*Fire-facilitating*"); et d'autre part des espèces intolérantes ou sensibles (sens strict) au feu ("*Fire-sensitive*") qui peuvent avoir des caractéristiques à même d'inhiber le feu ("*Fire-fighting*" au sens de Cole et al. 1992). La dépendance du feu s'applique aux espèces de plantes qui ont besoin des effets du feu pour que leur environnement puisse se régénérer et se reboiser plus facilement. Parmi les

stratégies adaptatives (au sens de Beckage et al. 2009) ou de résistance (au sens de Gignoux et al. 1997) des ligneux au feu, l'épaississement de l'écorce qui est commun aux savanes et forêts sèches saisonnières d'Afrique (Trollope 1982, Scholes et Walker 1993) et d'ailleurs (Bullock 1995, Andersen et al. 2003), serait corrélé au diamètre des tiges (Hedge et al. 1998).

La multicaulinarité, liée à la capacité de régénération post brûlis des ligneux grâce à une grande allocation de biomasse aux racines (Bond et van Wilgen 1996), constitue une réaction à la destruction de la partie apicale des ligneux (Menaut et al 1995, Hoffmann 1999). En plus de l'architecture des ligneux (Gignoux et al. 1997) et des caractéristiques de protection des graines (Setterfield 2002, Dayamba 2010), certaines communautés d'espèces de savanes présentent une grande inflammabilité liée, d'après Mutch (1970) à leur taux élevé de composés chimiques inorganiques tels les huiles essentielles, et à leur phénologie (période d'assèchement par rapport à la saison de feu). Ces stratégies sont considérées comme des moyens d'acquérir assez d'espace pour mieux se reproduire et survivre dans un cadre de compétition interspécifique réduite ou absente (Hochberg et al. 1994, Bond et Midgley 1995). D'ailleurs, des écologues du feu s'accordent à dire que ces traits biologiques ont été hérités de la longue période d'évolution des plantes sous la contrainte du feu, et suggèrent l'intégration de l'histoire de vie dans toute étude dont le point focal serait l'évaluation des effets du feu sur la plante.

En fonction de l'échelle spatiale à laquelle un processus écologique contrôle le feu, Heyerdahl et al. (2001) ont distingué deux types de contrôle des feux: un contrôle ascendant ("*down-top*") à petite échelle spatiale (cas de la topographie par exemple), et un contrôle descendant ("*top-down*") à grandes échelles spatiales (cas du climat régional). La variabilité climatique régionale peut directement influencer les régimes du feu à travers l'humidité de l'air et du sol qui affectent la teneur en humidité du combustible, et par conséquent la probabilité d'éclosion du feu dans le temps (Cochrane et al. 2009). Indirectement, elle affecte les régimes du feu en influençant la variation à l'échelle régionale de la composition et la structure de la végétation c'est-à-dire la taille, la quantité et l'arrangement spatial du combustible, d'où une distribution différentielle du feu dans l'espace (Sankaran et al. 2005, van der Werf et al. 2008). De même, l'étendue des surfaces brûlées au niveau des savanes est positivement corrélée à la quantité de pluies tombées au cours de l'année précédente (van Wilgen et al. 2003) et à la vitesse instantanée du vent (Trollope et al. 2002).

Bien qu'une production primaire suffisante est nécessaire pour une diffusion du feu, une saisonnalité climatique pouvant se manifester en cycle annuel ou décennal et offrant des conditions d'aridité suffisantes est requise pour convertir ce combustible potentiel en combustible disponible (Pausas et Keely 2009). L'hétérogénéité spatiale des feux est également le résultat de la variation de la vitesse du vent, de la topographie et de la disponibilité du combustible. Par ailleurs, la variation à l'échelle locale de la topographie comme processus ascendant peut également affecter la teneur en humidité du combustible en influençant le microclimat (Williams et al. 2003), et indirectement les régimes du feu en influençant la continuité du combustible (Taylor et Skinner 1998) et la vitesse et direction du vent (Trollope et al. 2002, Cochrane et al. 2009).

I.6. ZONE D'ETUDE

I.6.1. Situation géographique

Le Parc Régional du W (PRW), qui doit son nom à la forme caractéristique "W" des méandres du fleuve Niger à sa limite Nord-est, est une aire protégée transfrontalière à cheval sur trois pays d'Afrique de l'Ouest (Bénin, Burkina Faso et Niger), et située entre 11°20' et 12°35' de latitude Nord et 2°00' et 3°05' de longitude Est (Figure 1.6). D'une superficie totale d'environ 10 230 km², il est constitué de trois composantes, délimitées par les frontières étatiques et à superficies inégales : Bénin (5 680 km²), Burkina Faso (2 350 km²) et Niger (2 200 km²). Il est l'un des plus anciens et des plus grands systèmes protégés de savane en Afrique; et l'un des plus riches en terme de diversité biologique en zone soudano-sahélienne (Rabeil, 2003; Cornelis, 2011).

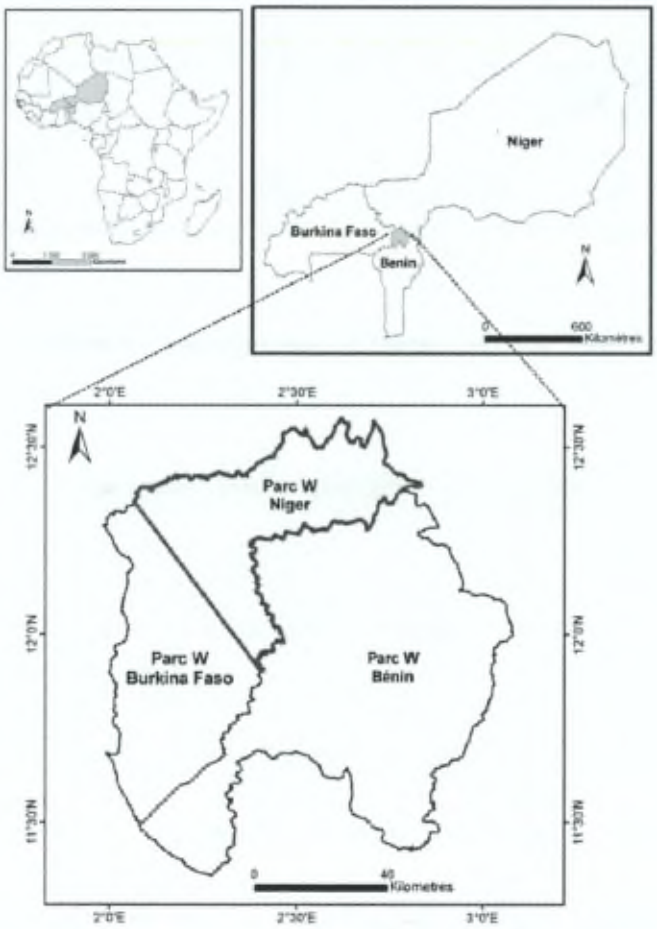

Figure I.6. Localisation géographique du parc National du W du Niger (PNWN). (©SIG ECOPAS)

Les travaux de la présente thèse ont été menés dans la portion Nord du PRW i.e. la composante Niger désignée ci-après par le terme de Parc National du W du Niger (PNWN), à cause de ses particularités bioclimatiques par rapport aux autres composantes du PRW, que nous aborderons dans les sections suivantes. Cette zone d'étude est située dans la partie Sud-

ouest de la République du Niger, à environ 150 km de la capitale Niamey, entre 11°54' et 12°35' de latitude Nord, et entre 2°04' et 2°48' de longitude Est.

I.6.2. Milieu physique

I.6.2.1. Climat

Le PRW est marqué par une seule saison de pluies avec un régime de pluies monomodal (Août, le mois le plus pluvieux) et caractérisée par une quantité de pluies tombées et un nombre de mois pluvieux variables le long d'un gradient latitudinal (Figure I.7). Cette caractéristique du climat place le PRW dans la zone climatique de type soudanien (Aubreville 1949). Quant à notre zone d'étude (PNWN), la portion la moins arrosée du PRW avec une variabilité nord-sud de la pluviométrie moyenne annuelle cumulée (650 mm à 850 mm à la Tapoa: Rabeil, 2003), elle se situe à la limite la plus humide de la portion du gradient latitudinal d'aridité (pluviométries de 300 mm au Nord à 700 mm au Sud : L'Hôte et Mahé, 1996). Le PNWN appartient donc à la zone de transition climatique semi-aride de type soudano-sahélienne (Aubreville, 1949).

Avec la diminution de la fréquence et de l'importance des pluies en octobre, les valeurs mensuelles de l'évapotranspiration potentielle (ETP) dont le cumul annuel équivaut à 2140 mm à Gaya contre 2600 mm à Niamey et 1700 mm à Kandi, augmentent progressivement au cours de la longue saison sèche de huit mois, et atteignent leur maximum en mars (217 mm à Gaya), avant de décroitre. La valeur ETP minimale est observée durant le mois le plus pluvieux, août (138 mm à Gaya, 198 mm à Niamey et 117 à Kandi).

Le bilan climatique est un indicateur de la disponibilité en eau du sol qui exprime la quantité d'eau de pluie pouvant véritablement atteindre le sol à travers les apports et les pertes d'eau sur un espace donné. Celui de la station de Gaya, relativement la plus proche du point de vue latitudinal du PNWN, suggère une saison humide (bilan excédentaire: ETP/2 > pluies) de quatre mois (de juin à septembre) dont seuls trois (Juillet, août et septembre) présentent un excédent hydrique (ETP > pluies), bénéfique au développement des végétaux (Figure I.7). Les mois considérés comme les plus humides peuvent avoir des régimes pluviométriques très différents d'une année sur l'autre, pourtant à cumul annuel comparable. Cette irrégularité dans la distribution spatio-temporelle des précipitations annuelles influence les ressources hydriques du PNW et par conséquent la productivité des formations végétales.

Les températures sont en moyenne très élevées (moyenne annuelle de 30°C) (Figure I.8). Leur variabilité à l'échelle mensuelle permet de distinguer au cours de la saison sèche, une première période (octobre à février) relativement fraiche (moyenne journalière de 21,6°C en janvier) et une seconde (mars à juin) beaucoup plus chaude (moyenne journalière de 36,1°C en Avril). La légère inflexion des températures en saison des pluies correspond à une augmentation de l'humidité relative de l'air dont la valeur mensuelle moyenne la plus élevée est enregistrée en août (80% à Gaya) et la plus faible en février (20 % à Gaya).

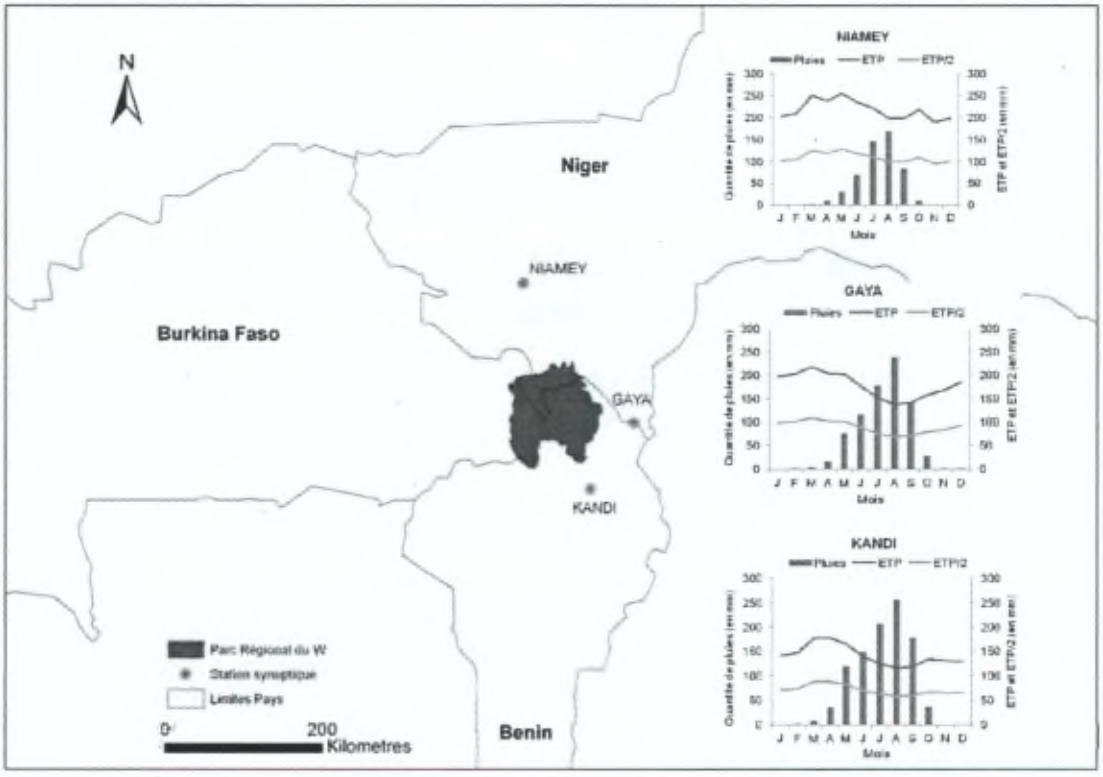

Figure I.7. Variation du bilan climatique dans la zone d'étude le long d'un gradient latitudinal. Les moyennes mensuelles de la pluviométrie et de l'évapotranspiration potentielle (ETP) ont été calculées à partir des données météorologiques, sur une période de 40 ans (1970 – 2009), des stations synoptiques de Kandi (Direction de la Météorologie Nationale du Bénin), de Niamey et Gaya (Direction de la Météorologie Nationale du Niger).

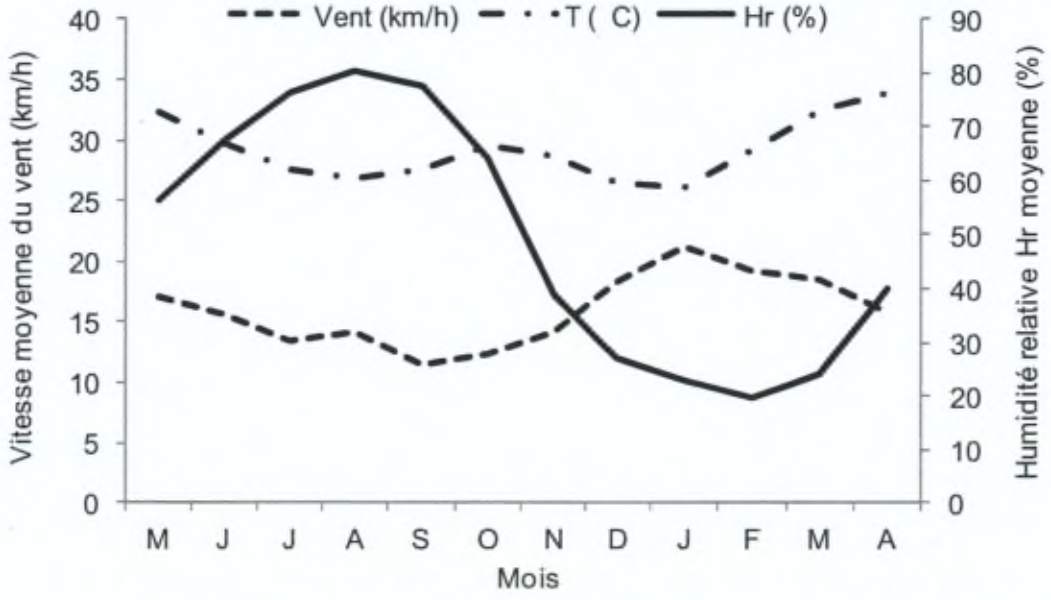

Figure I.8 Variation de la température (T), de l'humidité relative de l'air (Hr) et de la vitesse du vent. Moyennes mensuelles calculées sur une période de 40 ans (1970 – 2009) à la station synoptique de Gaya (Direction de la Météorologie Nationale du Niger).

Les valeurs moyennes mensuelles de l'humidité atmosphérique (Hr) évoluent en fonction inverse de celles de l'ETP et de la vitesse du vent. En effet les plus forts vents sont observés en janvier (21 km/h) et les plus faibles en septembre (11 km/h). L'augmentation de la vitesse des vents, couplée à une diminution de l'humidité atmosphérique suite à l'arrêt des pluies, rehausse l'évapotranspiration potentielle et par conséquent la vitesse d'assèchement (perte d'eau) des végétaux et réduit le potentiel hydrique du sol.

En conclusion, L'analyse des paramètres climatiques le long du gradient latitudinal démontre que le PNW constitue la portion du PRW la plus aride (productivité faible) et soumise à des conditions climatiques plus contraignantes pour la végétation. Or, la production primaire et le taux d'humidité des végétaux sont considérés parmi les facteurs déterminant l'activité des feux d'aménagements.

I.6.2.2. Hydrographie

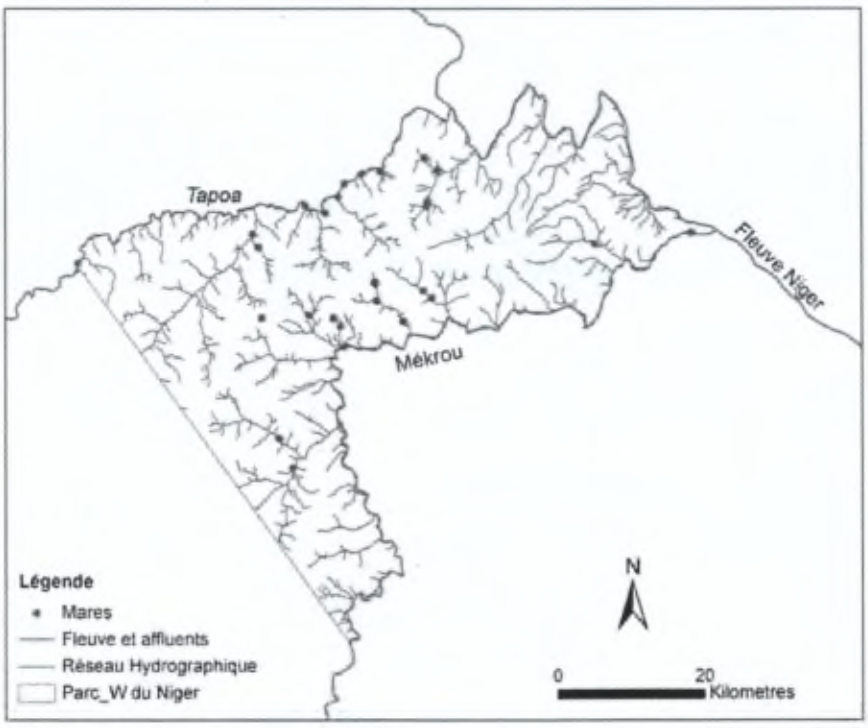

Figure I.9. Réseau hydrographique à partir du modèle numérique de terrain SRTM (*Shuttle Radar Topography Mission*) de 90m de résolution (EROS/USGS *Earth Resources Observation and Science Center / United States Geological Survey*: **http://eros.usgs.gov/**) et mares du Parc National du W du Niger (© SIG Ecopas).

Le réseau hydrographique du PNWN est constitué de trois principaux cours d'eau matérialisant ses limites naturelles: le fleuve Niger, la limite Est, qui coule durant toute l'année; et les rivières Tapoa et Mékrou, toutes deux affluents semi-permanents du fleuve et respectivement limite Nord et Sud (Figure I.9). En plus d'un réseau de cours d'eau temporaires assez dense, le PNWN compte également plusieurs mares naturelles plus ou moins permanentes (Dulieu 2004) dont certaines n'apparaissent qu'en saison sèche dans le lit

des deux rivières après arrêt de leur écoulement. Quelques points d'eau ont été aménagés dans le parc afin de permettre à la faune et particulièrement les grands mammifères de s'abreuver pendant la saison sèche (Rabeil 2003).

I.6.2.3. Géologie, géomorphologie et pédologie

Le PNWN présente un relief relativement plat avec des altitudes variant de 150 m au bord du fleuve Niger à environ 300 m vers la frontière burkinabè (Figure I.10), donnant ainsi une structure de pénéplaine très érodée. En effet, le relief se caractérise par un ensemble de plateaux à cuirasse latéritique et à bords accidentés (20 m de dénivelé en moyenne: Cornelis, 2011), souvent sous forme de gorges au niveau des cours d'eau principaux. Ces plateaux cuirassés qui apparaissent sous forme de grands affleurements, globalement peu altérés et d'orientation générale nord-sud, sont issus de l'altération des dépôts sédimentaires du Continental Terminal recouvrant le socle. Ce dernier est constitué de formations géologiques précambriennes du Liptako Gourma, principalement composées de granite et de gneiss (Gavaud, 1975; Hiernaux, 1999).

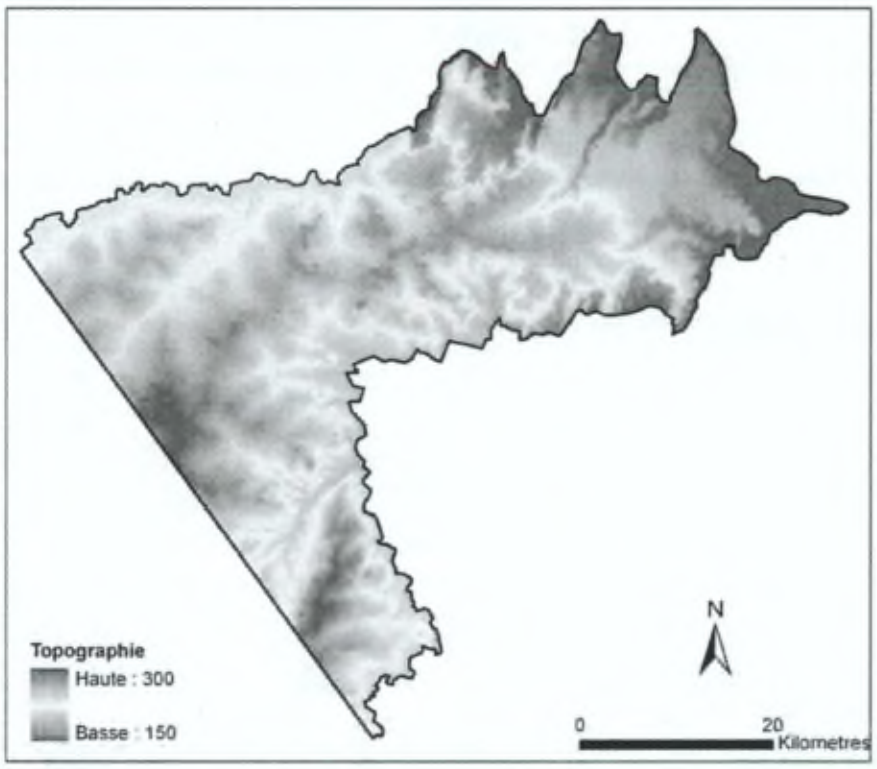

Figure I.10. Topographie au sein du Parc National du W du Niger. Modèle numérique d'élévation SRTM (Shuttle *Radar Topography Mission*) de 90m de résolution (EROS/USGS *Earth Resources Observation and Science Center / United States Geological Survey*: **http://eros.usgs.gov/**).

A l'est, le long du fleuve Niger, les affleurements gréseux caillouteux peuvent s'apparenter à des petites falaises entrecoupées par un réseau de drainage secondaire ou des plaines d'inondation (Rabeil 2003).

Le paysage du PNWN comporte quatre principales unités géomorphologiques (Couteron et Kokou, 1992) :

1. les plateaux et buttes à sols ferrugineux tropicaux plus ou moins lessivés et peu profond de nature sablo-argileuse avec 25% de charge caillouteuse dans l'horizon superficiel;
2. les dépressions (ou bas-fonds) à sols de dépôts alluviaux et alluvio-colluvial à hydromorphie provisoire;
3. les plaines à sols grossiers, relativement sableux et assez profonds ;
4. les versants avec, selon la pente, le haut-versant à sols peu profonds et une présence de blocs de grès ou cuirasse ; le mi-versant cuirassé à sols lithiques généralement sablo-gravillonnaire, et le bas-versant à sols variables en fonction des types de raccordement avec le réseau de drainage.

Ces caractéristiques pédologiques et topographiques conditionnent le développement et la structure de la végétation au niveau du PNW.

I.6.3. Milieu vivant

I.6.3.1. Végétation

Le PNWN appartient au secteur nord-soudanien A1 de la classification phytogéographique du Niger établie par Saadou (1990), domaine des forêts sèches et savanes à Combrétacées. Il correspond à un "paysage savane", au sens de Scholes et Archer (1997), c'est à dire une matrice savanicole ponctuée de tâches de forêt sèche et de forêt-galerie en lisière des cours d'eau (Figure I.11).

Cette matrice savanicole dont la caractéristique principale est d'associer étroitement et de façon plutôt régulière des éléments ligneux et herbacés, est principalement caractérisée à l'échelle paysagère par des savanes arbustives à boisées selon un gradient d'aridité Sud-nord. En terme de composition floristique, la végétation du PNWN est composée de familles végétales à large niche écologique, comme les Combrétacées et les Poacées avec toutefois une dominance des épineux tels que les *Acacia spp.* dans la partie Nord remplacés par des combretacées puis des légumineuses (*Isoberlinia doka*, *Daniellia oliveri*, etc.) dans sa partie Sud. Rabeil (2003) suggérait à travers une étude de la variation de l'indice de végétation dans les différentes parties du PNWN, que le climat n'est pas le seul facteur explicatif. En effet, la variation du nord au sud des valeurs de l'indice de végétation est moins marquée que dans les parties occidentales et septentrionales soumises à l'impact de l'homme.

A l'échelle locale, les conditions géomorphologiques et pédologiques demeurent les principaux facteurs déterminant la physionomie de cette végétation. Ainsi l'unité géomorphologique "plateau" supporte une végétation de type savane arbustive plus ou moins dense à structure spatiale tachetée dominée par l'association à *Combretum micranthum* et *Guiera senegalensis* (Mahamane 2005), et une strate herbeuse discontinue à dominance de graminées annuelles (*Ctenium elegans, Pennisetum pedicellatum*, *Microchloa indica*).

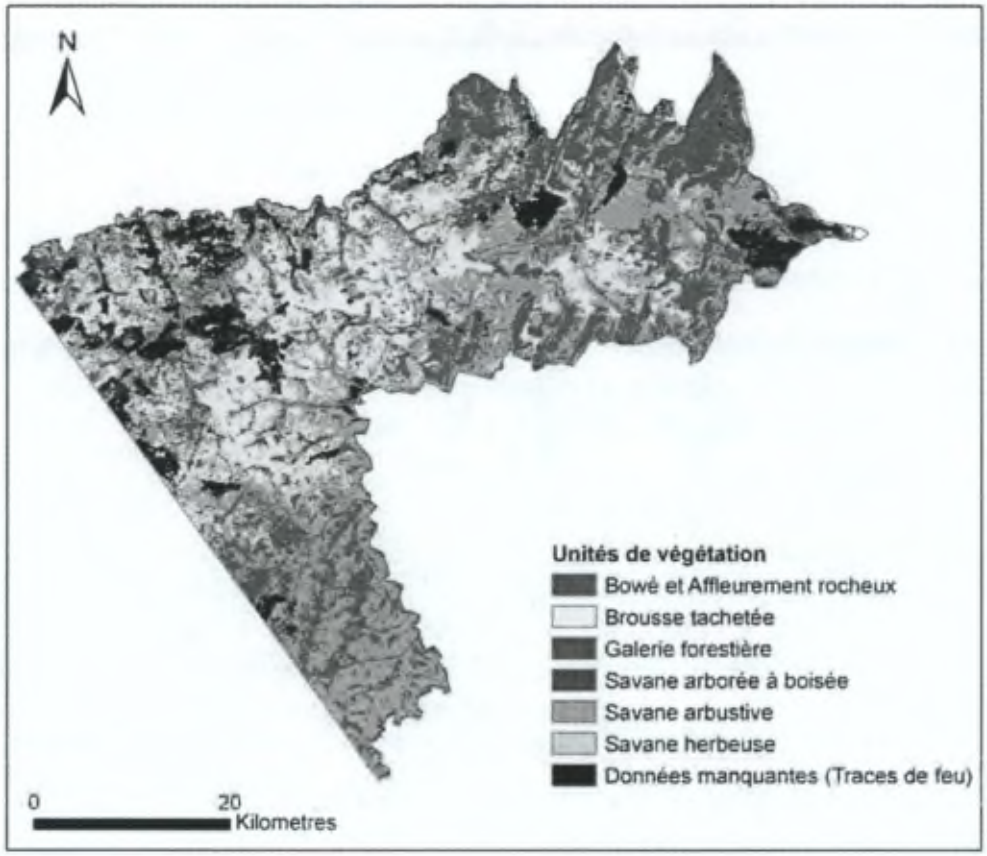

Figure I.11. Carte de la végétation du Parc National du W du Niger, extraite de la carte de végétation du Parc Régional du W (De Wispelaere 2004). La légende a été simplifiée afin de prendre en compte uniquement la structure ligneuse des formations végétales (© CIRAD – ECOPAS).

Les plaines se caractérisent par une savane arbustive à arborée avec une strate ligneuse dominée par *Combretum glutinosum* et *Combretum collinum* et une strate herbacée continue à dominance de graminées pérennes (*Andropogon gayanus*). La savane arborée à boisée se rencontre au niveau des dépressions (bas fonds et talwegs) et présente une strate ligneuse dominée par *Vitellaria paradoxa, Stereospermum kunthianum, Piliostigma thonningii* et *Terminalia avicennioides*, et une strate herbacée continue dominée par *Andropogon gayanus*. Au niveau des versants (ou glacis), la physionomie des savanes diffère selon la pente, avec un gradient d'augmentation du couvert végétal (Couteron et Kokou 1992). Ainsi le haut-versant avec une strate herbacée discontinue à dominance de graminées annuelles, abrite une savane arborée à *Burkea africana* et *Detarium microcarpum*. La savane arbustive des mi-versants est dominée par *Combretum nigricans, Dichrostachys cinerea, Guiera senegalensis* et *Acacia macrostachya* et une association de graminées annuelles et pérennes. Au niveau du bas-versant, les faciès de végétation à strate herbacée dominée par des graminées pérennes caractéristiques, sont variables (savane arbustive à arborée) en fonction des types de raccordement avec le réseau de drainage. Les espèces ligneuses caractéristiques de ce milieu sont *Anogeissus leiocarpus, Sclerocarya birrea, Prosopis africana, Parkia biglobosa* et *Combretum aculeatum*.

Il est toutefois important de noter une imbrication constante de ces unités végétales typiquement soudaniennes et soudano-sahéliennes dont l'une des conséquences est la richesse floristique et faunistique de l'ensemble d'où l'importance de l'existence d'une telle aire protégée dans un cadre régional de conservation, selon Couteron et Kokou (1992).

I.6.3.1. Faune

Le PRW constitue l'un des derniers écosystèmes naturels de savane et refuge de la grande faune en Afrique de l'Ouest. Pour les mammifères, 73 espèces ont été inventoriées (Lamarque 2004), parmi lesquelles les espèces caractéristiques de la zone soudano sahélienne comme l'éléphant de savane (*Loxodonta africana*) et le buffle (*Syncerus caffer brachyceros*). La faune compte également des prédateurs tels que le lion (*Panthera leo*), la hyène tachetee (*Crocuta crocuta*), ou encore le chacal commun (*Canis aureus*); et des primates, largement représentés, comme le cynocephale (*Papio anubis*), le patas (*Erythrocebus patas*) et le vervet (*Cercopithecus aethiops*).

Au niveau du PNWN, un comptage aérien total estimait l'effectif des cinq plus grands mammifères (éléphant, buffle, damalisque, bubale et hippotrague), tous des herbivores paisseurs, à environ 5800 individus avec une représentativité des buffles supérieure à 50 % du total (Bouche et al. 2003, cités par Cornelis 2011). L'étendue et le statut de protection offre une grande liberté de déplacement à la faune. Toutefois, les faibles densités en ongulés se traduisant par une faible capacité de charge, résultent en grande partie des contraintes édaphiques du milieu (Cornelis 2011). Dès lors, les gestionnaires adoptent, entre autres mesures pour rehausser la charge en faune, une politique d'amélioration des pâturages par le brûlis en saison sèche précoce.

I.6.3.2. Activités anthropiques

Auparavant, la zone du W se caractérisait par une occupation humaine très faible liée à l'onchocercose et à la trypanosomiase animale, d'où le qualificatif de "vastes espaces inhabités" par les premiers cartographes de la période coloniale. Ainsi, elle fut classée "Parc refuge" avec pour corollaire le déguerpissement des rares villages présents dans la zone (Lamarque, 2004). L'intégration de ces populations à la périphérie de la zone et les épisodes de sécheresse des années 70/80 qui conduisirent au déclassement d'une partie de la zone par les autorités politiques, afin de fournir des terres cultivables aux migrants agriculteurs durement touchés, favorisèrent un véritable essor démographique dans la zone du W (Toutain et al. 2001). Un tel accroissement de la population n'est pas sans conséquences sur les ressources naturelles de la zone. En effet, le défrichement intensif expose les sols à l'érosion, tandis que les prélèvements végétal et animal (pharmacopée, bois de feu et de construction, complément nutritionnel et apport protéique), entraînent une diminution voire une disparition des ressources naturelles. Dans le PNWN, ces activités humaines sont considérées comme illégales car strictement interdites. Malheureusement ces interdictions, principalement pour la chasse et le pâturage, sont actuellement peu respectées.

Selon Rabeil (2003), trois formes de braconnage se pratiquent au niveau du PNWN. Le braconnage vivrier qui concerne la petite faune et à des fins essentiellement alimentaires et parfois comme revenu financier, est exercé par les populations riveraines le long de la rivière Tapoa et près de la frontière burkinabè avec des outils archaïques (lances, flèches) et des chiens. Quand au braconnage de représailles ou de vengeance, il est pratiqué en réponse à un endommagement des cultures par la faune sauvage ou en cas de menace pour le bétail et les bergers. Le braconnage professionnel, strictement lucratif, est effectué dans la zone de la Mékrou par des groupes organisés utilisant des fusils à balle et des pièges. Cette dernière forme de braconnage utilise également les feux afin de favoriser la visibilité et d'attirer la faune par la création de cendres et de repousses. Ces feux peuvent avoir un caractère pseudo-aménagiste quand ils coïncident avec la période des feux d'aménagement; ou plus destructif s'ils sont déclenchés en fin de saison sèche où aucune strate de la végétation n'est épargnée.

Quant au pâturage illégal, la forme dite "de fond" est surtout reliée à la transhumance de grands troupeaux du Nord vers le Sud qui a connu un très grand essor ces dernières décennies suite à l'éradication des maladies, citées ci-dessus, qui empêchaient auparavant la fréquentation de la zone par le cheptel. Une autre forme de pâturage illégal d'envergure moindre est pratiquée tout au long de l'année par les agro-pasteurs riverains du fleuve Niger et de la rivière Tapoa avec des petits troupeaux errant i.e. sans accompagnement sur de petite superficie (dans un rayon de 2 à 4 km) (Rabeil 2003). Les feux sont également utilisés par les pasteurs transhumants pour offrir des cendres et repousses à leur bétail, faire fuir la faune prédatrice et détourner l'attention des agents de surveillance du Parc. Pour apporter un complément azoté au bétail, les bergers pratiquent également l'émondage des grands arbres. Quant au piétinement du tapis herbacé relatif au très long séjour des troupeaux (toute la saison des pluies), il engendre un processus d'érosion accru à travers une dégradation sensible du couvert herbacé et par conséquent un sol plus sensible au vent et aux eaux de ruissellement.

I.6.4. Cadre institutionnel et politique de gestion par le feu

Pour une appréhension commune des aires protégées, à l'intérieur et entre les pays, l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), citée par Dudley (2008), définit une aire protégée comme *« Un espace géographique clairement défini, reconnu, consacré et géré, par tout moyen efficace, juridique ou autre, afin d'assurer à long terme la conservation de la nature ainsi que les services écosystémiques et les valeurs culturelles qui lui sont associées »*; et élabore une liste de six *catégories* différentes d'aires protégées basées sur les objectifs de gestion. Les aires protégées de la catégorie II, dont font partie les parcs nationaux du W, sont de vastes aires naturelles ou quasi naturelles mises en réserve pour protéger des processus écologiques de grande échelle, ainsi que les espèces et les caractéristiques des écosystèmes de la région, qui fournissent aussi une base pour des opportunités de visites de nature spirituelle, scientifique, éducative et récréative, dans le respect de l'environnement et de la culture des communautés locales (Dudley 2008).

L'historique du PRW se résume par une première identification en 1926 par l'administration coloniale française de la zone du W comme "Zone refuge" à cause de sa nature inhospitalière

et l'abondance de sa faune sauvage. Elle fut ensuite instituée par arrêté du 13 novembre 1937 en Réserve Totale de Faune du W, administrée en régime de forêts domaniales, avant d'être transformée en Parc du W à statut commun par décret du 4 août 1954. De l'indépendance des colonies (les années 1960) à une date récente, le PRW qui fut morcelé en trois parcs nationaux (Bénin, Burkina Faso et Niger), a connu une gestion séparée, plus ou moins efficace, selon les politiques nationales des gouvernements et souvent en relation avec des institutions internationales.

La gestion du PNWN est sous l'autorité publique du Ministère de l'Hydraulique, de l'Environnement et de la lutte contre la désertification à travers la Direction de la Faune, la Pêche et la Pisciculture (DFPP). Un conservateur, placé sous l'autorité du Chef de la Division Aires Protégées de la DFPP, est nommé pour administrer le PNW (Ecopas 2005). Il a ainsi bénéficié dès le début de l'indépendance d'une attention particulière des autorités forestières contrairement aux deux autres composantes du PRW (Rabeil 2003). Son statut a fait l'objet de plusieurs classements internationaux depuis 1954. En effet, reconnu comme zones humides de grande importance internationale au titre de la Convention de Ramsar en 1987, il a été ensuite classé comme site naturel du Patrimoine Mondial de l'UNESCO en 1996, et Réserve de Biosphère du programme MAB ("*Man and Biosphère*") en 2000. A partir de novembre 2002, le PNW fait partie intégrante de la première "Reserve de biosphère transfrontalière " en Afrique et la plus grande de la planète, à savoir le complexe écologique "WAP" regroupant les parcs nationaux du W, d'Arli (au Burkina Faso) et de la Pendjari (au Bénin) et les aires protégées qui leur sont contiguës. Le complexe WAP bénéficie d'une protection absolue des biotopes et une interdiction stricte des activités humaines telles que l'agriculture, l'élevage, la coupe de bois et la chasse.

Pour optimiser les efforts de conservation des ressources biologiques du PRW et préserver efficacement ce patrimoine mondial, les trois états riverains ont décidé, en mai 2000 par la "Déclaration de la Tapoa", de conjuguer leurs efforts à travers une gestion intégrée dans un cadre régional. C'est ainsi que les trois parcs nationaux contigus du W deviennent "Parc Régional Transfrontalier du W" et une entité unique de gestion durable dit "Programme de Conservation Parc W – ECOPAS" financé par l'Union Européenne (7 ACP RPR 742) voit le jour en janvier 2001. L'objectif global de ce programme est d'arrêter puis d'inverser les processus de dégradation des ressources naturelles pour préserver de façon durable la biodiversité du PRW au bénéfice des populations riveraines et des zones d'influence (Ecopas 2005). Pour atteindre cet objectif, un plan d'action a été élaboré et comprend six programmes thématiques (Surveillance; Suivi et gestion écologique; Tourisme; Education environnementale; Elevage, pastoralisme et transhumance; et Valorisation des agrosystèmes). Parmi ces enjeux thématiques, celui du "Suivi et gestion écologique" consiste à harmoniser les pratiques de gestion des brûlis (mises à feu de la végétation) à l'échelle régionale et d'expérimenter des systèmes de brûlis afin de mieux préserver les habitats naturels.

Depuis son institution en Parc National en 1954, le brûlis contrôlé (ou feu d'aménagement) a de tout temps été l'outil principal de gestion des écosystèmes au niveau du PRW, eu égard aux conclusions des expérimentations du feu par Aubreville (1949) qui préconisaient une

utilisation systématique des feux dits "précoces" (en début de saison sèche) considérés comme un moindre mal. A travers cette politique de feux précoces, les gestionnaires visent à :

1) créer des pare feux afin de préserver certains habitats comme les forêts galeries, ou refuges naturels pour la faune contre les feux de fin de saison sèche plus destructifs pour la strate ligneuse car plus intenses et difficile à contrôler;
2) créer des ouvertures du milieu à des fins écotouristiques (meilleure visibilité de la faune);
3) procurer à travers les cendres, du sel à lécher pour la faune ;
4) favoriser une repousse des graminées pérennes et stimuler une croissance de certains ligneux dans les zones où le sol possède encore un peu d'humidité (Hibert 2007) par le processus de mobilisation des substances de réserves accumulées dans les racines et l'eau disponible dans les plantes, suite au choc thermique. Cette croissance est limitée dans le temps (quelques semaines) selon la disponibilité de ces ressources et les conditions du milieu (Poilecot et al. 1991).

Tableau I.1. Plan de brûlis préconisé par les gestionnaires du Parc W (adapté de Grégoire et Simonetti, 2007).

	Type de brûlis			
	Très précoce	Précoce	Pleine saison	Tardif
Semaines après le début des brûlis	1 à 4	5 à 8	9 à 22	23 à 31
Période habituelle	Novembre	Décembre	Janvier-Mars	Avril-Mai
Unité de paysage visée par le brûlis	Crête et Haut de pente	Versant de raccordement	Bas de versant et Bas-fond humide	Bas-fonds humide

Une gestion adéquate des feux d'aménagement suppose une maîtrise du calendrier de mise à feu (ou plan de gestion) c'est-à-dire à bien repartir les mise à feu dans le temps et l'espace durant toute la saison sèche en tenant compte du degré de dessiccation du couvert végétal relatif à la géomorphologie du terrain et par voie de conséquence au type de végétation. En effet, les impacts du feu, aussi précoce soit-il, peuvent s'avérer positifs ou négatifs sur le milieu en fonction de la période et du lieu de mise en feu (Grégoire et Simonetti, 2007). Ainsi un plan de gestion des feux d'aménagement comportant quatre types de mise à feu est préconisé. L'activité du feu (campagne de mises à feu de la végétation) qui démarre après l'arrêt des pluies (octobre/novembre), devrait donc progresser des zones de haute altitude (plateaux) où les herbacées s'assèchent plus vite vers les zones de basse altitude ou des bas fonds, au cours de la saison de feu (Tableau I.1). Elle dure en général d'octobre à mars de chaque année et les rares mises à feu observées entre avril et juin sont imputées aux activités anthropiques illégales (braconnage et pâturage).

Dans la pratique, les brûlis ne sont pas contrôlés et l'expansion spatio-temporelle des feux ne dépend que des conditions écologiques du milieu. Alors, seuls deux types de feux liés à la période de mise à feu et aux conditions climatiques qui lui sont associée, ont été retenus dans cette thèse: les feux précoces (entre octobre et décembre) et les feux tardifs (entre janvier et mars).

Photo I.1. Début d'un feu précoce. Dans le parc national du W, les feux sont en général des feux de surface qui consument la strate herbacée. La hauteur des flammes est correlée à la hauteur de la biomasse herbacée sur pied. (Photo: A. Diouf)

Photo I.2. La végétation ligneuse d'une savane arbustive, deux jours après le passage d'un feu précoce en fin novembre 2008. La perte des feuilles des ligneux est relative au transfert de chaleur par convexion des flammes qui les assèche (Photo: A. Diouf).

Photo I.3. Nouvelles repousses des ligneux et des graminées pérennes dans le parc National du W du Niger, après le passage d'un feu précoce du début de Novembre 2009. (Photo: A. Diouf)

Photo I.4. Aspect d'une savane arbustive après le passage d'un feu tardif au cours du mois de janvier 2009 (Photo: A. Diouf

I.7. APPROCHE METHODOLOGIQUE

Cette thèse a la particularité d'utiliser une approche multidisciplinaire, contrairement aux approches classiques basées sur l'expérimentation du feu au terrain, en employant des données satellitaires, mais également des jeux de données conséquents récoltés sur le terrain (relevés floristique, dendrométrique et pédologique). Ceci afin de mieux cerner la complexité des relations entre le feu et les autres composantes de l'écosystème de savane, en particulier la végétation et le sol, telle qu'énumérée précédemment; et dans l'optique d'obtenir un bilan spatialisé des effets du feu sur la structure et composition de la végétation ligneuse des savanes du PNWN.

Cette approche méthodologique dite expérience naturelle ("*natural experiment*": Williams et al. 2003, Laris 2005) consiste à analyser les variations spatio-temporelles à large échelle de l'activité du feu et les paramètres caractéristiques de la végétation ligneuse et des sols, puis à les mettre en relation par une approche statistique pour évaluer l'importance et le rôle du facteur feu dans les différences mesurées. L'expérience naturelle permet d'atteindre un niveau de réalisme et de généralisation plus élevé que l'expérience au champ ou de laboratoire employée par la plupart des études sur l'impact du feu, parce que le chercheur s'efforce de localiser les combinaisons de facteurs se produisant naturellement en termes de conditions d'occurrence, de perturbation ou de processus initiaux (Laris 2008).

Les travaux de recherche sur les feux de végétation qui ont relié les observations de feu des satellites aux approches menées sur le terrain, sont rares et très récentes en dépit de la diversité de données fournies par la télédétection (la réflectance du sol, les points de feu actif, les indices de végétation, etc...) (Laris 2002, Vigilante et Bowmann 2004, Devineau et al. 2010, Jacquin 2010, Caillault 2011). La plupart des études sur le feu se sont plutôt focalisés sur la quantification des feux et leurs conséquences sur les cycles biogéochimiques à l'échelle du globe (Barbosa et al. 1998, Justice et al. 2002, Pereira 2003, Tansey et al. 2004).

I.7.1. La télédétection dans le suivi du phénomène feu

Une bonne appréciation des effets écologiques du feu nécessite une estimation à diverses échelles (locale, régionale à globale) de la biomasse brûlée (Silva et al. 2005, Miettinen 2007). Or, jusqu'à une date récente, les estimations à large échelle étaient principalement faites par extrapolation des résultats obtenus à l'échelle locale ou l'utilisation de statistiques nationales, en employant des méthodes de simulation des risques de feu (Chuvieco 2003, Mbow 2004) ou de modélisation de la propagation des feux (Caillault 2011). Selon Tansey et al. (2004). De telles estimations peuvent être imprécises pour cause d'insuffisance de données. Dès lors, l'activité du feu ne peut être perçue ou comprise dans son entièreté qu'à travers un outil capable de couvrir toutes les échelles spatio-temporelles sur lesquelles elle se définit.

Ainsi, les données de télédétection (images satellitaires), grâce à leur grande couverture au sol et à leur répétitivité temporelle, ont permis de quantifier et suivre de manière systématique l'activité des feux à diverses échelles spatiale et temporelle (Dwyer et al. 2000, Bucini et

Lambin 2002, Pereira 2003, Roy et Landmann 2005, Fensholt et al. 2007, Gregoire et Simonetti 2007, Boschetti et Roy 2008). Ce suivi, à travers une représentation cartographique de l'activité du feu se base sur un ensemble de procédures associant des outils de télédétection et de géomatique (SIG: Système d'information géographique), et contribue à la production d'informations à même de résoudre des incertitudes sur les caractéristiques du feu et son impact sur les cycles biogéochimiques (Govaerts et al. 2002).

I.7.1.1. Concepts et Principes généraux de la télédétection

D'après le Centre Canadien de Télédétection (http://www.ccrs.nrcan.qc.ca), la télédétection est l'ensemble des techniques qui permettent, par l'acquisition d'images, d'obtenir de l'information sur la surface de la Terre (y compris l'atmosphère et les océans), par l'intermédiaire d'un instrument de mesure (capteur) sans contact direct avec celle-ci. Elle englobe tout le processus qui consiste à capter et enregistrer l'énergie d'un rayonnement électromagnétique émis ou réfléchi par un objet ou un phénomène, à traiter et analyser l'information qu'il représente, pour ensuite mettre en application cette information.

La télédétection moderne intègre généralement des traitements numériques mais peut tout aussi bien utiliser des méthodes non numériques. Quant à la télédétection spatiale, du domaine de l'observation de la terre, c'est l'ensemble des connaissances et des techniques utilisées pour déterminer les caractéristiques de la surface et de l'atmosphère de la Terre, par des mesures effectuées à partir d'un engin spatial (satellite) évoluant à une certaine distance de cette dernière. De nombreux capteurs (optiques, lasers, radars, sismographes, gravimètres, etc.) peuvent être utilisés.

La télédétection optique, utilisée dans le cadre de cette thèse, utilise la mesure des rayonnements émis ou réfléchis par les objets étudiés dans les domaines de fréquences de l'infrarouge et du visible. La raison est que les objets étudiés (végétation, habitations, surfaces d'eau ou masses d'air) émettent ou réfléchissent des rayonnements à différentes longueurs d'onde et intensités selon leur état (i.e. la réponse radiométrique des objets ou réflectance). Ces reflectances se présentent sous la forme d'une matrice de pixels formant une image pouvant être de nature différente en fonction, principalement, de la résolution spectrale et de la résolution spatiale des capteurs.

La résolution spectrale est la largeur de l'intervalle de longueur d'ondes (bande spectrale) du spectre électromagnétique qui varie de 0,2 µm à 10 µm suivant les capteurs. Le nombre de bandes spectrales varient selon les capteurs, de trois ou quatre (SPOT, Quickbird) à une centaine (DAIS) qui correspond à la très Haute Résolution Spectrale. Les bandes spectrales appartiennent généralement à quatre domaines spectraux principaux: le visible (0,4 µm à 0,7 µm); le proche infrarouge (0,7 µm à 1,5 µm) ; le moyen infrarouge (1,5 µm à 3 µm) ; et l'infrarouge lointain ou thermique (3 µm à 15 µm). Quant à la résolution spatiale, elle est relative à la surface au sol captée par un pixel et varie de plusieurs dizaines de mètres (par exemple 250 à 1000 m pour MODIS; 30 m pour Landsat TM et ETM+) à une résolution proche du mètre (0,7 et 2,8 m pour QuickBird).

I.7.1.2. La télédétection des feux

Les images de télédétection constituent une source d'informations importantes utilisées dans plusieurs disciplines (météorologie, sciences environnementales, urbanisme, géologie, ...), pour la cartographie de l'occupation et de l'utilisation du sol afin de permettre la détection des espaces verts, des surfaces imperméables, ou encore l'analyse des changements.

- **Principes de détection des feux**

Pour l'activité du feu (localisation et suivi spatio-temporel des feux), deux types de données (feux actifs ou "points chauds", et empreintes de feu ou "surfaces brûlées") sont fournis par divers satellites selon deux approches de détection. Ces deux approches sont fondamentalement différentes mais s'appuient toutes deux sur l'analyse des signatures spectrales des objets (ou phénomènes); signatures liées à la nature des objets observés et aux caractéristiques des capteurs satellitaires utilisés (Annexe 1).

L'approche de détection des feux actifs se base sur l'énergie émise par les flammes (chaleur) à travers un algorithme qui explore la forte émission de la radiation infrarouge émise par les flammes, en utilisant les bandes spectrales de longueur d'onde 4µm à 12µm pour identifier les "pixels en feu" c'est-à-dire les pixels dans lesquels un ou plusieurs feux sont actifs au moment du passage du satellite (Giglio et al. 2003). Le premier algorithme de détection des feux actifs (Kaufman et al. 1998) effectue un test de seuils absolus vérifiant l'hypothèse selon laquelle la température émise par les feux est la même en tout point, ou bien que la chute à un niveau défini de l'activité chlorophyllienne est causée par un feu. Or la température d'un feu est dépendante du type de combustible et la chute de l'activité chlorophyllienne est fortement liée aux changements climatiques locaux à régionaux. Par exemple, tel que souligné par Caillault (2011), un feu parcourant une strate herbacée dense de savane n'émet pas la même température qu'un feu de forêt, et les formations végétales tropicales sur sols squelettiques voient leur activité chlorophyllienne chuter en début de saison sèche ou pendant l'Harmattan.

De même, l'insolation peut induire des variantes entre les températures de feux nocturne et diurne, introduisant ainsi un biais dans l'estimation des seuils absolus. Giglio et al. (2003) proposent alors un algorithme contextuel basé sur un test de seuils relatifs (locaux ou contextuels) consistant à examiner le voisinage spatial immédiat de chaque pixel potentiellement en feu et à déterminer une valeur de contexte. L'écart entre les valeurs du contexte et celle du pixel en question permet de confirmer ou infirmer la présence de feu(x) actif(s) dans ce pixel. Bien que les biais induits par le seuillage sont d'autant plus important que la résolution spatiale du capteur est faible (Caillault 2011, Merino de Miguel et al. 2011), l'intérêt de l'approche contextuelle est qu'elle prend en compte la variabilité des caractéristiques du feu selon les propriétés du combustible (quantité, état d'humidité, agencement spatial,...), et réduit significativement le biais introduit par l'insolation. Par contre, elle sous-estime le nombre réel des feux actifs à cause de la couverture nuageuse régulière sur les zones tropicales et le temps de passage plus ou moins long des satellites (Eva

et Lambin 1998). Elle présente également une certaine incapacité à mesurer la surface totale brûlée (Eva et al. 2004 ; Grégoire et Simonetti 2007).

Toutefois, de nombreuses études de quantification du feu et de ses émissions de gaz à l'échelle du globe par analyse de la saisonnalité des feux et de la variation de leur distribution interannuelle (Eva et Lambin 1998, Barbosa et al. 1998, Dwyer et al. 2000, Boschetti et Roy 2008, Grégoire et Simonetti 2010) ont permis une compréhension du feu comme phénomène global liée au climat régional. Par exemple, des études de la distribution des feux en 2000 (Tansey et al. 2004) et en 2007 (Cochrane 2009) à l'échelle mondiale font ressortir une concentration de l'activité du feu dans la zone tropicale et, en Afrique de l'Ouest l'activité du feu est corrélée au déplacement du Nord vers le Sud de la zone de convergence intertropicale; mouvement qui entraine l'arrivée de la saison sèche (Caillault 2011). Ce constat a été également fait par Grégoire et Simonetti (2007) à une échelle spatiale plus petite, le parc Régional du W à fort gradient d'aridité Sud-Nord.

Quant aux empreintes de feu, l'approche de détection repose sur l'estimation d'un changement de réflectance à la surface du sol sur un intervalle de temps donné, dû principalement à une altération de l'activité photosynthétique et/ou un dépôt de charbon ou de cendre dont la durée dépend des conditions climatiques locales (Pereira 2003, Roy et al. 2008). Les empreintes de feu sont en effet facilement détectables grâce à leur valeur de réflectance basses dans le proche infrarouge induite par la cendre foncée. Cette réflectance peut être élevée dans certaines bandes spectrales comme l'infrarouge moyen, suite à la reprise post-brûlis de la végétation, et aussi à la disparition progressive de la cendre (Trigg et Frase 2000, Grégoire et al. 2003a, Silva et al. 2004).

- **Capteurs de détection des feux**

Les données de feux actifs sont en général fournies par des capteurs à faible résolution spatiale (> 1 km) et à grande résolution temporelle telles que AVHRR (*Advanced Very High Resolution Radiometer*), METEOSAT, TRMM (*Tropical Rainfall Measure Mission*) ou ATSR (*Along Track Scanning Radiometer*) (Annexe 1).

Quant à l'acquisition des données d'empreintes de feu, elle se fait généralement par des capteurs avec une grande résolution spatiale (< 100m) telles ceux des satellites LANDSAT (*Landscape Satellite*), SPOT (Satellites Pour l'Observation de la Terre) ou ASTER (*Advanced Spaceborne Thermal Emission and Reflection Radiometer*), (Annexe 1) dont les objectifs initiaux sont de permettre une cartographie de l'occupation du sol (types de végétation, unités géomorphologiques,...) à l'échelle locale et régionale.

L'utilisation de la haute et très haute résolution spatiale donne certes une bonne précision de la délimitation des surfaces brûlées et surtout de détection des surfaces brulées de petite taille et/ou spatialement fragmentée, surtout dans les zones tropicales (Pereira 2003, Laris 2005 ; Silva et al. 2005, Jacquin 2010). Mais leur faible répétitivité temporelle (quelques jours à plusieurs semaines) demeure toujours un facteur limitant au suivi de l'activité des feux, car les

surfaces brûlées ne sont pas observables longtemps (reprise végétale, cendres balayées par le vent…). Dès lors, les images de télédétection à moyenne et faible résolution spatiale (taille du pixel variant entre 100 m et 8 km), disponibles sur d'assez longues séries temporelles sont devenues les données les plus largement utilisées pour l'identification et le suivi les surfaces brûlées à l'échelle régionale et globale (Eva et Lambin 1998, Stroppiana et al. 2002, Grégoire et al. 2003, Devineau et al. 2010).

Toutefois, cette catégorie de capteurs, en particulier les capteurs dont la taille du pixel est supérieure ou égale à 1 km, est incapable de discriminer assez nettement la variété d'occupations du sol à l'échelle locale à paysagère (savanes herbacée, arbustive et arborée, forêt claire, forêt-galerie, etc…) et la mosaïque des taches brûlées à l'intérieur d'un pixel, mises en évidence par exemple dans les savanes soudaniennes du Mali par Laris (2005). Ce biais est réduit dans les images à moyenne résolution spatiale fournies par les seuls capteurs MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*) et MERIS (*Medium Resolution Imaging Spectrometer*) qui existent à l'heure actuelle, et présentant un nombre important de canaux permettant de couvrir un large spectre électromagnétique (Miettinen 2007, González-Alonso et al. 2007, Devineau et al. 2010, Jacquin 2010, Caillault 2011).

La haute résolution spatiale est tout de même très souvent utilisée comme données de calibration ou de validation des cartes de surfaces brûlées issues de la moyenne à basse résolution spatiale (Liew et al 2003, Hudack et Brockett 2004, Miettinen 2007, Chuvieco et al. 2008, Roy et Boschetti 2009, Merino de Miguel et al. 2011).

I.7.2. Approche de cartographie des surfaces affectées par le feu

La géomatique est la science qui regroupe l'ensemble des outils et méthodes permettant d'acquérir, de représenter, d'analyser et d'intégrer des données géographiques; et est étroitement liée à l'information géographique qui est la représentation d'un objet ou d'un phénomène localisé dans l'espace. Bien qu'aucun consensus n'existe actuellement pour déterminer l'approche méthodologique la plus appropriée pour cartographier l'activité du feu (i.e. représentation de l'espace dans un plan) à l'échelle des écosystèmes de savane, les résultats des études antérieures permettent toutefois de préciser les types d'informations télédétectées les mieux adaptés pour étudier les relations entre l'activité du feu et la végétation de savane (Eva et Lambin 1998 et 2000, Trigg et Flasse 2000, Bucini et Lambin 2002, Chuvieco et al. 2002, Pereira 2003). En effet, trois aspects principaux de cartographie doivent être considérés pour une bonne détection des empreintes de feu et une interprétation fiable des cartes résultantes: (1) le choix et le prétraitement des données satellitaires, relativement aux caractéristiques du feu et au type de végétation étudiés ; (2) la méthode d'extraction des surfaces brûlées sur la base de leur signature spectrale, en tenant compte de la variabilité dans le temps ; et enfin (3) les effets de la résolution spatiale des données comparées aux patrons et à la taille de distribution des empreintes de feu, c'est-à-dire l'estimation de la surface brûlée à l'intérieur du pixel.

I.7.2.1. Choix des données satellitaires

De nombreuses études suggèrent que les données de surfaces brûlées constituent, plus que les données de feux actifs, une meilleure source d'information pour l'étude des effets du feu sur la végétation des savanes (Bucini et Lambin 2002, Bowman et al. 2003, Vigilante et al. 2004, Laris 2005, Jacquin 2010). Toutefois, l'hétérogénéité du changement spectrotemporel induit par le feu ne peut être prise en compte qu'à travers une utilisation de données satellitaires multispectrales et multidates.

Une série multitemporelle d'images satellitaires donne une vision synoptique de l'espace, conduisant à la détermination de ses divers états multitemporels et la mise en évidence de ses changements. En effet, par rapport à la durée de persistance des cendres et la reprise de la végétation qui varient selon le type de végétation et les conditions climatiques (vent, pluie), Trigg et Flasse (2000) ont constaté à l'aide d'un spectroradiomètre de terrain, que la réponse spectrale d'une savane brûlée en Namibie était, au cours des 13 jours qui suivent le brûlis, sensiblement différente de celle d'une parcelle témoin non brûlée dans la bande infrarouge thermique (6-14µm), et dans les bandes à longueur d'onde 2,1µm; 1,24µm et 0,86µm. Les même auteurs ont également souligné que la différence spectrale n'était pas statistiquement significative dans les bandes du visible (0,47µm; 0,55µm; 0,65µm) et infrarouge moyen (1,64µm), et que la réflectance des surfaces brûlées dans la zone d'étude s'approche de celle du sol nu environ 1 mois après le feu. Pereira (2003) suggère dans une étude de deux types de savane à l'Ouest de la Zambie à l'aide d'images Landsat ETM+ que la réponse spectrale des surfaces brûlées est certes plus significative dans le proche infrarouge pour une savane à couverture ligneuse assez dense mais dans une savane clairsemée elle est significative à la fois dans les bandes infrarouge proche (0,87µm) et moyen (1,65µm).

Sous cette optique, les bandes spectrales d'un seul capteur peuvent être vues comme des sources d'information différentes (Wald 1999), et la détection d'une classe de surface brûlée peut correspondre à des classes spectrales multiples (Pereira 2003). Ainsi, la combinaison de plusieurs bandes spectrales acquises à un temps donné (composition colorée), permet d'avoir une image multispectrale (image composite) pour chacune des dates retenues pour l'étude des feux.

D'après ces études, la probabilité d'une confusion de détection entre sol nu et surface brûlée un mois plus tôt est relativement faible, et les longueurs d'onde du proche infrarouge constituent les meilleurs indicateurs et les plus persistants dans un écosystème de savane où l'activité du feu est surtout concentrée en début de saison sèche. En guise d'exemple pour le suivi des feux de savane au Burkina Faso, Caillault et al. (2011) ont choisi un pas de temps de 8 jours entre les données satellitaires utilisées tandis que Grégoire et Simonetti (2007) proposèrent un intervalle de 2 semaines dans le Parc Régional du W du Niger.

I.7.2.2. Méthodes d'extraction des feux

L'importance de l'étendue des surfaces brûlées dans la compréhension globale des effets écologiques du feu, a conduit à l'élaboration de divers algorithmes (Barbosa et al. 1999, Roy et

al. 1999, 2002) en vue d'estimer par cartographie des empreintes de feu, et de manière plus précise que les données de feux actifs (Roy et al. 2008) les surfaces affectées par le feu à l'échelle locale et régionale. Ces algorithmes sont basés sur le contraste spectral entre les surfaces brûlées et non brûlées en utilisant, des techniques de seuillage (Salvador et al. 2000) selon deux démarches relatives à l'échelle temporelle, de classification supervisée (Quintano et al. 2006, Henry 2008, Caillault 2011) ou de combinaison entre classification non supervisée et photo-interprétation assistée par ordinateur (Bowman et al. 2003, Laris 2005, Jacquin 2010).

- **Techniques de seuillage**

La démarche de seuillage dite uni-temporelle (Laris 2005, Quintano et al. 2006) consiste à classer une image postérieure au passage du feu par comparaison de la signature spectrale du pixel identifié comme brûlé avec celle d'un pixel voisin non brûlé. Les adeptes d'une telle démarche se basent sur la réflectance particulière des cendres (Grégoire et al. 2003, Miettinen 2007) ainsi qu'à la forme et la cohérence de l'extension spatiale des taches de feu (Laris 2005; Chuvieco et al. 2008). Toutefois, la grande capacité de propagation du feu en relation avec les conditions environnementales, requiert une couverture au sol assez large et une résolution spatiale suffisamment fine (H-résolution au sens de Strahler et al. 1986, c'est-à-dire une taille de pixel inférieure à la tache moyenne de la structure étudiée) du capteur afin de cerner les principaux aspects du facteur feu et d'offrir ainsi des possibilités de généralisation à l'échelle régionale. Par exemple, l'activité du feu dans les savanes, milieux hétérogènes en termes de structure de la végétation, se caractérise par une mosaïque de surfaces brûlées de taille variable (Laris 2005). Une faible résolution spatiale (pixel de grande étendue au sol) masquerait la forte diversité des éléments présents dans le pixel, donc la mosaïque des taches de feu.

La démarche multi-temporelle utilise une série d'images antérieures et postérieures au brûlis (Eva et Lambin 1998, Henry 2008), étant donné que la réflectance observée pour chaque pixel d'une image est fonction des angles du soleil et du capteur par rapport à la verticale (ou nadir) (BRDF: *Bidirectional Reflectance Distribution Function*, Roy et al. 2008 pour les détails). Elle permet ainsi à agréger un certain nombre de valeurs spectrales pour chaque pixel dans le temps afin de définir la fonction bidirectionnelle de réflectance spécifique à chaque pixel pour une période donnée, et par conséquent d'évaluer la réflectance équivalente aux conditions standards de visée au nadir (Roy et al. 2008). Cette approche permet ainsi de contourner, du moins dans le cas d'une cartographie des surfaces brûlées annuelles, les risques de confusion liés aux effets de la BRDF et à un rétrécissement de la différence de signature spectrale entre savane brûlée et non brûlée suite à une diminution de la réflectance des empreintes de feu au fur et à mesure que la végétation de savane s'assèche.

Un certain nombre de produits élaborés selon cette dernière démarche existent et possèdent dans leur majorité une faible résolution spatiale (Annexe 2): GBA2000 (Global Burned Area: Grégoire et al. 2003b), GLOBSCAR (Simon et al. 2004), Globcarbon (Plummer et al. 2006), L3JRC (Tansey et al. 2008) ou MODIS Burned Area (Roy et al. 2008). En outre d'une détection fiable des changements de réflectance dus au passage des feux (Chuvieco et al.

2008), ces produits présentent l'intérêt de fournir des couvertures sans nuages (utilisés sous forme de synthèses hebdomadaires, décadaires ou mensuelles), mais aussi de pouvoir automatiser le processus de classification des empreintes de feux. Malgré leur performance à détecter des feux continus sur de grandes surfaces en milieux homogènes, ils induisent un biais dans l'estimation des surfaces brûlées (Roy et Boschetti 2009) car un capteur à haute résolution spatiale permet de détecter de fines variations à l'intérieur même des surfaces brûlées (Laris 2005).

- **Méthodes de classification des images**

La classification d'images satellitaires est un processus de reconnaissance des objets basé sur une analyse quantitative des données télédétectées. Elle consiste à regrouper, tout en respectant leur localisation spatiale, tous les pixels ayant la même signature spectrale dans une même entité (ou classe spectrale); et à effectuer la correspondance entre ces classes spectrales, matérialisées généralement par leurs valeurs radiométriques, et des classes connues a priori ou non par l'utilisateur (classes d'information) (Caloz et Collet 2001). Cette correspondance est réalisée par des fonctions discriminantes sous forme de règle de décision telle que le "maximum de vraisemblance" des probabilités, ou des distances géométriques (Lillesand et al. 2008). Le résultat est une image univariable (représentation thématique) représentant des classes distinctes correspondantes aux différents thèmes au sol.

On distingue dans la littérature deux grands types de classification dont le but commun est l'obtention d'une représentation cartographique simplifiée: classification supervisée (assistée ou dirigée) et classification non supervisée. La distinction entre les deux types réside d'une part dans les algorithmes mis en œuvre (Lillesand et al. 2008 pour les détails), et d'autre part dans le rôle joué par l'opérateur de la classification. Dans le cas de la classification non supervisée, l'opérateur n'a besoin d'aucune information a priori sur l'image à classifier. Ce type de classification utilise des méthodes itératives telles que les algorithmes des centres mobiles (nuées dynamiques appliquées au centre de gravité) et des distances adaptatives qui, à chaque itération calculent respectivement les centres de gravité ou les distances associées aux classes (Caloz et Collet 2001). Ainsi la classification consiste à diviser un ensemble de données en classes (ou clusters) telles que, pour une mesure de similarité donnée, les objets d'une classe soient les plus similaires possible (homogénéité intraclasses) et que les objets de classes différentes soient les plus différents possible (séparabilité interclasses) (Schowengerdt 2007).

Les méthodes de classification supervisée sont par contre précédées d'une phase d'apprentissage qui consiste à la désignation de zones de l'image comme échantillons représentatifs des classes à extraire (zones d'entrainement) par l'opérateur. Cette phase basée sur une connaissance a priori des thèmes du terrain à cartographier, se fait soit par repérage visuel de la nature des thèmes (forme, taille, texture, couleur,...) d'où l'intérêt des techniques d'amélioration de contraste et/ou de transformation (filtres,...) en télédétection, soit disposer d'une "vérité terrain" c'est à dire un ensemble de données récoltées sur le terrain et supposées exactes sur les thèmes observés. La classification d'un pixel de l'image est réalisée par la recherche d'une mesure de ressemblance entre ce pixel et les différents paramètres

caractéristiques calculés durant la phase d'apprentissage pour chaque classe (Navalgund et al. 2007). Selon le principe de l'algorithme du maximum de vraisemblance utilisée dans la présente thèse, cette mesure de ressemblance est traduite d'un point de vue statistique par le calcul de la probabilité d'appartenance du pixel à chaque classe, et l'attribution à ce pixel de la classe qui offre la probabilité maximale (Chen et Stow 2002, Franklin et al. 2003, Oszwald 2005, Germaine et Puissant 2008).

I.7.2.3. La cartographie de l'activité du feu au PNWN

Le choix des données images s'est porté sur les images MODIS qui présentent des caractéristiques idéales pour l'étude des cicatrices de feux à l'échelle du PNWN. En effet, ces données facilement accessible sans aucun coût combinent des résolutions spatiale (250, 500 et 1000 m), spectrale (36 bandes) et temporelle (demi-journée); et des couvertures spatiale (globale) et temporelle (de 2000 à ce jour) permettant d'appréhender la dynamique du feu.

Le capteur MODIS (Radiomètre spectral pour imagerie de résolution moyenne) est conçu pour recueillir diverses données (réflectance de surface, feux actifs, indices de végétation, évapotranspiration, Production primaire, etc) sous forme d'images afin d'améliorer la compréhension de la dynamique globale des processus au niveau de la terre, des océans et de l'atmosphère inférieure (Roy et al. 2005, Vermote et al. 2008). Il est embarqué à bord de deux plateformes satellitaires du Système d'Observation de la Terre (EOS: "Earth Observation System") de la NASA (US National Aeronautics and Space Administration : http://aqua.nasa.gov/ et http://terra.nasa.gov/): Terra (lancé le 18 décembre 1999) et Aqua (lancé le 04 mai 2002). Ces satellites tournent autour de la terre à 705 km d'altitude en orbites héliosynchrone descendante (du Nord au Sud de l'équateur pour Terra) et ascendante (du Sud au Nord de l'équateur pour Aqua), et passent chacun deux fois au dessus de l'équateur : aux environs de 10h30 et 22h30 TU pour Terra et, 13h30 et 01h30 TU pour Aqua. Le capteur MODIS, avec une fauchée (couverture) au sol de 2330 km de large, enregistre des données dans 36 bandes spectrales (ou groupes de longueurs d'onde) des domaines du visible et de l'infrarouge (proche, moyen et thermique ou lointain) allant de 0,4 à 14,4µm avec des résolutions spatiales (taille du pixel au sol) de : 250 m (Bandes 1 et 2), 500 m (Bandes 3 à 7) et 1 km (Bandes 8 à 36).

Ces données MODIS, après un prétraitement à l'aide de différents algorithmes mis au point pour extraire des informations ciblées (Giglio et al. 2009) ou corriger des défauts d'enregistrement (Vermote et al. 2008), fournissent un large éventail de produits dits de synthèse à même de répondre aux questions de l'heure relatives aux divers processus terrestre, océanique et atmosphérique (MODIS Website: http://modis.gsfc.nasa.gov/). Par exemple, les produits de réflectance de surface (MOD/MYD09GQK), de feux actifs (MOD/MYD14A2) et de surfaces brûlées (MCD45) sont largement utilisés pour le suivi de l'activité du feu à diverses échelles spatio-temporelles (Mettienen 2007, Devineau et al. 2010, Jacquin 2010, Caillault 2011).

La démarche de cartographie de l'activité du feu dans le PNWN a consisté à traiter le signal brut des données de réflectance du sol de 250 m de résolution spatiale, et ce en dépit de la disponibilité de données de surfaces brûlées mensuelles de 500 m de résolution spatiale (MCD45A1). Il est tout de même important de souligner les raisons de ce choix.

En effet, un pixel de 500 m présente une taille supérieure à la taille moyenne d'extension des différents faciès de savane de la zone d'étude (De Wispeleare 2004). En effet, l'imbrication complexe à l'échelle locale des facies dans le PNWN (Couteron et Kokou 1992) laisse supposer une grande variabilité de faciès dans un même pixel de cette taille et par conséquent une estimation biaisée des surfaces brûlées, dépendantes du type de végétation (Pereira 2003, Roy et Boschetti 2009; Loboda et al. 2011). Par ailleurs, un pixel d'image MODIS est considéré comme brûlé si 40 à 50% au moins de sa taille est réellement brûlée (Grégoire et Simonetti 2007 ; Roy et al. 2008) impliquant ainsi une incapacité de détection des surfaces brûlées de petite taille (< 40% du pixel), proportionnellement à la résolution spatiale du capteur (Laris 2005). Par exemple, Roy et Boschetti (2009) ont estimé à 75% des SAF totales détectées par le produit MCD45A1, contre 30 à 40% détectées par les données de 1 km de résolution spatiale (Kaufman et al. 1998). L'adoption dans la suite de ce travail de l'expression "SAF : Surface affectée par le feu" au sens de Roy et al. (2005) trouve alors toute sa signification.

Les méthodes d'extraction et de cartographie des empreintes de feu sont abordées dans le chapitre II de cette thèse. Toutefois, il faut souligner que le choix de la classification supervisée repose sur divers critères dont l'ouverture de la végétation, le relief relativement plat, le nombre faible de classes thématiques retenues (brûlée et non brûlée), la couleur et la forme caractéristiques des empreintes de feu sur les images composites (Trigg et Frasse 2000, Grégoire et al. 2003a, Franklin et al. 2003, Laris 2005). En outre, l'approche supervisée par maximum de vraisemblance est la méthode la plus largement acceptée pour la cartographie des changements d'occupation du sol relativement à sa grande performance et robustesse dues à sa faible sensibilité aux facteurs difficilement contrôlables tels que les conditions atmosphériques et le calibrage des capteurs (Jeon et Landgrebe 1999; Rogan et Chen 2004; Verlinden et Laamanen 2006).

La base de données de feux actifs, unanimement jugée comme fiable (Giglio et al. 2009, Devineau et al. 2010, Jacquin 2010) et disponible sur la période d'étude, est utilisée comme "vérité terrain" pour réaliser l'apprentissage de la classification des pixels brûlés. Quant à la validation des différentes classifications (voir chapitre II), elle a été faite en deux étapes dont la première, avant même l'opération de classification des images, a consisté à apprécier la séparabilité des deux classes entre les zones d'entrainement. Cette étape a permis de vérifier si, au regard des propriétés spectrales de ces zones, les classes thématiques ne sont pas "chevauchantes". La seconde étape, après la classification de l'image, a porté sur la mise en place d'une matrice de confusion comparant la classification finale obtenue à partir des zones d'entrainements et des données feux actifs cumulés d'une part, et d'autre part à partir d'une image Landsat (deux scènes pour couvrir la zone d'étude) de haute résolution (30 m) du capteur ETM+ (*Enhanced Thematic Mapper Plus*). L'utilisation d'image à haute résolution

pour valider la classification des surfaces brûlées à partir d'image de basse à moyenne résolution a été largement utilisée à travers le monde (Liew et al. 2003, Hudak et Brockett 2004, Chuvieco et al. 2008, Roy et Boschetti 2009, Merino de Miguel et al. 2011). Ceci afin de vérifier si l'image à classifier est représentative c'est-à-dire si elle couvre la diversité de milieux et permet de caractériser les taches.

I.7.3. Apports de l'écologie du paysage dans l'étude des feux

Traditionnellement, la majorité des études empiriques et théoriques en écologie ont été menées sur de petites zones durant une période de temps courte, et insuffisamment répliquées (McGarigal et Cushman 2002). Or, pour comprendre comment la nature fonctionne, les écologues doivent considérer les relations entre la structuration de l'espace (forme et qualité des habitats) et les processus écologiques (flux d'énergie et de matière, biodiversité) à de larges échelles, et les transposer aux échelles fines auxquelles ils sont les plus familiers. Car, il est en effet devenu évident que les différentes questions écologiques exigent différentes échelles d'étude, et que la plupart de ces questions exigent de multiples échelles d'étude, eu égard à la complexité et l'hétérogénéité des systèmes écologiques (Wu 1999).

La complexité des systèmes écologiques est due à la combinaison du grand nombre de composantes, des interactions non-linéaires entre elles, des délais temporels et processus de rétroaction, et de l'hétérogénéité spatiale (Wu 1999, Frontier et al. 2008). Cette dernière dépend de la nature des composantes du système écologique et de l'échelle à laquelle le système étudié est représenté. Ainsi, par le biais des interactions complexes exercées à différentes échelles spatiotemporelles, les systèmes écologiques affectent et sont affectés par les activités biophysiques et socio-économiques (Wu 2004). Dès lors, comprendre la complexité des systèmes écologiques requiert d'identifier les processus principaux et les différentes échelles spatiotemporelles et niveaux d'organisation auxquels ils interviennent, et comment ces processus interagissent entre eux (Bolliger et al. 2005, Fortin et Dale 2005).

L'émergence récente de l'écologie du paysage comme discipline à l'interface de l'écologie et de la géographie (Turner et al. 2001 pour les détails), fournit une forte base conceptuelle et théorique pour comprendre la structure, la fonction, et le changement du paysage en tenant compte de l'hétérogénéité structurale et fonctionnelle des systèmes écologique et leur dépendance à l'échelle (Urban et al. 1987, Turner 1989, Cushman et McGarigal 2002).

L'écologie du paysage définit le paysage, contrairement au concept traditionnel du paysage qui se focalise sur un groupe d'écosystèmes et leurs interactions, comme un niveau d'organisation spatiale des flux d'énergie et d'espèces sur une portion de territoire hétérogène, composé d'un ensemble cohérent d'écosystèmes interactifs (naturels ou modifiés) produits par une histoire écologique et humaine commune, et montrant des propriétés émergentes dans leur structure, leur dynamique et leur composition spécifique (Formant et Godron 1986, Wiens 1989, Burel et Baudry 1999).

Cette définition du paysage peut s'appliquer sur une très large gamme d'échelles spatiales (du locale au continent) et conduire ainsi à une variation de la taille des paysages et de la définition des unités paysagères selon l'échelle d'observation (Levin 1992). D'ailleurs, les questions sur la variation de la perception des phénomènes écologiques selon les échelles d'analyses spatiales et temporelles deviennent de plus en plus nombreuses ("effets d'échelle": Wu et Li 2006, McGarigal et al. 2009), et l'emboitement des échelles dans l'espace comme dans le temps, a conduit à de nouvelles réflexions sur les possibilités de transposition des résultats (ou transfert de l'information) d'une échelle à l'autre ("*scaling*" au sens de Wu 1999).

I.7.3.1. Le paradigme du "patron-processus"

L'écologie du paysage repose fondamentalement sur la théorie "patron-processus" c'est-à-dire l'hypothèse fondamentale de l'existence d'interactions fortes entre les structures spatiales et les processus écologiques (Forman et Godron 1986). En effet, elle tente par une approche inductive basée sur une caractérisation de la structure du paysage i.e. l'identification et la description des patrons spatiaux, de décrypter ou formuler des hypothèses à propos des processus écologiques sous-jacents (Schröder 2006).

Les patrons sont définis comme des observations présentant une structure (ou distribution) spatiale ou temporelle, significativement différente d'une distribution statistique aléatoire; et contenant une information sur les mécanismes dont ils émergent (Grimm et al. 2005, Schröder et Seppelt 2006). Par exemple, dans la dimension spatiale, un patron caractérise à un moment donné la distribution non purement aléatoire d'individus, d'espèces, de ressources (sol, topographie), ou de fonctions écologiques (occupation du sol, feu); alors qu'il est dans la dimension temporelle, l'expression d'un phénomène qui montre une tendance ou que l'on peut observer de façon répétée tel que la variation d'effectifs (densité des ligneux, biodiversité,...) ou de la croissance des individus, de paramètres physiques (précipitations, concentrations,...) (Caillault 2011).

Quant aux processus, ils se définissent comme les interactions entre différents objets à tous les niveaux d'organisation biologiques concernés (des individus à la biosphère) dans un environnement donné (Schröder et Seppelt 2006). Ainsi étudier des processus écologiques dans leur contexte spatial vise (1) à comprendre les interactions complexes entre les composantes biotiques et abiotiques du paysage (entités ou unités paysagères) et identifier aussi bien les facteurs déterminants que les mécanismes sous-jacents, et (2) de déduire des prévisions fiables de scénarii de changement du paysage et ses conséquences sur, par exemple, la conservation de la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Schröder et Seppelt 2006).

L'analyse de la structure du paysage utilise un langage structural propre (matrice, corridor, tache, mosaïque, lisière, patron paysager), et introduit les concepts de fragmentation, d'hétérogénéité, de connectivité, de résolution spatiale et de dépendance à l'échelle (Forman et Godron 1981, Risser et al. 1984, McGarigal et Marks 1995).

- **Le modèle "patch-corridor-matrix"**

L'écologie du paysage subdivise le paysage selon le modèle "patch-corridor-matrix" servant le plus souvent de référence pour les mesures de configuration spatiale (Bogaert 2000), c'est-à-dire en trois entités (unités ou éléments) principales à savoir la tache, le corridor et la matrice dont l'ensemble constitue la mosaïque paysagère, illustrée par la Figure I.12. L'arrangement spatial et les réseaux formés par ces unités paysagères forment le patron paysager, permettant à chaque écosystème d'être reconnu au sein d'un paysage à partir de sa distribution, taille, forme, nombre et configuration spatiale. Les taches peuvent largement varier en taille et en forme au sein d'un paysage, constituant ainsi une mosaïque ("*Patch mosaic*"), et être différentes de la matrice par leur forme et leur composition.

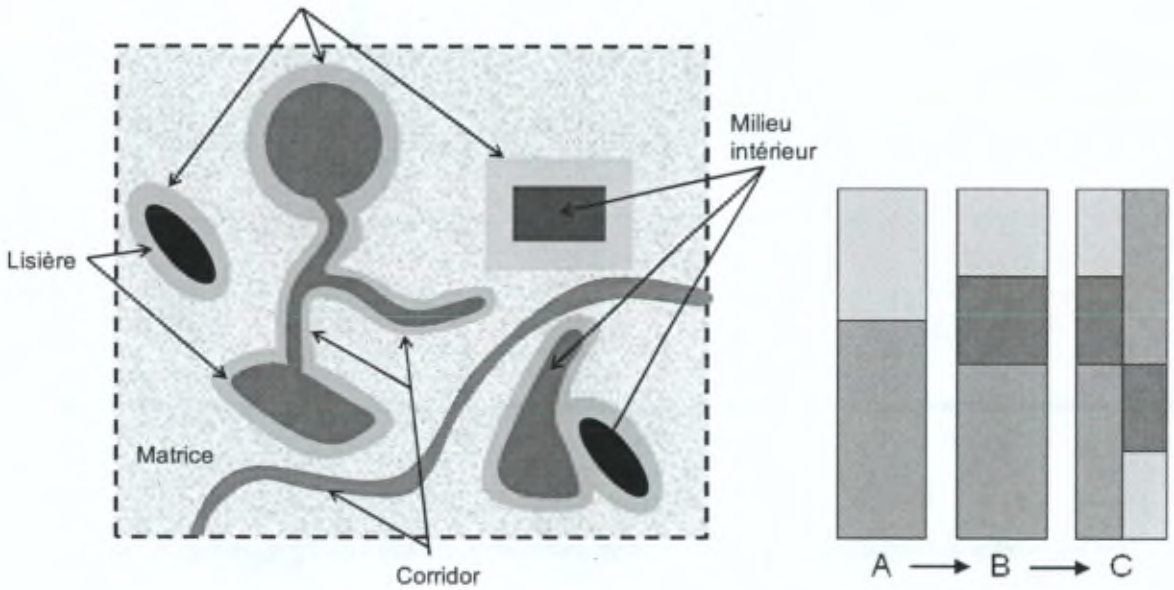

Figure I.12. La représentation d'une mosaïque paysagère selon le modèle "Tache-Corridor-Matrice" de l'écologie du paysage. Le paysage est subdivisé en trois entités principales: la tache qui se diffère selon sa forme et sa nature ou contenu (la différence de couleur signifie que les taches ont un contenu différent), le corridor qui peut être une route, un cours d'eau ou une bande linéaire boisée mettant en contact deux taches de même nature; et la matrice. A, B et C désignent trois structures de paysage différentes par leur composition (A et B), leur configuration spatiale (B et C) ou à la fois par leur composition et configuration spatiale (A et C).

- **La mosaïque de taches brulées ("*Patch burning mosaic*")**

Le passage d'un feu transforme l'espace en une mosaïque spatiale de taches brûlées et non brûlés de taille et forme variables. Cette mosaïque de taches brûlées ("*Patch burning mosaic*") dont l'approche a été adoptée dans ce travail, est régulièrement utilisée en écologie (Laris 2002, Parr et Andersen 2006, Caillault 2011) afin de mieux apprécier les interactions entre le feu et le milieu environnant à travers une analyse de la variation de la structure des zones brûlées dans le temps. Les données utilisées pour cette analyse sont les cartes de feu issues de la classification des images MODIS 250 m, décrite dans la section précédente. Il s'agit d'images numériques en mode "raster" c'est-à-dire une matrice de cellules de formes carrées et d'aire égale (ou pixel) où tous les types de régime du feu sont codés. Ainsi, une tache de feu,

illustrée par la Figure I.13, est définie par regroupement de pixels brûlés adjacents selon l'approche des huit plus proches voisins ("*8-connectivity*": Bogaert et Hong. 2004) prenant en compte les deux types de voisinage à savoir: (1) les quatre plus proches voisins ("*Nearest neighbors*") ayant un côté en commun avec le pixel considéré, et (2) les quatre plus proches voisins suivants ("*Next-nearest neighbors*") dont l'un des coins est en contact avec le pixel considéré (Stauffer 1985, Hargis et al. 1998, Gardner 1999, Turner et al. 2001). Le choix de cette approche repose sur la nature rampante du feu et sur l'arrangement spatial discontinu du combustible dans la zone d'intérêt de cette thèse.

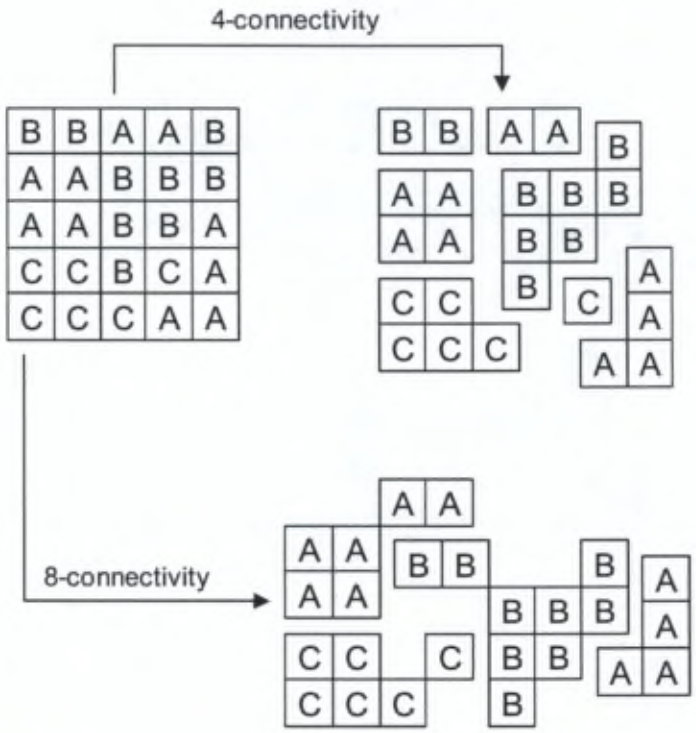

Figure I.13. Définition d'une tache dans une donnée au format raster (matrice de pixels). Chaque carré représente un pixel et les lettres A, B et C correspondent à la catégorie (ou code) ou type d'occupation du sol (ou contenu) alloué à un pixel. Le type de connectivité considéré déterminera le nombre final de taches, la distribution de surfaces de tache et la complexité de la forme des taches. Dans le cas du 4-connectivity, plusieurs taches sont observées relativement au 8-connectivity, avec moins de formes irrégulières et de plus petites surfaces. Dans cet exemple, 4-connectivity subdivise le paysage en 7 taches avec une taille moyenne égale à 3,6 pixels (l'unité carré). Pour le 8-connectivity, seules 4 taches sont observées avec une taille moyenne de la tache de 6,3 pixels. Un plus haut degré d'irrégularité de la tache est observé due à la fusion des taches à partir uniquement de leurs angles qui conduit à des périmètres de tache plus longs et plus compliqué (d'après Bogaert et Hong 2004).

La conséquence à long terme de la mosaïque des taches brûlées, particulièrement dans les milieux pyrophiles (à forte récurrence du feu) où l'influence de l'homme en termes de mise à feu de la végétation est très importante, serait une fragmentation d'habitat (Hochberg et al. 1994, Gignoux et al. 1997, Higgins et al. 2000, Laris 2005, Beckage et al. 2009 Caillault 2011). Comme processus dynamique, les effets de la fragmentation des habitats varient selon les espèces, les types de paysages, les échelles spatiales et les régions géographiques (Harrison et Bruna 1999, Haila 2002).

La fragmentation d'habitat est un processus à l'échelle paysagère dans lequel un habitat spécifique est progressivement subdivisé en fragments plus petits et isolés (McGarigal et Cushman 2002). Dans cette optique, l'écologie du paysage repose sur diverses théories dont celle de la percolation qui, en introduisant les notions de propagation et d'agrégation, permet à l'écologue de décrire en termes géométriques les notions de connexion et de seuil de percolation (Stauffer 1985, Lesne 1996). Quant aux théories de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson 1967) et de la métapopulation (Levins 1969), l'écologue prévoit la biodiversité des espèces (immigration, extinction, colonisation) en fonction de la distance qui sépare l'île du continent. Par exemple si la connectivité (corrélée à la fragmentation) se trouve en dessous d'un seuil critique, le processus de dispersion entre les reliquats d'habitats ne serait pas suffisant pour compenser les extinctions locales. La théorie des perturbations lui permet de modéliser et de quantifier les perturbations comme le feu à l'origine de l'hétérogénéité des milieux et/ou de leur fragmentation (Levin 1992, Scheffer et Carpenter 2003).

Divers travaux ont montré que le maintien de la biodiversité dépend non seulement de la préservation des habitats (réduction ou absence de fragmentation), mais aussi des espaces interstitiels qui permettent les échanges biologiques entre ces habitats (Saunders et al 1991, Burel et Baudry 2000). Ces échanges se font préférentiellement au sein des corridors, unités paysagères linéaires permettant la dispersion des espèces entre deux habitats (ou taches), au sein d'un environnement plus ou moins hostile aux échanges, la matrice, élément englobant les taches et les corridors avec un rôle dominant dans le fonctionnement du paysage (Forman et Godron 1986). Les potentialités d'échanges entre unités paysagères de même nature conduisent à la notion de connectivité écologique (King 1999) et sont indispensables pour caractériser l'espace comme structure et assurer les principales fonctions écologiques (reproduction, nourriture, abri, ..). On distingue deux types de connectivité: (1) la connectivité spatiale (structurale ou physique) qui fait que deux taches d'une même classe soient adjacentes et/ou jointes dans l'espace, et (2) la connectivité biologique ou fonctionnelle qui n'implique pas explicitement un lien physique entre habitats d'une même classe, mais qui est définie comme un espace fonctionnel d'échanges biologiques dépendant des caractéristiques de l'espèce ou groupe d'espèces considérés et dont le rôle est de permettre un maintien des biodiversités locales (Menard et Clergeau 2001).

Un autre aspect fonctionnel, important à souligner, de la structuration du paysage est l'existence d'interactions (effet de lisière), d'une part fortes entre la lisière d'une tache et la matrice voisine (Figure I.12) et d'autre part faibles voire absentes entre le milieu intérieur de la même tache et cette matrice. En réalité, la force de ces interactions dépend en partie de la forme de la tache qui détermine le ratio lisière/milieu intérieur. Par exemple, plus les taches sont allongées, plus ce ratio est élevé (Burel et Baudry 2003, Bogaert et Mahamane 2005). Cette nomenclature a fourni le cadre nécessaire à la description des structures paysagères et à la mise en place de procédures d'échantillonnage de la faune et de la flore dans des recherches focalisées sur un "effet paysager" (Burel et Baudry, 2003).

- **Les indices ou métriques paysagères**

La quantification de la structure paysagère est nécessaire pour investiguer les relations entre la structure du paysage et les processus écologiques (Groom et Schumaker 1993) d'où le développement important de séries d'indices ou "métriques paysagères" (Hargis et al. 1998, McGarigal 2002). Ces indices constituent un moyen d'agréger à différentes échelles l'information sur la structure du paysage, et renseignent à la fois sur les dynamiques naturelles et sur les modes d'occupation de l'espace (Baudry et Burel 2000, Wickham et al. 2000, Haines-Young et Chopping 1996). Ils font référence à la composition du paysage (proportions des taches, richesse relative, diversité,…), ainsi qu'à sa configuration spatiale (la taille des taches, leur périmètre, leur nombre, leur forme, leur densité,…).

Pour chacune des classes d'indices de structure (fragmentation, connectivité et hétérogénéité), la littérature fournit une multitude d'indices spécifiques (O'Neill et al. 1988, McGarigal et al. 2009). Ceci est dû au fait qu'aucun indice ne peut à lui seul capturer la totalité de la complexité de la structure (Dale et al. 1995), mais conduit toutefois à une redondance de l'information. Ainsi, la question de la formulation la plus pertinente des indices utilisés est donc largement contingente au type de fonctionnement écologique étudié et/ou au type d'informations spatiales recueillies (Caillault 2011).

Dans le cadre de cette thèse, des indices capables de différencier les patrons au sein de la mosaïque régionale ont été choisis (chapitre II) dans le but d'étudier les processus biologiques (chapitre VI) et de pouvoir différencier les déterminants qui ont produit ces formes (chapitres III, IV et V). Il s'agit de l'aire totale des taches, du nombre de taches par classe, de la taille moyenne de taches par classe et de la proportion du nombre de taches d'une classe par rapport au nombre total de taches. Quant aux types ou classes de taches de feu, ils ont été définis selon la fréquence du feu pour chaque type de régime du feu (voir chapitre II pour les détails).

I.7.3.2. La question du transfert d'échelle ("*Scaling*")

Le concept général du paysage, malgré une variété de définitions dépendant du contexte de recherche (géographie, écologie, architecture, peinture, littérature…) ou de gestion (aménagement du territoire, conservation de la biodiversité, …), demeure sans ambigüité car reposant sur l'interaction entre la structuration spatiale et le processus écologique (Turner et al. 2001). Ainsi, tout paysage a une structure définie par l'utilisateur (patron) et présumée influencer sa fonction (processus) (McGarigal et Cushman 2002).

Néanmoins, la découverte que les relations entre patrons et processus varient selon l'échelle, impose à l'écologue de définir explicitement l'échelle dans la conception de ses expériences et l'interprétation des résultats (Wu et Li 2006). Par exemple, les processus qui sont importants à une échelle ne sont pas nécessairement importants à d'autres échelles, d'où l'importance de l'approche de transfert d'échelle ("*scaling*") impliquant la notion de hiérarchie pour comprendre la complexité du système écologique (Urban et al. 1987, Wu 1999). La définition du terme "*scaling*" la plus largement acceptée en écologie et dans les sciences de la terre, est le

transfert (ou transposition) de l'information entre ou à travers les échelles spatiale et temporelle ou les niveaux organisationnels (Turner et al. 1989, Wu 1999, Bierkens et al. 2000, Gardner et al. 2001).

Les patrons et processus écologiques ont en effet des échelles caractéristiques (ou intrinsèques) qui doivent être perçues comme des niveaux dans une hiérarchie et associées aux discontinuités d'échelle (*"scale breaks"*: voir O'Neill et al. 1991, Wu 1999), et sur lesquelles leurs dynamiques peuvent être efficacement étudiées (Wu et Li 2006). Ce concept d'échelle caractéristique suppose donc que plusieurs, sinon la totalité des phénomènes naturels ont leur propre échelle distinctive (ou série d'échelles) qui caractérise leur comportement (extension spatiale ou fréquence d'occurrence). Une approche multi-échelle ou hiérarchique (Wu et al. 2000) est donc intéressante pour une meilleure description du paysage et des relations patrons-processus.

- **L'échelle spatiale**

L'échelle spatiale se réfère fondamentalement au grain (ou support au sens de Bierkens et al. 2000) et à l'étendue, les deux principales composantes de l'échelle et de grande importance dans l'étude des paysages hétérogènes (Turner et al. 1989).

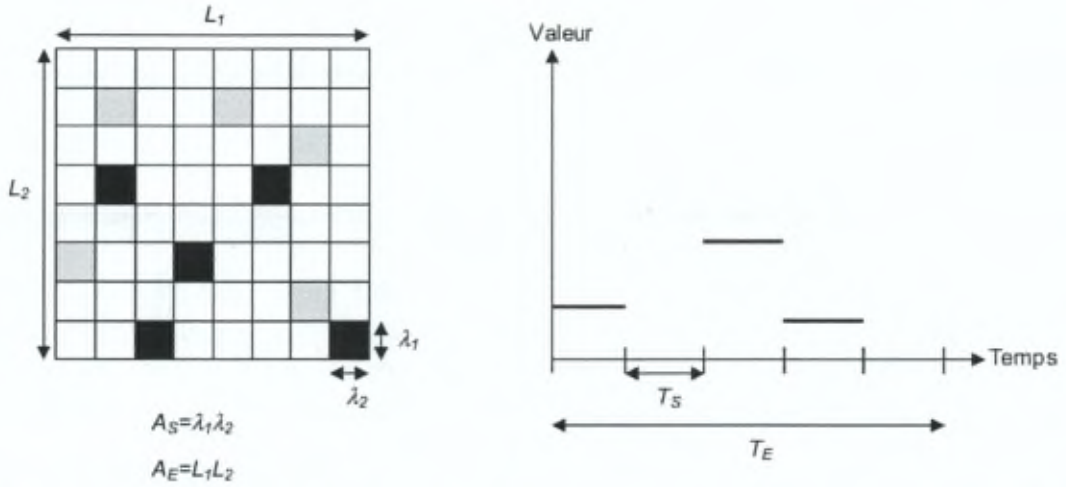

Figure I.14. Illustration dans les dimensions spatiale (à gauche) et temporelle (à droite) des concepts d'étendue (Surface AE et intervalle de temps TE), de grain ou support (Portion de surface AS et subdivision de l'intervalle de temps TS), et de couverture (adapté de Bierkens et al. 2000). (λ_1, λ_2) et (L_1, L_2) correspondent respectivement, aux dimensions spatiales du grain et de l'étendue qui n'ont naturellement pas une forme régulière. La couverture est de 10/64 pour l'exemple spatial de gauche, et de 3/5 pour l'exemple temporel de droite).

Le grain est la plus fine résolution d'un phénomène ou d'un jeu de données dans l'espace et dans le temps à l'intérieur duquel une homogénéité est supposée (Figure I.14). Autrement dit, il est le plus petit niveau dans la hiérarchie, correspondant au seuil inférieur de l'hétérogénéité ou la taille minimum d'un élément du paysage distinguable d'un autre élément jugé différent pour le phénomène d'intérêt (Schermann et Baudry 2002). Quant à l'étendue, c'est la couverture totale spatiale ou temporelle de l'étude (Turner et al. 1989, Wiens 1989). Elle

correspond au niveau spatial englobant ou l'étendue de description globale du paysage (au sens de Schermann et Baudry 2002). Son concept est moins diversifié que celui du grain, et son terme équivalent est l'échelle géographique définie au sens de Lam et Quattrochi (1992) comme la taille d'une carte particulière ou la période totale des observations.

Le grain et l'étendue sont en règle générale corrélés au sens où des observations sur un espace de quelques hectares sont faites généralement avec une résolution plus fine que sur une région (Schermann et Baudry 2002).

Une autre composante de l'échelle à savoir la couverture, est particulièrement associée à l'échantillonnage et demeure très importante dans le transfert de l'information, selon Wu et Li (2006). La couverture, ou échelle géographique (au sens de Wu et Li 2009) se réfère à l'intensité de l'échantillonnage (densité de l'échantillonnage) dans l'espace et dans le temps, et peut être représentée comme le ratio de la surface échantillonnée à l'étendue de l'étude (Bierkens et al. 2000).

En résumé, la taille du grain de l'échantillonnage ou de l'observation devrait être plus petite que les dimensions spatiale et temporelle de la structure des patrons d'intérêt, alors qu'il est préférable d'avoir une étendue d'échantillonnage au moins aussi large que l'étendue du phénomène à étudier (O'Neill et al. 1986, Allen 1987, Dungan et al. 2002).

- **Théories de la hiérarchie et des dynamiques de taches ("*Patch dynamics theory*")**

La théorie de l'échelle et de la hiérarchie a émergé comme cadre pour traiter l'échelle et fournir un cadre théorique pour la compréhension des relations patron-processus dans un système complexe. Les concepts et principes de la théorie de la hiérarchie sont généralement appliqués aux hiérarchies d'échelles uniquement, non aux hiérarchies prescrites ou définitionnelles comme la hiérarchie traditionnelle de l'organisation écologique (i.e. individu-population-communauté-écosystème-paysage-biome-biosphère) (O'Neill et King 1998), tout en s'en inspirant. Cette théorie stipule en effet qu'il existe une corrélation entre échelle d'espace et échelle de temps, et que ce sont les vitesses de fonctionnement des phénomènes qui définissent les niveaux. Ainsi tout phénomène écologique peut être situé dans une échelle spatiotemporelle appropriée (cf. modèle proposé par Delcourt et al. 1983). Cette multiplicité des échelles et la dépendance à l'échelle des patrons, des processus et de leurs relations est devenu un sujet central en écologie.

Quant à la théorie des dynamiques de taches ("*Patch dynamics theory*": voir Pickett et White 1985 pour les détails), elle stipule que chaque surface d'un écosystème est constituée d'une mosaïque de petits sous-écosystèmes (tache hiérarchique). Par exemple, pour une même résolution thématique, une tache homogène à une échelle quelconque peut apparaître hétérogène à une autre échelle, englobante ou incluse (Schermann et Baudry 2002). A cet égard, la structure de la tache hiérarchique selon le paradigme des dynamiques de taches hiérarchiques (HPDP: "*Hierarchical Patch Dynamics Paradigm*", Wu et Loucks 1995) intégrant à la fois la théorie des dynamiques de tache et la théorie de la hiérarchie, est une

manifestation du patron spatial d'un système écologique à différentes échelles, et facilite les considérations sur la manière dont le patron interagit avec le processus le long de ces échelles.

L'identification des hiérarchies de taches repose en général sur le principe de la décomposition spatio-temporelle d'un système complexe en un nombre limité de sous-systèmes, qui consiste soit à un arrangement descendant (de partitionnement ou "*downscaling*") ou ascendant (d'agrégation ou "*upscaling*"), soit tous les deux ("*cross-scale*") (Wu 1999, Bierkens et al. 2000, Wu et David 2002). Ces termes sont associés à trois opérations de transfert d'échelle basiques: le changement d'étendue, le changement de la taille du grain et le changement de la couverture.

- **Les approches de transfert d'échelle**

L'approche descendante consiste à réduire la taille du grain et à identifier des niveaux en divisant progressivement la petite échelle (au sens cartographique) du système entier (Wu et David 2002). Ainsi, le paysage peut être subdivisé en niveaux inférieurs (jusqu'au micro paysage, en passant par l'écosystème) caractérisés chacun par une hétérogénéité propre, des patrons et une dynamique, et intégré dans une succession de niveaux supérieurs tels que la région, le biome, le continent ou la planète (Wu 2004). Quant à l'approche ascendante, elle procède par augmentation de la taille du grain c'est-à-dire une agrégation ou regroupement de la grande échelle (au sens cartographique) en entités semblable de manière successive (Wu et David 2002).

L'utilisation simultanée de ces deux approches ("*cross-scale*") est la meilleure approche pour comprendre les relations entre les patrons spatiaux et les processus sous-jacents. En guise d'exemple, quand on étudie un phénomène à un niveau hiérarchique particulier appelé niveau focal (Niveau 0), la compréhension mécaniste vient du bas niveau immédiat (Niveau -1), alors que la signification du phénomène peut être uniquement révélée par le niveau supérieur immédiat (Niveau +1) (Wu 1999).

La nécessité de combiner les approches ascendante et descendante (respectivement "*coarse-graining*" et "*finer-graining*" au sens de Wu et David 2002), d'extrapolation, d'échantillonnage et d'interpolation dans une même étude n'est plus à démontrer (Bienkens et al. 2000, Schermann et Baudry 2002, Wu et Li 2006). Ainsi, dans le cadre de ce travail, le grain est considéré comme la taille du pixel pour les données raster (chapitre II: grain grossier) ou la parcelle de relevé (30 m x 30 m) pour les données de terrain (chapitres III, IV, V et V: grain fin). La tache est donc considérée comme le niveau spatial au dessus du grain ou étendue de description locale du paysage (au sens de Schermann et Baudry, 2002). Quant à l'étendue, elle correspond à la carte administrative du Parc National de W et l'ensemble des observations sur une série de sept années. Du point de vue temporel, la dimension du grain est le pas d'observation annuelle (saisonnière).

La couverture est le ratio de la surface totale des parcelles de relevé (ou celles d'une classe de taches) à l'étendue du PNWN (ou la classe de taches). Par ailleurs, l'approche d'extrapolation

consiste à une augmentation de l'étendue, c'est-à-dire le transfert de l'information des plus petites au plus grandes étendues (par exemple de la surface de la parcelle de relevé à celle du Parc) (Bierkens et al. 2000, Wu et Li 2006). Quand les données spatiales n'ont pas une couverture de 100%, les valeurs des localisations spatiales, non mesurées, peuvent être estimées en utilisant l'information des sites relevés par une approche appelée interpolation qui consiste à augmenter la couverture et dont l'inverse est l'échantillonnage (Bierkens et al. 2000).

Par ailleurs, le paradigme de la mosaïque des taches dans lequel les paysages sont conceptualisés et analysés comme des mosaïques de taches discrètes (Turner et al. 2001), ne représente pas de façon précise l'hétérogénéité spatiale continue. Car une fois catégorisée, les taches masquent toute l'hétérogénéité interne ce qui peut conduire à une perte d'information écologique importante (McGarigal et al. 2009). Mcgarigal et Cushman (2005) suggèrent à travers le modèle du gradient paysager ("*Landscape gradient*"), une prise en compte de la variation typiquement continuelle des propriétés physiques environnementales telles que les propriétés du sol (la profondeur, texture et chimie) et de terrain (l'élévation, la pente et l'aspect), en dépit des discontinuités de l'occupation du sol (définie le plus souvent sur la base de la végétation) qui pourraient exister dues aux perturbations naturelles et anthropiques (McGarigal et al. 2009). Ceci explique l'utilisation dans le chapitre II, de données extraites d'images satellitaires telles que le modèle numérique de terrain (MNT) et l'indice de la hauteur par rapport au drainage le plus proche (indice HAND) (image SRTM: Mission de Topographie Radar de la Terre) et les valeurs de précipitations (images TRMM : Mission de mesure de la précipitation tropicale). Dans le chapitre 3, les propriétés physico-chimique du sol, déterminées à partir d'échantillons composites ont été utilisées afin de tenir compte de l'hétérogénéité à l'intérieur des taches d'une même classe.

I.7.4. Echantillonnage et Analyse des données

Les analyses statistiques classiques (multivariées et spatiales), en combinaison avec les métriques paysagères, sont de plus en plus appliquées dans l'écologie du paysage quantitative. L'intérêt de ces méthodes est qu'elles se focalisent principalement sur la variation spatiale continue (Fortin et Dale 2005), et représentent donc mieux l'hétérogénéité de la structure spatiale du paysage et permettent ainsi des inférences statistiques, des tests d'hypothèses, des extrapolations spatiales et des caractérisations d'auto-corrélation spatiale (Schröder 2006). Le transfert de l'information à travers les échelles ("*scaling*") se réfère en général à une série de techniques dans les statistiques multivariées (classification et ordination) pour réduire les données et détecter les relations sous-jacentes entre variables.

I.7.4.1. L'échantillonnage

Eu égard à la grande étendue de la zone à étudier, une opération d'échantillonnage a permis par extrapolation d'estimer les caractéristiques de la végétation savanicole du Parc du W en étudiant uniquement une partie représentative de cette végétation, l'échantillon.

La méthode d'échantillonnage aléatoire stratifié, parmi la multitude de méthodes existantes (cf. Gounot 1969), a été appliquée. Elle consiste à une subdivision de la végétation en strates, n'ayant pas nécessairement la même taille, sur la base d'un critère bien défini (ici les classes de régime du feu: précoce, tardif et non feu). Ensuite, dans chaque strate est choisi au hasard un nombre de sites de relevés qui est adapté à la taille de la strate concernée (Daget et Godron 1982). Pour chaque classe, seules les grosses taches (aire d'au moins 25 ha soit 4 pixels contigus) de forme polygonale non linéaire, ont été retenues pour l'emplacement des sites de relevé qui d'ailleurs est bien souvent largement conditionné par le critère d'accessibilité du terrain. Les relevés ont été matérialisés par des parcelles carrées de 30 m de côté, placées le plus au centre des taches échantillonnées afin de réduire au maximum l'effet de lisière; et dispersés autant que possible, pour permettre d'envisager les effets d'auto-corrélations spatiales.

Le choix de l'aire du relevé (0,09 ha) a permis de mieux respecter le critère d'homogénéité (Gounot 1969) surtout dans une zone comme le parc du W où la végétation savanicole se caractérise par une variété de faciès imbriqués de manière complexe (Couteron et Kokou 1992). Quant à l'échantillonnage du sol, il a consisté à prélever, dans les 20 premiers centimètres, trois échantillons de sol à équidistance sur l'une des diagonales de chaque parcelle de relevé afin de constituer un échantillon composite.

I.7.4.2. L'évaluation de la biodiversité: les indices de diversité

La biodiversité englobe par définition toute les formes de vie, non seulement dans leurs aspects taxonomiques mais également dans la complexité de toutes les interactions; et possède à la fois une dimension biologique (du gène à l'écosystème) et spatiale (du local au global) (Alard et al. 1998). Les échelles de perception lui sont indissociables et doivent être prise en compte pour étudier adéquatement la biodiversité (Devineau et al. 2009), d'où la large utilisation de l'approche d'extrapolation dans les études d'estimation de la biodiversité (voir Magurran 2004 pour une synthèse complète). Ainsi, les écologues, en se basant sur l'idée que la distribution de fréquence des espèces est plus informative que la simple richesse spécifique, ont reconnu l'intérêt et la nécessité de résumer l'information relative à la biodiversité par des indicateurs structuraux de diversité (ou indices de diversité) dont les changements sont associés aux changements globaux au sein des communautés (Smith et van Belle 1984, Brose et al. 2003, Buzas et Hayek 2005).

Plusieurs indices ont été élaborés à ce jour (cf. Magurran 2004) et le choix des indices composites comme l'indice de Simpson (1949) ou de Shannon (Shannon et Weaver 1963) par exemple, englobant divers paramètres de la diversité tels que la richesse spécifique et l'abondance relative des espèces, parait plus judicieux (Hurlbert 1971). En outre, l'utilisation à la fois de plusieurs de ces indices qui diffèrent selon leur sensibilité à l'un ou l'autre des paramètres, permet par convergence des résultats issus de ces différents indices structuraux d'extraire le maximum d'information pour conclure sur la valeur des faits biologiques (Magurran 2004). Cependant, leur forte dépendance à l'effort d'échantillonnage (ou taille de l'échantillon), au type de données et à la résolution spatiale ou échelle d'observation (Wittaker

1972, Gotelli et Colwell 2001, Aubert 2003), conduit le plus souvent à une sous-estimation de la biodiversité (Chao et al. 2006). Ces mesures devraient donc être ajustées au biais de l'effort d'échantillonnage par simulation (ou méthode de raréfaction) (Colwell et Coddington 1994). Il s'agit d'une approche d'estimation de la diversité par extrapolation de courbes cumulatives (ou courbe de raréfaction) permettant ainsi une analyse à diverses échelles spatiales et une comparaison de plusieurs communautés de taille différente (cf. Chapitre IV pour les détails). Les estimateurs non-paramétriques du type Chao (Chao 1984) ou Jackknife (Burnham et Overton 1979) par exemple, utilisent les fréquences des espèces observées, sans faire de supposition sur la forme de la loi de distribution des fréquences des espèces, pour en déduire le nombre d'espèces non observées. Ils sont plus robustes et précis que les estimateurs paramétriques pour des échantillons de petite taille (Colwell et Coddington 1994) et dans le cas d'une grande hétérogénéité spatiale (Brose et al. 2003).

Il existe des interrelations entre les études de diversité et les méthodes d'ordination. En effet, l'ordination des données, abordée dans les paragraphes qui suivent, et les mesures de la diversité des espèces visent à capturer les faciès saillants de la composition spécifique d'une communauté (Pélissier et al. 2003). Par ailleurs, certains auteurs tels que Chiarucci et al. (2001), Ricotta et al. (2002) et Aubert et al. (2003), proposent la prise en compte, en plus de la dimension compositionnelle de la biodiversité (indices de diversité et de similarité), de la dimension fonctionnelle relative aux traits biologiques et stratégies d'adaptation des espèces pour mieux évaluer la biodiversité qui est d'ailleurs de nature multidimensionnelle par essence (cf. Chapitre IV).

I.7.4.3. La classification (ou regroupement) des relevés

L'approche de classification consiste à obtenir des groupes rassemblant des espèces (attributs ou variables) ayant de fortes affinités, en organisant par exemple les relevés de végétation (ou types de communautés) dans un certain ordre selon leurs similarités (ou dissimilarités) calculées par des méthodes de distance (sorensen, euclidien, etc..), sur la base de leur composition spécifique (Lance et Williams 1967). Le regroupement des espèces permet ainsi d'obtenir des effectifs suffisants pour acquérir, à travers des groupes, une bonne compréhension écologique des processus impliqués dans la réponse à une perturbation comme le feu (Gourlet-Fleury et al. 2005, Allen 2008).

L'approche la plus directe pour construire une classification permettant la modélisation à large échelle et de là l'aptitude à prévoir la réponse à la perturbation d'un peuplement consiste à regrouper les espèces en se fondant sur leur comportement dynamique (Gitay et al. 1999, Pausas et al. 2004). Ainsi Gitay et Noble (1997) propose une classification de type fonctionnel qui consiste à regrouper les espèces selon leur réponse commune à l'environnement et/ou leurs effets communs sur les processus écosystémiques (cf. chapitre III, Diouf et al. 2012). En effet, les plantes possèdent en général des traits (ou attributs) fonctionnels qui reflètent d'une part leur réponse aux facteurs environnementaux tels que les ressources et les perturbations (les traits réponse), et d'autre part qui déterminent leurs effets sur les fonctions de l'écosystème tels que les cycles biogéochimiques, ou une prédisposition à la perturbation (appelée trait effet)

(Lavorel et al. 1997). Ces traits fonctionnels ou substituts aux variables de dynamique et idéalement une mesure directe de la performance des plantes (i.e. la capacité à persister dans le milieu), sont définis comme des traits morpho-physio-phénologiques qui influencent indirectement l'état ("fitness") de la plante à travers leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie (Violle et al. 2007). L'originalité de l'approche par les groupes fonctionnels est qu'elle peut être appliquée à un ensemble d'espèces où qu'elles se trouvent et sous une gamme, certes bien définie mais large, de conditions environnementales et de perturbations. De même, la composition et la diversité des groupes fonctionnels sont bien plus corrélées aux processus régissant les écosystèmes que la diversité en espèces ne l'est (Lavorel et Garnier 2002). Par exemple, la tentative de classification la mieux aboutie est celle de Raunkiaer (1934) qui regroupe les espèces en types biologiques intégrant les caractéristiques biologiques et les stratégies vitales de l'organisme, montrant ainsi la relation étroite entre le spectre biologique et le climat.

Les diverses méthodes de classification diffèrent entre elles par la procédure (ou direction) de regroupement ("fusion" ou ascendant vs "partitionnement" ou descendant), l'organisation des groupes ("hiérarchique" vs "non hiérarchique") et le nombre de variables de base de l'analyse ("polythetic" vs "monothetic") (voir McCune et Grace 2002 pour une synthèse exhaustive des méthodes de liaison et mesure de distance).

L'approche de classification hiérarchique ascendante, adoptée dans cette thèse, cherche une structure optimum pour un nombre, non défini a priori, de groupes emboités c'est-à-dire composés de sous-groupes et construits de manière ascendante sur la base de plusieurs variables selon leur similarité ou dissimilarité (Lance et Williams 1967). Les méthodes de fractionnement basent chaque étape de fractionnement sur une seule espèce ou variable, sélectionnée après examen de toutes les variables. Certes l'exigence d'un emboitement des groupes impose une contrainte sur la classification qui peut ainsi aboutir à une structure sous-optimale mais conceptuellement la méthode hiérarchique séduit pour une classification multi-échelle (McCune et Grace 2002).

Divers outils statistiques existent pour décrire les différences entre les groupes ainsi identifiés: calcul de moyenne et variance de chacune des variables de chaque groupe; analyse discriminante (Williams 1983) permettant de déterminer les variables qui discriminent le mieux les groupes; analyse des espèces indicatrices permettant d'évaluer la fidélité et la concentration de l'abondance des espèces dans chaque groupe (Dufrêne et Legendre 1997); analyse du recouvrement des groupes sur les ordinations qui renseigne mieux que le dendrogramme sur les relations inter groupes (ter Braak et Smilaeur 2002). Une vérification de la significativité des différences entre les groupes peut reposer sur des tests univarié paramétriques (par exemple l'analyse de variance simple ANOVA) et non paramétriques comme le test de Kruskal-Wallis; et/ou des tests multivariés paramétrique comme l'analyse de variance multivariée MANOVA, et non paramétriques tels que le "*Multiresponse Permutation Procédure*" (MRPP) qui donne la probabilité de l'hypothèse que les différences entre groupes ne soient pas plus étroites qu'attendues pour des groupes, issus du même jeu de données et choisis au hasard (Mielke et al. 1976).

L'approche de classification, bien que permettant un regroupement des données en plusieurs groupes maniables, n'est pas une solution explicitement dimensionnelle; autrement dit, elle manque de dimensionnalité inhérente (McCune et Grace 2002). Ceci est un avantage surtout pour le cas de données très hétérogènes où plus de deux dimensions sont fortes; d'où l'intérêt de l'utilisation des techniques d'ordination pour explorer les relations entre les groupes (Leps et Smilaeur 2003).

I.7.4.4. L'ordination des relevés ou Analyse de gradients

A l'image des méthodes de classification ("*cluster analysis*"), les méthodes d'ordination sont des exemples d'agrégation qui se servent de la redondance de l'information dans les systèmes complexes, pour réaliser des descriptions simples et améliorer la compréhension (McCune et Grace 2002). Elles constituent une approche de recherche et de description de patrons en tenant compte des changements continuels du milieu qui induisent des changements progressifs de composition (Schröder 2006). Elles peuvent ainsi être utile pour relier les patrons et les processus le long des échelles (formulation et test d'hypothèses) par identification de facteurs majeurs de variation (analyse de gradient). On distingue deux groupes principaux de méthodes d'analyse de gradient: analyse de gradient directe et indirecte, respectivement ordination environnementale et sociologique au sens de Beals (1973).

Les méthodes d'analyse de gradient directe ou ordinations contraintes (par exemple CCA: Analyse canonique des Correspondances, ter Braak 1986; RDA: Analyse de Redondance, ter Braak 1994) contraignent les objets, le plus souvent les relevés, à s'ordonner le long des axes par régression multiple sur les variables environnementales (ou explicatives) mesurées dans ces même relevés (ter Braak et Smilaeur 2002). Elles permettent ainsi d'expliquer ou prédire la distribution des abondances des espèces à partir des données environnementales; en d'autres termes, de voir comment les différentes espèces sont distribuées le long de gradients environnementaux spécifiques considérés (McCune et Grace 2002).

Par contre, les méthodes d'analyse de gradient indirecte (par exemple, PCA: Analyse en Composantes Principales, Goodall 1954; DCA: Analyse des Correspondances Détendancées: Hill et Gauch 1980) positionnent les relevés en fonction de la co-variation et l'association entre les espèces (Leps et Smilaeur 2003). Le choix de l'utilisation d'une ou plusieurs méthodes dans l'un ou l'autre groupe dépend certes des objectifs de l'étude mais surtout de l'hypothèse sur la nature des relations entre les variables à étudier (linéaire ou unimodale : Legendre et Legendre 1998).

Dans ce travail, des méthodes basées sur les modèles linéaires de réponses des espèces ont été appliqués pour l'ordination des paramètres dendrométriques des individus ligneux (densité, taille, diamètre,…) qui sont généralement corrélés les uns aux autres, dans le chapitre 3 (RDA) et dans le chapitre V (PCA); tandis que dans les chapitres III et IV, ce sont des méthodes basées sur les modèles unimodaux de réponses des espèces à l'environnement, respectivement CCA et DCA, qui ont été utilisées pour l'analyse de la composition floristique des communautés ligneuses.

Pour séparer les effets de multiples variables (ou gradients) explicatives, surtout si elles sont corrélées (ter Braak 2002, Leps et Smilaeur 2003), la méthode de partitionnement de la variance totale expliquée de la distribution des espèces (ou attributs) d'une communauté à été appliquée (cf. chapitre III, Diouf et al. 2012). Elle consiste à considérer dans l'ordination des données une ou plusieurs variables explicatives comme co-variables (cf. chapitre III) et dont les effets ne seront pas interprétés mais interviendront dans l'interprétation des effets des autres variables explicatives au niveau de la distribution des attributs (Borcard et al. 1992, Okland et Eilertsen 1994). Toutefois, les effets d'une variable explicative peuvent être influencés par une autre variable explicative eu égard aux interrelations complexes (interactions et rétroactions) qui caractérisent les composantes d'un système écologique. Ceci conduit à une étude des relations de causalité plausibles entre les différentes variables à travers une approche de modélisation par équations structurelles (SEM: "*Structural Equation Modelling*", cf. Grace 2006 pour une description détaillée).

I.7.4.5. La Modélisation par équations structurelles

Une équation univariée, par exemple $y=f(x)$ qui représente l'effet d'une variable x sur une variable y, peut être qualifiée de structurelle s'il existe, à partir des données disponibles, suffisamment d'évidence pour étayer l'interprétation que x a un effet causal sur y, à l'image d'une régression simple ou une analyse de variance (Bollen 1989). Ainsi, selon Grace (2006), la modélisation par équations structurelles peut être définie dans son sens le plus basique comme l'utilisation de deux ou plusieurs équations structurelles pour modéliser des relations multivariées c'est-à-dire des réponses et influences simultanées. Un modèle d'équations structurelles complet se compose traditionnellement de deux composants : un modèle de mesure (ou externe) qui indique les liens présumés entre les variables spécifiques mesurées (observées, indicatrices ou manifestes) et les variables conceptuelles (non observées ou latentes); et un modèle structural (ou interne) qui désigne l'ensemble présumé de dépendances entre les variables latentes déduites des variables observées à travers un modèle mathématique (McCune et Grace 2002).

L'approche SEM, élaborée par une fusion des techniques statistiques de l'analyse factorielle et de la régression multiple, consiste à estimer de manière simultanée des modèles relationnels théoriques c'est-à-dire des hypothèses complexes impliquant plusieurs relations causales plausibles entre les variables (McCune et Grace 2002). La procédure habituelle d'estimation repose sur l'analyse de la structure (les relations) de covariance (ou de corrélation) entre les variables, mise en application dans des logiciels couramment utilisés dans les traitements de données issues des études empiriques (par exemple : LISREL, Jöreskog et Sörbom 1996; AMOS, Arbuckle et Wothke 1999; SEPATH, Steiger 1995;...). La SEM permet en général d'évaluer statistiquement l'adéquation entre des modèles de causalités multivariées présumées et les données (cf. chapitre III, Diouf et al. 2012). Ceci veut dire qu'elle teste la validité et la fiabilité des variables latentes élaborées à partir de la combinaison de plusieurs types de mesure (mesures multivariées). En outre, elle teste de manière simultanée l'existence de relations causales entre plusieurs variables latentes explicatives (indépendantes ou exogènes) et plusieurs variables latentes expliquées (dépendantes ou endogènes); et évalue la force des

effets de causalité d'une variable explicative sur une variable expliquée, d'ordre direct et indirects à travers les liaisons impliquant d'autres variables (McCune et Grace 2002).

I.7.4.6. Modélisation de la relation allométrique Hauteur/Diamètre

Afin de mieux apprécier l'influence des régimes du feu sur la dynamique des écosystèmes de savanes du parc W, une approche de modélisation qui consiste à simuler la dynamique des peuplements ligneux à travers des techniques de régression, sur la base de la structure de la végétation, a été adoptée (cf. chapitre V). En effet, la structure d'une végétation ou arrangement spatial de ses composantes, au sens de Barkman (1979), reflète l'histoire récente de l'écosystème et détermine son évolution à court, moyen, voire long terme (Pelissier 1995). Car, grâce à son influence sur les relations plante-sol-environnement (Zehm et al. 2003), elle renseigne sur la pertinence des habitats pour le maintien de la biodiversité, la productivité des écosystèmes et les processus de succession (Adler et al. 2001, Boucher et al. 2003, Jones et al. 2004). En outre, les caractéristiques structurales, dendrométriques surtout, constituent d'excellents indicateurs de l'impact des perturbations (Kennard et al. 2002, Sinsin et al. 2004).

La modélisation de la croissance des ligneux et de dynamique des peuplements consiste à une extrapolation de la caractérisation de la croissance à toute la durée de vie des individus et à large échelle spatiale, à l'opposé du suivi habituel de la croissance des ligneux qui ne tient pas compte de la variété de types de végétation dans un biome donné, par exemple la savane tropicale car effectué sur de courtes périodes à l'échelle de la vie des individus et sur un nombre de sites de référence limité (Condit et al. 1993). Elle repose sur l'analyse des relations allométriques qui lient deux ou plusieurs dimensions d'un ligneux. Dans le cadre de cette thèse (cf. chapitre V), il s'agit du diamètre quadratique du tronc et de la hauteur totale du ligneux. La raison est que l'allométrie hauteur-diamètre (H/D) est reconnue comme l'un des composants importants dans l'estimation de la productivité, la description de la structure, et l'évaluation des dommages (Parresol 1992), et est largement utilisée dans plusieurs modèles de croissance (O'Brien et al. 1995, Chave et al. 2005, King 2005). De manière générale, les relations allométriques constituent une propriété fondamentale des organismes vivants influençant fortement leur croissance et leur métabolisme (King 2005). Elles permettent de suivre d'un point de vue dynamique la morphologie des espèces, telle qu'elle évolue au cours de l'ontogénie, mettant ainsi en évidence les différentes trajectoires permettant de passer du stade de plantule au stade adulte (Oldeman 1974, Cusset 1980, King 1990). Elle permet également d'aborder, indirectement à travers l'interprétation de leur réponse morphologique à une perturbation comme le feu, la notion d'allocation différentielle de la biomasse produite pour la croissance (Madeleine-Antin 2009).

L'approche de modélisation H/D appliquée dans ce travail, est basée sur la supposition que les conditions du milieu et les pratiques sylvicoles précédentes (par exemple la pratique du feu) influence la relation entre la hauteur totale et le diamètre (Nanos et al. 2004). Il est à noter qu'il s'agit dans le cadre de cette étude, de l'allométrie H/D moyenne à l'échelle du peuplement considéré, c'est-à-dire toutes espèces confondues. En effet, la relation H/D étant hautement dépendante de l'individu ligneux et des conditions environnementales (Dorado et al. 2005) et

non constante au cours du temps pour un endroit donné (Curtis 1967), Huang et al. (2000) suggèrent que la zone d'étude soit classifier en zones écologiquement homogènes (ou groupes écologiques); d'où l'intérêt de l'approche d'agrégation (groupes fonctionnels) abordée précédemment. En effet, la comparaison des allométries pour différents peuplements ou espèces doit permettre une mise en évidence des différences d'allocation préférentielle entre la croissance verticale et horizontale. Car les différences d'allométrie au sein d'une végétation donnée sont souvent considérées comme des stratégies déterminantes des espèces pour l'exploitation des ressources limitantes et les dynamiques de succession (Pélissier 1995, Madeleine-Antin 2009). Par exemple, il est bien connu que la disponibilité en eau et en nutriments ainsi que les conditions climatiques (par exemple la température et l'humidité de l'air) et les facteurs de perturbations comme le feu et l'herbivorie, affectent la taille maximum potentielle des espèces ligneuses, de même que la taille et la forme de leur houppier (Scholes et Walker 1993, Higgins et al. 2000, van Langevelde et al. 2003).

La majorité voire la quasi-totalité des modèles de croissance basés sur les relations allométriques ont été construits à partir de données de forêt tropicale et/ou tempérée. L'approche proposée par Pélissier (1995) dans ses travaux de caractérisation de la forêt tropicale d'Uppangala en Inde, a été adoptée dans ce travail. Elle consiste à ajuster les courbes d'allométrie construites à partir des mesures de hauteur totale et de diamètre, à deux modèles de croissance: (1) le modèle de régression linéaire ou droite d'Oldeman (1974) mettant en évidence une relation entre le rapport H/D et le stade de développement architectural de l'arbre et permettant ainsi de distinguer les arbres d'avenir (privilégiant la croissance en hauteur par rapport à la croissance en diamètre) des arbres du présent (privilégiant la croissance en diamètre par rapport à la croissance en hauteur) et du passé (individus sénescents ou ayant subis des traumatismes majeurs); et (2) le modèle de régression exponentielle de Cusset (1980) linéarisé par transformation logarithmique qui ne permet certes pas de discriminer les arbres d'avenir des arbres du présent, mais composé de quatre phases de développement relatives à la croissance et la concurrence vitale des arbres dans une forêt naturelle en équilibre sans perturbation majeure (voir Pélissier 1995 pour les détails). Le modèle de Cusset (1980) se base sur l'hypothèse de l'existence d'un point de libération (une des phases de développement) dans la trajectoire de croissance des arbres, qui correspond à la transition entre une phase de développement en concurrence pendant laquelle le diamètre croît peu par rapport à la hauteur et une phase de libre développement après le passage des arbres au-dessus d'une strate qu'ils vont surcimer, échappant ainsi à une trop forte concurrence interindividuelle (Madeleine-Antin 2009).

L'autre méthode d'évaluation des effets du feu sur les peuplements ligneux (cf. Chapitre V) consiste à décrire la structure démographique des peuplements ligneux à travers une analyse des histogrammes de distribution des fréquences relatives calculées par classe de diamètre et par classe de hauteur. Cependant, une interprétation démographique de la structure d'un peuplement visant à évaluer l'influence des perturbations sur les peuplements ligneux (Cunningham, 2001) nécessite un bon ajustement de la structure observée à une distribution théorique (Pélissier, 1995). Ainsi, le choix de la distribution théorique de probabilité continue de Weibull (1951) se justifie par sa souplesse qui permet de bien caractériser la variabilité des

formes de la structure observée et de rendre possible les comparaisons entre structures (Glèlè Kakaï et Sinsin 2009).

I.7.4.7. Analyse spatiale de l'organisation des ligneux

Les différentes méthodes d'analyse de la structure spatiale sont usuellement classées en fonction des données nécessaire à leur mise en œuvre (Fortin et Dale 2005). Pour les méthodes dont l'analyse est basée sur l'individu (Goreaud 2000), on distingue les méthodes "basées sur les Quadrats" (Chessel 1978) pour lesquelles les données sont des nombres d'individus dans des quadrats de positions et de tailles variables; et les méthodes "basées sur les distances" pour lesquelles les données sont des distances entre individus, ou encore des positions (Rippley 1977, Diggle 1983). Dans cette dernière classe de méthodes on a : la méthode de Clark et Evans (Curtet 1993) qui ne nécessite que la connaissance des plus proches voisins de chaque individu dans de petites placettes d'échantillonnage ; la méthode de Ripley (1977) qui nécessite une cartographie exhaustive du domaine d'étude de grande taille, c'est-à-dire de connaître la position de tous les individus au sein du domaine d'étude (cf. Chapitre VI): ce qui donne un semis de points assimilable à un processus ponctuel ; et l'analyse spectrale (Couteron 1998, Barbier 2006) qui nécessite soit une cartographie du domaine étudié comme précédemment, soit des données de type "pixel" telles les photos aériennes ou les images satellite. Elle est plus puissante pour détecter les propriétés périodiques des structures à grandes distances et les anisotropies (Goreaud 2000).

La méthode de Ripley permet de mieux caractériser la structure spatiale d'un semis simultanément à plusieurs distances (Cressie 1993), et de refléter les échelles spatiales des interactions biologiques (compétition et facilitation) entre les différentes espèces végétales (Picard et Bar-Hen 2002). Elle consiste à décrire la répartition spatiale des individus ligneux dans la placette de relevé par analyse de voisinage de second ordre à l'aide de la fonction $L(r)$ de Besag (1977), forme linéarisée de la statistique $K(r)$ de Ripley (cf. Goreaud 2000 pour la formule de la fonction). En d'autres termes, il s'agit d'un dénombrement des voisins j présents à une distance inférieure ou égale à r d'un individu i, que l'on compare à ce que l'on obtiendrait pour une distribution aléatoire des individus dans l'espace. Comme alternatives d'une distribution aléatoire, on considère les distributions agrégative et régulière, pour lesquelles le nombre moyen de voisins est respectivement supérieur et inférieur à celui qu'on attendrait pour une distribution aléatoire (Pélissier 1995, Goreaud 2000). L'analyse intertype de Diggle (1983), qui est une méthode dérivée de celle de Ripley (cf. Goreaud 2000) et complémentaire à la méthode précédente, a été appliquée afin d'analyser les interactions entre plusieurs catégories d'individus (ici, l'espèce des individus) en dénombrant les voisins de l'espèce 2 présents à une distance inférieure ou égale à r d'un individu de l'espèce 1, puis les voisins de l'espèce 1 présents à une distance inférieure ou égale à r d'un individu de l'espèce 2. Une valeur positive indique un effet répulsif des espèces et une valeur négatif un effet attractif (Pélissier 1995).

L'idée générale qui sous-tend les analyses de la répartition spatiale, considère que si l'hypothèse d'une distribution aléatoire de points (ici, représentations des individus ligneux)

dans l'espace (réduit ici à la parcelle de relevé) doit être rejetée, c'est qu'il existe des phénomènes particuliers qui lui font subir certaines modifications (Cormack 1979). Ainsi l'existence dans le PNWN d'un type de végétation, en l'occurrence la brousse tachetée caractérisée par une organisation spatiale périodique des ligneux (cf. Couteron 1998, Barbier 2006), qui n'est pas ou rarement affecté par le phénomène du feu, a conduit à l'utilisation des statistiques spatiales afin de mieux appréhender les mécanismes mis en œuvre par les ligneux pour éviter le feu (cf. Chapitre VI; Diouf et al. 2010).

En fait, l'hétérogénéité spatiale du couvert végétal est la résultante de plusieurs processus écologiques (abiotiques et biotiques) complexes et interactifs opérant à plusieurs échelles (Levin 1992, Couteron 1998, Picard et Bar-Hen 2002, Schenk et al. 2003, Barbier 2006). Ces interactions peuvent être synergiques ou antagonistes et refléter une variation aléatoire ou des rétroactions ("*feedbacks*") positives (Scholes et Archer, 1997). Ainsi, l'analyse de la structure spatiale couramment utilisée en écologie végétale et qui détermine un environnement local autour de chaque individu (Goreaud 2000), apparaît donc comme un outil efficace de caractérisation aussi bien de la structure des différents peuplements que des interactions spatiales entre peuplements. Elle peut également être utilisée pour déduire certaines informations sur les processus biologiques étroitement liés à la structure spatiale d'un écosystème, en considérant explicitement l'évolution de chaque individu et de prendre en compte les sources variées de la compétition locale (Goreaud 2000).

Chapitre II. Caracterisation de l'activité du feu par cartographie des empreintes du feu d'aménagement à l'aide de l'imagerie satellitaire MODIS à moyenne résolution dans le parc régional du W au Niger

II.1.INTRODUCTION

Le feu est reconnu comme l'un des principaux processus écologiques de perturbation affectant particulièrement la composition et la structure des formations végétales, en particulier savanicoles (Holdo et al. 2006, Krawchuk et al. 2009). Il influence directement la coexistence des diverses formes biologiques ou niveaux de biodiversité (House et al. 2003), contrôle la croissance et la régénération des espèces végétales (Higgins et al. 2000) ainsi que leur distribution spatiale (Jeltschet al. 1996, Wiegandet al. 2006). Ces impacts sur la végétation sont fortement corrélés aux caractéristiques du feu (type, fréquence, intensité, saisonnalité) (Bond et van Wilgen 1996) qui se réfèrent collectivement, selon Roy et al. (2005) au régime du feu. Southey et al. (2009) suggèrent que la fréquence et la variabilité temporelle de l'occurrence des feux constituent l'une des composantes majeures du régime, responsable de la diversité des communautés végétales et déterminant le niveau de risque d'extinction ou d'envahissement d'une espèce. Un changement de régime peut donc induire des modifications biologiques significatives au niveau d'un écosystème (Devineau et al. 2010) ; d'où l'importance du contrôle de l'activité du feu (distribution spatio-temporelle) pour mieux comprendre les conditions et tendances écologiques au niveau des écosystèmes de savane soumis au feu.

Dans les aires protégées de l'Afrique sub-saharienne, le problème majeur de la gestion des formations végétales par le feu est la méconnaissance des variations spatio-temporelles dans le régime du feu (Dolidon 2007). Ces variations spatio-temporelles, intimement liés aussi bien aux conditions environnementales et l'état de la végétation (Mbow 2003, Archibald et al. 2008, Diouf et al. 2012) qu'à la nature extensive à grande échelle spatiale des feux (Laris 2005), ont favorisé au cours de ces dernières décennies le développement de plusieurs techniques spectrales employant l'imagerie satellitaire pour mieux caractériser la distribution des feux (Roy et al. 2005). Ainsi, diverses données satellites ont été utilisées récemment selon deux approches fondamentalement différentes : (1) la détection des feux actifs afin de déterminer la saisonnalité des feux et leurs changements interannuels (Eva et Lambin 1998, Barbosa et al. 1998, Dwyer et al. 2000, Boschetti et Roy 2008), et classifier les différents régimes de feu (Grégoire et al. 2003a, 2003b ; Pereira 2003) ; (2) la réflectance post-brûlis du sol afin d'estimer les surfaces affectées par le feu à l'échelle régionale et globale (Tansey et al. 2004, Silva et al. 2005, Giglio et al. 2009). Toutes ces méthodes s'appuient sur l'analyse des signatures spectrales des objets, signatures liées à la nature des objets observés et aux caractéristiques des capteurs satellitaires utilisés.

La portion nigérienne du Parc régional transfrontalier du W, objet de la présente étude, a la particularité d'appartenir à une zone de transition climatique (soudano-sahélienne: Aubreville

1949). Elle est soumise à une forte pression anthropique à sa périphérie (Grégoire et Simonetti 2007), et les conditions environnementales (contraintes climatique et édaphique) constitueraient le principal facteur limitant au développement de la végétation (Sankaran et al. 2005). Chaque année une mise à feu systématique est effectuée par les gestionnaires du Parc dans le cadre d'une politique écotouristique et de conservation de la biodiversité (Dulieu 2004). Ainsi, pourcaractériser l'activité du feu d'aménagement au sein du Parc W sur une période de sept années (2002 à 2009), nous adoptons dans cette étude une approche de cartographie des empreintes du feu à partir d'images MODIS (*Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer*) à très haute résolution temporelle (journalière) et moyenne résolution spatiale (250 m). Sur base d'hypothèses qui stipulent que (1) l'activité du feu dans le parc est conforme à la politique de gestion recommandant une mise à feu en période précoce de saison sèche uniquement, et que (2) les conditions écologiques du milieu influencent la distribution spatio-temporelle des feux via la structure, la composition et l'état physiologique de la végétation ; nous essayons de répondre aux questions suivantes : (1) les données MODIS de moyenne résolution spatiale sont-elles fiables pour une cartographie de l'activité du feu en zone semi-aride ? (2) l'activité du feu est-elle homogène dans l'espace (proportion de surfaces brûlées) et dans le temps (fréquence du feu) ? (3) la mise à feu annuelle par les gestionnaires du parc est elle cohérente avec la politique de gestion ? (4) la saisonnalité du feu a-t-elle une influence sur la configuration spatiale de l'activité du feu ? (5) La variabilité spatio-temporelle de la distribution du feu peut-elle être liée aux conditions écologiques du milieu étudié ?

La présente étude vise à fournir une méthodologie et des informations nécessaires à la gestion du feu dans le cadre de l'aménagement et de la conservation des écosystèmes tropicaux semi arides.

II.2.MATERIELS ET METHODES

II.2.1. Zone d'étude

Cette étude a été menée dans la portion nord du Parc Régional du W, aire protégée transfrontalière entre le Bénin, le Burkina Faso et le Niger, située au Sud-ouest de la république du Niger (Figure II.15). Cette portion, située entre 11,90° et 12,58° de latitude Nord et 2,06° et 2,80° de longitude Est, couvre une superficie d'environ 2 200 km² dans un espace bioclimatique tropical de type soudano-sahélien (Aubreville 1949). Le climat, caractérisé par des moyennes annuelles de température d'environ 30°C et de précipitation variant de 650 à 850 mm selon un gradient latitudinal Nord-Sud (Mahamane 2005), est marqué par deux saisons très contrastées. L'irrégularité dans la distribution spatio-temporelle des précipitations annuelles (juin à septembre) constitue l'un des facteurs limitant de la productivité des formations végétales. De même, une diminution progressive de l'humidité relative et un rehaussement exponentiel de l'évapotranspiration potentielle au cours de la longue saison sèche (octobre à mai) influence le degré d'assèchement des végétaux (Mahamane 2005). Quand au réseau hydrographique, il est composé de l'unique cours d'eau permanent (le Fleuve Niger) et ses deux affluents semi-permanents (la Tapoa et la Mékrou) correspondant respectivement aux limites naturelles Nord et Sud du Parc National du W au

Niger (Figure II.15). En plus d'un réseau de cours d'eau temporaires assez dense, le parc compte également plusieurs mares naturelles plus ou moins permanentes (Dulieu 2004).

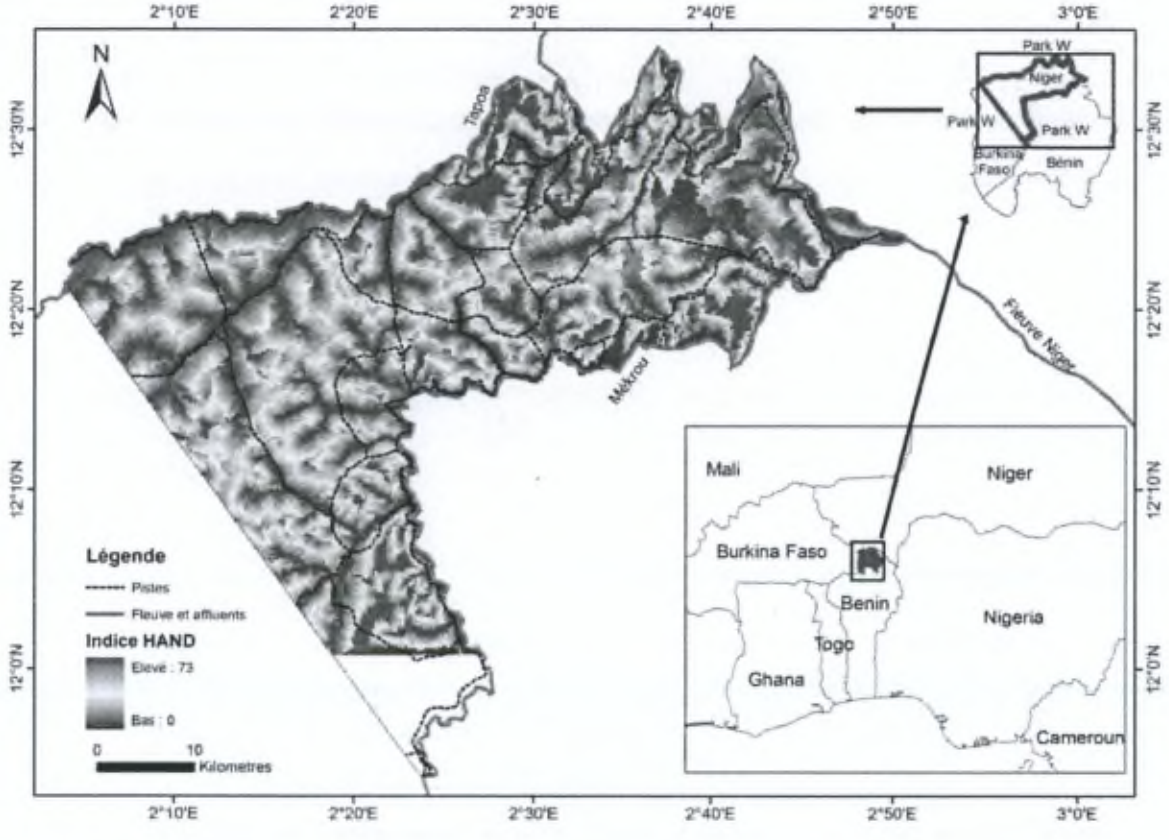

Figure II.15. Potentiel hydrique ou indice d'humidité topographique HAND (=Hauteur relative au dessus du drainage le plus proche) et réseau de pistes dans le parc national du W du Niger (composante Nord du Parc Régional du W) (couche vectorielle: © ECOPAS). En médaillon:situation géographique du Parc Régional transfrontalier du W en Afrique de l'Ouest (© ESRI) et de ses trois composantes (© ECOPAS).

La zone d'étude représente un paysage de savane, au sens de Scholes et Archer (1997), c'est à dire une matrice savanicole ponctuée de tâches de forêt sèche et de forêt-galerie en lisière des cours d'eau. Plusieurs faciès de savanes dont la physionomie est relativement liée aux quatre principales unités géomorphologiques, malgré un relief relativement plat (170 à 310 m d'altitude), y sont représentés; et ont la caractéristique d'associer étroitement et de façon plutôt régulière des éléments ligneux et herbacés (Couteron et Kokou 1992). Ainsi l'unité géomorphologique, plateau cuirassé à sols ferrugineux peu lessivés et peu profonds, supporte une végétation de type savane arbustive plus ou moins dense à structure spatiale particulière (brousse tachetée : Barbier et al. 2006) dominée par l'association à *Conbretum micranthum* et *Guiera senegalensis*, et une strate herbeuse discontinue à dominance de graminées annuelles telles que *Ctenium elegans, Pennisetum pedicellatum* et *Microchloa indica*. Au niveau des plaines à sols grossiers assez profonds, il s'agit de la savane arbustive à arborée avec une

strate ligneuse dominée par *Combretum glutinosum* et *Combretum collinum* et une strate herbacée continue à dominance de graminées pérennes (*Andropogon gayanus*). La savane arborée à boisée se rencontre au niveau des dépressions (bas fonds et talwegs) à sols profonds de dépôt alluvio-collivial à hydromorphie temporaire, et présente une strate ligneuse dominée par *Vitellaria paradoxa, Stereospermum kunthianum, Piliostigma thonningii* et *Terminalia avicennioides*, et une strate herbacée continue dominée par *Andropogon gayanus*. La physionomie des formations végétales de l'unité géomorphologique versant (ou glacis) diffère en fonction de la pente, avec un gradient d'augmentation du couvert végétal (Couteron et Kokou 1992). Ainsi le haut-versant à sols peu profonds et caractérisé par la présence de blocs de grès ou cuirasse et une strate herbacée discontinue à dominance de graminées annuelles, abrite une savane arborée à *Burkea africana* et *Detarium microcarpum*. La savane arbustive des mi-versants cuirassés à sols lithiques, généralement sablo-gravillonnaire, est dominée par *Combretum nigricans, Dichrostachys cinerea, Guiera senegalensis* et *Acacia macrostachya,* et une association de graminées annuelles et pérennes. Au niveau du bas-versant, les faciès de végétation sont variables (savane arbustive à arborée) en fonction des types de raccordement avec le réseau de drainage (Couteron et Kokou 1992). Les espèces caractéristiques de ce milieu sont *Anogeissus leiocarpus, Sclerocarya birrea, Prosopis africana, Parkia biglobosa* et *Combretum aculeatum*. Il est toutefois important de noter une imbrication constante des unités végétales typiquement soudaniennes et soudano-sahéliennes dont l'une des conséquences est la richesse floristique et faunistique de l'ensemble, d'où l'importance de l'existence d'une telle aire protégée dans un cadre régional de conservation (Couteron et Kokou 1992).

Outre le programme de surveillance contre le braconnage, les activités d'élevage extensif transhumant et l'empiètement agricole, la gestion de Parc W compte parmi ses enjeux thématiques, celui du suivi écologique basé sur l'utilisation du feu comme outil majeur de conservation des écosystèmes naturels (Dulieu 2004, Ecopas 2005). Les gestionnaires du parc ont ainsi adopté la politique du feu précoce, c'est-à-dire la mise à feu du parc en début de saison sèche, afin de lutter contre les feux de fin de saison plus dévastateurs, de permettre une bonne repousse des graminées pérennes et certains ligneux et un meilleur tourisme de vision. Le plan de brûlis prévoit une prise en compte de la position topographique qui influence à la fois le type de végétation et la vitesse d'assèchement de la strate herbacée (Lungren 2003). Ainsi l'activité du feu devrait démarrer des zones de haute altitude (plateaux) où les herbacées s'assèchent plus vite vers les zones de basse altitude au cours de la saison de feu, correspondant à la saison sèche (Grégoire et Simonetti, 2007) (Tableau I.1).

II.2.2. Les données MODIS

Le capteur passif MODIS des plateformes satellitaires Terra et Aqua de la NASA (US *National Aeronautics and Space Administration :* http://aqua.nasa.gov/ *et* http://terra.nasa.gov/), est conçu pour acquérir des données de réflectance optique multi spectrale avec une haute répétitivité temporelle. Ces données sont très largement utilisées en écologie de par leur facilité d'accès, leur gratuité et leur utilité pour le suivi d'un grand nombre de variables dynamiques tel que l'état phénologique du couvert végétal, le passage de feux, la variation spatiale de la biomasse épigée, etc.) (Roy et al. 2005, Vermote et al. 2008).

Une large gamme de produits dérivés est disponible à différentes résolutions spatiales et temporelles (Annexe 2). En particulier, pour le suivi des feux actifs et des cicatrices, il existe respectivement le produit journalier MOD/MYD14A2 (MODIS *Fire and Thermal Anomalies* : Giglio 2010) de 1 km de résolution spatiale (ftp://e4ft101u.ecs.nasa.gov/), et le produit mensuel MCD45A (MODIS *Burned Area*: Roy et al. 2008) de 500 m de résolution spatiale. Cependant, pour une approche assez locale comme celle qui nous intéresse ici, nous avons souhaité bénéficier de la résolution la plus fine possible (250 m). C'est pourquoi nous avons fait le choix de repartir des données de réflectance pour la cartographie des surfaces brûlées au niveau du Parc W. Ainsi, le produit MYD09GQK (données de réflectance du sol) issu du capteur MODIS-Aqua qui passe au dessus de notre zone d'intérêt aux environs de 13 h et 01 h TU chaque jour, a été choisi pour raison de meilleures conditions d'éclairement.

Le Parc du W est couvert par la grille h18v07 du système sinusoïdal de référencement (quadrillage) des images MODIS. Les images sont géométriquement corrigées (niveau L2B) et fournissent une estimation de la réflectance spectrale équivalente à celle mesurée au niveau du sol en l'absence d'absorption ou de dispersion atmosphérique (ou BOA reflectance: *Bottom Of Atmosphere reflectance*), suite à une procédure sophistiquée de correction atmosphérique prenant en compte les effets des gaz, des aérosols et des nuages (Vermote et al. 2008 pour plus de détails). Avec une résolution spatiale de 250 m et une couverture au sol d'environ 1100 km x 1100 km par grille au niveau de l'équateur), elles contiennent chacune deux bandes spectrales : la bande 1 ou Rouge (R : 0.62 – 0.67 µm), et la bande 2 ou Proche Infrarouge (PIR : 0.84 – 0.88 µm) (Roy et al. 2005).

La réflectance observée pour chaque pixel varie en fonction des angles du soleil et du capteur (BRDF: *Bidirectional Reflectance Distribution Function*). Dès lors, deux stratégies peuvent être employées pour obtenir une classification cohérente des classes thématiques sur base des valeurs spectrales : (i) agréger un certain nombre de valeurs spectrales dans le temps pour chaque pixel, pour définir une fonction bidirectionnelle de réflectance spécifique à chaque pixel pour une période donnée, afin d'évaluer une réflectance équivalente à des conditions standard (visée au nadir), ou (ii) classer chaque image individuellement. Un certain nombre de produits élaborés selon la première stratégie existent (MODIS *Burned Area* par exemple), qui présentent en outre l'intérêt de fournir des couvertures sans nuages, et de pouvoir automatiser le processus de classification des taches de feux. Cependant, devant la présence de certaines anomalies dans ces produits, et souhaitant obtenir la meilleure carte de feux possible, nous avons ici opté pour la seconde stratégie, tout en reconnaissant qu'elle serait difficilement applicable de manière routinière. Nous avons donc évalué visuellement la qualité de toutes les images diurnes de la saison du feu (6 mois) disponibles sur sept ans (soit 1260 images), et conservé celles qui présentaient les couvertures nuageuses les plus faibles et les angles de vue les plus verticaux (Langner et Siegert 2007).

Deux images sur la trentaine disponible par mois ont ainsi été retenues : l'une en milieu de mois et l'autre en fin de mois avec un intervalle de 10 à 15 jours afin de réduire le biais relatif aux changements spectraux temporels des traces de feu (Trigg et Flasse 2000, Eva et al. 2004, Grégoire et Simonetti 2007). Ainsi, 12 images par saison de feu (6 mois par an) soit 84 images

au total pour la période d'étude (Octobre 2002 à Mars 2009), ont été sélectionnées et téléchargées en format HDF (*Hierarchical Data Format*) à partir du centre d'archives LPDAAC (*Land ProcessesDistributed Active Archive Center :* https://lpdaac.usgs.gov/).

II.2.3. Extraction des surfaces brûlées

La première étape du traitement des données a consisté en une reprojection des bandes spectrales sélectionnées dans le ystème WGS84 (*World Geodetic System* 1984) - UTM zone 31N correspondant à la zone d'étude, avec l'outil de conversion MCTK *(MODIS Conversion Toolkit* : http://www.ittvis.com/Downloads/Toolkits.aspx, consulté en Janvier 2009). En outre, pour assurer une uniformité dans l'analyse, toutes les bandes ont été rééchelonnées à la taille du pixel de 250 m en utilisant la méthode du plus proche voisin afin de préserver les valeurs originales de réflectance des pixels (Miettinen 2007).

Une composition RVB (Rouge-Vert-Bleu) en fausses couleurs a ensuite, été réalisée à partir des deux bandes (1 pour R et 2 pour PIR) d'une date donnée, dans l'ordre 2-2-1, suivie d'un rehaussement linéaire à 2% du contraste pour améliorer la qualité visuelle de l'image (Schowengerdt 2007). Ainsi, les surfaces affectées par le feu, objet de la présente étude se distinguent nettement des surfaces non brûlées de par leur couleur noire caractéristique, relative à la réflectance très faible à nulle des cendres dans le PIR (Grégoire et al. 2003b, Miettinen 2007) ; ainsi qu'à la forme et la cohérence de l'extension spatiale de leurs tâches (Laris 2005, Chuvieco et al. 2008). Quand aux surfaces non brûlées, principalement la végétation à forte réflectance dans le PIR, elles apparaissent dans un gradient de rouge.

Une procédure de classification supervisée a été appliquée sur chaque image pour extraire les surfaces affectées par le feu (SAF) et les surfaces non affectées par le feu (SNAF) (Rogan et Chen 2004, Verlinden et Laamanen 2006). Il s'agit d'un processus d'extraction de l'information à travers une analyse des signatures spectrales de l'image et un assignement des thèmes à chacun des pixels sur la base de signatures semblables (Navalgund et al. 2007). Pour ce faire, nous avons adopté l'approche des polygones (Chen et Stow 2002) qui consiste à définir des zones d'entrainement (ou classes spectrales) en forme de polygones, aussi larges que possible (nombre de pixels par polygone > 3000) sur des surfaces homogènes représentatives des deux classes sur l'image et choisies en fonction des feux actifs détectés, avec une précision globale moyenne par validation croisée, de 98.26 ± 0.86% (Indice de concordance Kappa = 97,31%). Les classes spectrales ainsi définies sont utilisées par l'algorithme du maximum de vraisemblance pour reconnaître sur la totalité de l'image des zones aux propriétés spectrales similaires (Franklin et al. 2003). Pour qu'un pixel MODIS soit classifié comme brulé, il faut au minimum que 40 à 50% de sa superficie soit brulée (Roy et al. 2008) ; ce qui donne une unité cartographique d'environ 3 ha.

II.2.4. Validation de la classification

Pour la validation de la classification des images MODIS, deux scènes du capteur Landsat ETM+ (*EnhancedThematic Mapper Plus*) du 02-02-2002 (path192 row 051 et path192 row052) géométriquement corrigées (L1G) et géoréférencées (UTM/WGS84/Zone 31 Nord),

extraites des archives Landsat de l'USGS (*United States Geological Survey* : http://www.glovis.usgs.gov/) ont été utilisées comme données de référence. Deux bandes spectrales à savoir la bande 3 (Rouge : 0,63-0,69 µm) et la bande 4 (Proche Infrarouge : 0,75-0,9 µm) ont été utilisées pour obtenir une composition RVB en fausses couleurs de chacune des scènes, dans le même ordre que celle des images MODIS. La mosaïque de ces compositions afin de couvrir toute notre zone d'étude, a fait l'objet d'une classification supervisée selon la même approche méthodologique que pour les images MODIS dans l'optique d'extraire les SAF (précison = 99,37% ; Kappa = 98,15%).

Un ré-échantillonnage des pixels de 250 m à 30 m et une correction image à image des distorsions géométriques de la représentation thématique de l'image classifiée MODIS correspondant aux mêmes date et heure d'acquisition (02-02-2002 de 9h30 à 13h30) ont été effectués par rapport à celle de l'ortho-image ETM+ selon l'approche du plus proche voisin (Roy et Boschetti 2009). Ceci a permis de maintenir les valeurs originales des pixels et une comparaison directe avec l'image de référence indépendante grâce notamment à la réduction du biais relatif à la propagation des feux (Eva et Lambin 1998).

Deux approches de validation, une regression linéaire et une matrice de confusion, différentes entre elles selon l'échelle d'observation (locale ou pixel, et régionale) et consistant à déterminer la fiabilité et la précision de notre classification, ont été appliquées. A l'échelle locale, la validation est basée sur le pourcentage de pixels correctement classés, l'erreur de commission (probabilité qu'un pixel détecté comme brûlé dans MODIS soit non brûlé dans Landsat ETM+) et l'erreur d'omission (probabilité qu'un pixel détecté comme non brûlé dans MODIS soit brûlé dans Landsat ETM+), issues de la matrice de confusion produite par comparaison des deux images classifiées (Foody 1992, Chuvieco et al. 2008). A l'échelle régionale, des mailles carrés (3km x 3km) ont été construites sur la zone d'étude et la validation a été évaluée sur la base d'une comparaison par régression linéaire des proportions de SAF à l'intérieur des mailles pour l'image classifiée MODIS de 30 m et celles de l'image de référence Landsat ETM+ (Langner et al. 2009, Roy et Boschetti 2009 pour les détails).

II.2.5. Elaboration des cartes de feu et analyse de l'activité du feu

Dans un système d'information géographique (SIG), une reclassification individuelle des pixels a été appliquée sur la couche thématique des SAF pour l'estimation des extensions spatiales mensuelle, saisonnière (précoce et tardive) et annuelle des feux d'aménagement. Les deux images résultantes de chaque mois retenu ont été fusionnées afin d'élaborer les cartes d'extension des SAF mensuelles. Cependant, pour éviter une redondance dans la détection de SAF au niveau de deux périodes d'un même mois (ou de deux mois successifs) d'une saison donnée, un masque des SAF détectées précédemment a été appliquée sur l'image considérée (Grégoire et al. 2003a), et ce en commençant par le premier mois de la saison de feu c'est-à-dire Octobre. Pour les cartes d'extension des SAF saisonnières c'est-à-dire relatives à la saisonnalité des feux, la même procédure de fusion a été appliquée, d'une part entre les mois de la saison correspondant à la saison des feux précoces (SFP) (Octobre, Novembre et Décembre) et d'autre part entre ceux correspondant à la saison des feux tardifs (SFT) (Janvier,

Février et Mars). La carte d'extension des SAF annuelles a été également obtenue par fusion des six SAF mensuelles de l'année considérée. Sur la base de la taille standard du pixel (62500 m² ou 6,25 ha) et du nombre de pixels détectés comme affectés par le feu, les différentes SAF aux diverses échelles temporelles considérées (mensuelle, saisonnière et annuelle) ont pu être estimées.Un test *Khi 2* (χ^2) d'homogénéité, combiné à une analyse de variance (ANOVA) à un facteur, a été appliqué pour analyser la distribution temporelle (interannuelle, intermensuelle et intersaisonnière) des SAF détectées par rapport à une distribution théorique uniforme.

Pour mieux caractériser la saisonnalité de l'activité du feu à travers une comparaison des tâches de SAF précoce et tardive, deux indices (ou métriques) d'écologie du paysage, à savoir le nombre et la taille moyenne des tâches, ont été calculés (Gustafon 1998). La tâche a été définie par regroupement des pixels détectés comme brûlés, basé sur la méthode du "*8-connectivity*" c'est-à-dire la prise en compte des huit pixels contigus au pixel considéré (Bogaert et Hong 2004).

La fréquence totale du feu, notée *n* (nombre de passages du feu au cours de la période d'étude) a été déterminée par superposition des images de SAF correspondant à l'échelle temporelle considérée. Ainsi, la valeur de chaque pixel de l'image résultante, c'est à dire la somme des valeurs de ce pixel dans les différentes images utilisées, correspond à la fréquence totale du feu au niveau de ce pixel (*n* maximal = nombre d'années de la période d'étude). Sur la basse de la fréquence totale du feu correspondante, les pixels ont été regroupés en huit classes de fréquence notées *Fn* (avec $0 \leq n \leq 7$). Une analyse des proportions de SAF relatives aux *Fn* a permis d'estimer l'intervalle temporel de mise à feu dans la zone d'étude. La dynamique spatio-temporelle de la mise à feu, a été auscultée à travers une analyse de la distribution spatiale des taches de SAF de grande fréquence totale du feu.

II.2.6. Activité du feu et conditions environnementales

La pluviométrie de l'année précédant la saison de feu considéré et la géomorphologie ont été retenues comme facteurs environnementaux dans la présente étude. Les données afférentes à ces facteurs ont été extraites des images satellitaires TRMM (Mission de mesure de la précipitation tropicale) et SRTM (Mission de Topographie Radar de la Terre).

Les données satellitaires TRMM représentent une alternative efficace pour l'étude de la variabilité spatiotemporelle des précipitations, particulièrement en région tropicale où les précipitations sont principalement d'origines convectives et où les réseaux d'observations au sol présentent de nombreuses lacunes (Arvor et al. 2008). Ainsi, le produit TRMM 3B43 (version 6) a été choisi car il fournit de meilleures estimations sans biais de précipitations mensuelles aux latitudes tropicales (entre 50°N et 50°S), grâce à une combinaison des données de satellite multicapteurs (micro-ondes (TMI), radar (PR) et visible/infrarouge), de pluviomètres au terrain et des modèles pluviométriques (Huffman et al. 2007 pour les détails). En effet, une étude de validation des produits satellitaires TRMM à l'échelle de la région ouest-africaine par Nicholson et al. (2003) suggérait un ajustement parfait aux données de terrain mesurées au pas de temps mensuel (avec une erreur quadratique moyenne de 1

mm/jour) et saisonnier (avec une erreur quadratique moyenne de 0,6 mm/jour) dans une grille spatiale de 2,5° x 2,5° (Latitude/Longitude). Ces estimations de précipitations mensuelles, d'une résolution spatiale de 0,25° (soit 21 km x 21 km à l'équateur) ont été gratuitement téléchargées du centre d'archives GES DISC (*Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center*: http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/) et couvrent la période de janvier 2002 à Décembre 2008. Elles ont été recomposées en estimations annuelles par sommation des valeurs mensuelles de chaque année. Pour réduire le temps de travail et déterminer la valeur pluviométrique annuelle de chaque pixel de la carte de feu annuelle, la zone d'étude a été extraite des données reprojetées au préalable (WGS 84/UTM 31N) et dont les pixels ont été rééchantillonnés à 250 m par la méthode du plus proche voisin.

Quant à la topographie, elle est largement utilisée pour expliquer et modéliser plusieurs processus écologiques à la surface de la terre. Une meilleure compréhension des processus exige cependant une bonne précision des données topographiques. Actuellement, les données topographiques du modèle numérique de terrain (MNT) de la mission SRTM constituent les plus précises, disponibles à l'échelle du globe terrestre (Rodriguez et al. 2006). L'élévation par rapport au niveau moyen de la mer (hauteur absolue), extraite du MNT est reconnue comme un bon descripteur à grande échelle spatiale du relief (faciès géomorphologiques), mais possède peu de pouvoir descriptif à l'échelle locale où la majorité des processus écologiques interviennent. Le potentiel hydrique du sol (disponibilité et dynamique), l'un des principaux facteurs explicatifs des processus écologiques, qui est fortement corrélé au substrat géologique et à la végétation, varie à l'échelle locale en fonction des hauteurs relatives (i.e. l'élévation au dessus des réseaux de drainage) (Nobre et al. 2011).

Le modèle HAND (*Height Above the Nearest Drain*; Rennó et al. 2008, Nobre et al. 2011 pour les détails) ou "hauteur relative au dessus du drainage le plus proche" est donc le meilleur indice pour identifier des unités paysagères hydrologiquement différentes (Ghariri et al. 2011). En effet, pour tenir compte de la différence des conditions hydrologique et topographique des unités géomorphologique de la zone étudiée, l'indice d'humidité topographique HAND a été calculé pour chaque pixel par application d'un algorithme, basé sur deux descripteurs topographiques basiques bien établis (direction d'écoulement locale et réseau de drainage), sur le modèle numérique de terrain (MNT) SRTM3 d'une résolution spatiale de trois secondes arc (pixel: 90 m x 90 m) (Farr et al. 2007 pour les détails). Le SRTM3 a été téléchargé des archives du centre EROS/USGS (*Earth Resources Observation and Science Center / United States Geological Survey*: http://eros.usgs.gov/), puis reprojeté (WGS 84/UTM 31N) et découpé selon les limites de notre zone d'étude. Le modèle HAND est un MNT de normalisation de la topographie à travers le calcul des hauteurs relatives locales à partir de l'élévation de chaque pixel au-dessus du pixel de drainage le plus proche selon la direction d'écoulement. Autrement dit, HAND cartographie chaque pixel selon son potentiel de drainage et fournit ainsi une représentation spatiale précise des environnements hydriques du sol. Les relations entre ces facteurs environnementaux et les proportions de SAF ont été analysées par des régressions polynomiale et/ou linéaire simple selon l'allure de la distribution des données, afin de vérifier, respectivement la conformité de l'activité du feu par rapport au contexte

géomorphologique du plan de brûlis et l'influence de la pluviométrie annuelle sur l'extension des feux.

II.3.RESULTATS

II.3.1. Cartographie des SAF

La classification des images MODIS 250 m, sur base des polygones d'entrainement et des points de feux actifs, fait ressortir une précision globale moyenne de, respectivement 98,26 ± 0,86 % et 96,06 ± 1,9 % ; et un coefficient de concordance kappa de, respectivement 0,97 ± 0,02 et 0,97 ± 0,1. Les valeurs moyennes des indices de précision (erreur de commission = 0,006±0,04 et erreur d'omission = 0,025 ± 0,01) suggèrent un haut niveau de fiabilité de la classification.

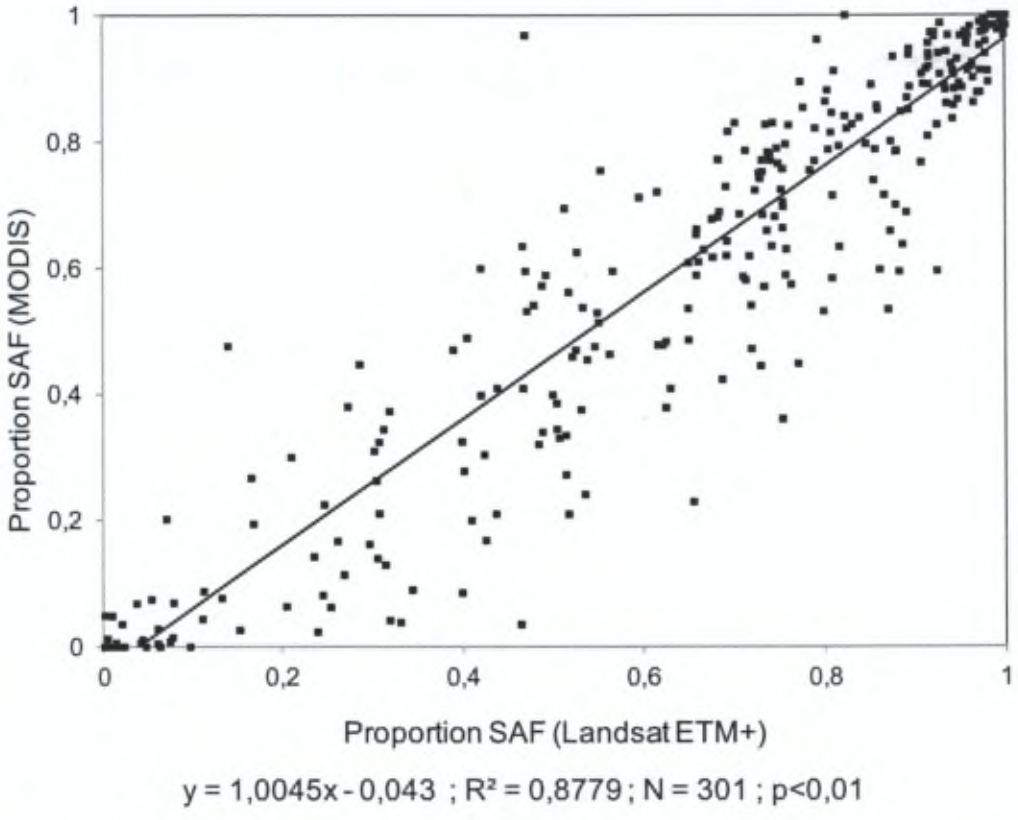

Figure II.16. Procédures de validation des cartes de feu MODIS 250 m: Diagramme de dispersion et droite de régression linéaire des proportions de surface affectée par le feu (SAF) détectée à l'intérieur de mailles carrées (3 km x 3 km), construites à l'échelle du Parc National du W, sur l'image composite classifiée MODIS 250 m (Proche Infrarouge-Proche Infrarouge-Rouge) du 02/02/2002 et sur la mosaïque classifiée composite (Proche Infrarouge- Proche Infrarouge-Rouge) de deux scènes Landsat ETM+ 30 m (UTM 31N ; path192 row051 et path192 row052) de la même date. N = nombre de mailles; R^2 = coefficient de détermination; p = probabilité au seuil de 5 %.

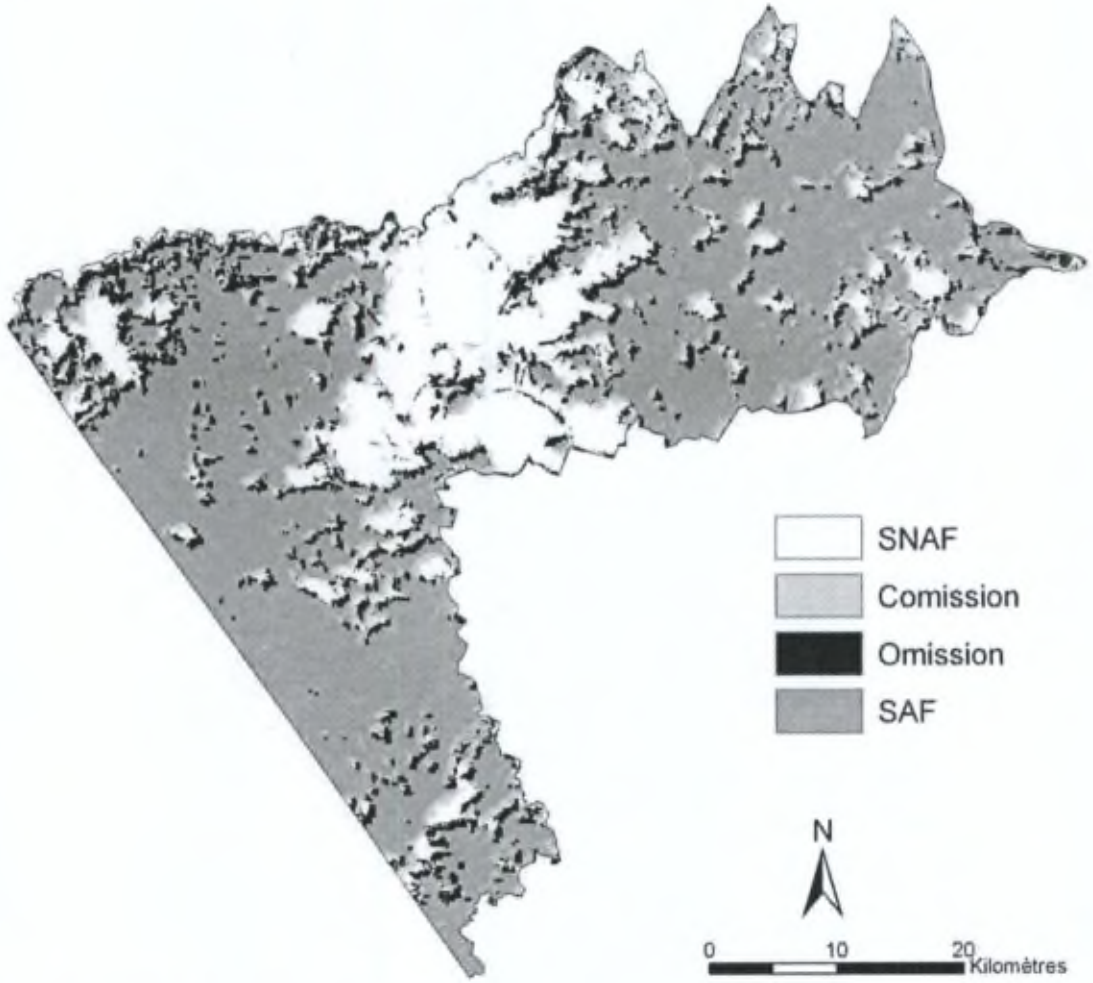

Figure II.17. Procédures de validation des cartes de feu MODIS 250 m: validation croisée des cartes de surface affectée par le feu (SAF) détectée par classification supervisée sur l'image composite MODIS 250 m (Proche Infrarouge-Proche Infrarouge-Rouge) du 02/02/2002 et sur la mosaïque composite (Proche Infrarouge- Proche Infrarouge-Rouge) de deux scènes Landsat ETM+ 30 m (UTM 31N ; path192 row051 et path192 row052) de la même date ; SNAF = Surface non affectée par le feu; Commission: pixels détectés comme brûlés uniquement dans MODIS ;Omission : pixels détectés comme non brûlés dans MODIS mais brûlés dans Landsat ETM+.

En effet, la régression linéaire (Figure II.16) entre les proportions de SAF détectées par le capteur ETM+ (67,27 %) et celles du capteur MODIS (63,86%) montre que malgré une résolution plus faible d'un facteur dix, il n'y a pas de biais dans l'estimation des superficies brûlées (intercept nul et pente unitaire). Le bruit est de plus relativement faible (R^2 = 0,88).Quant à la validation croisée, sur base de la matrice de confusion entre les images MODIS et de référence Landsat ETM+ (Figure II.17), fait ressortir une précision globale de la classification au niveau local de 82% pour un taux de 83% de pixels (brûlés et non brûlés) correctement classés, et un coefficient de concordance kappa de 0,61. Bien que les valeurs des indices de précision soient relativement faibles, il est à noter toutefois que celle de l'erreur de commission (0,122) est moindre par rapport à celle de l'erreur d'omission (0,170).

II.3.2. Distribution spatio-temporelle des SAF

En termes de total annuel, 72 ± 6 % en moyenne de la zone étudiée, soit 159 840 ± 12 314 ha sont parcourus par les feux. Les SAF annuelles présentent une distribution caractérisée par une variation interannuelle relativement faible, mettant ainsi en évidence la régularité de l'activité annuelle du feu au niveau de notre zone d'étude (Tableau II.2). Par contre, les SAF mensuelles présentent une distribution très significativement non uniforme (χ^2=*18460,15 ; ddl=5 ; p<0,001*) (Figure II.18). En effet, durant le seul mois de Novembre, les SAF représentent en moyenne 47,09 ± 5,78 % de la SAF totale, soit 33,61 ± 3,87 % de la superficie totale du Parc. La plus faible variation interannuelle des SAF de novembre par rapport à celles des autres mois de la saison de feu suggère une intensification systématique de l'activité annuelle du feu ce mois là (Tableau II.2).

Tableau II.2. Estimation des surfaces affectées par le feu (SAF) en fonction de la saison de feu (SAF Annuelle), du mois et de la période saisonnière d'occurrence du feu (SAF précoce et SAF tardive); et des surfaces non affectées par le feu pendant une saison de feu (SNAF). Oct. = Octobre; Nov. = Novembre et Déc. = Décembre. Les valeurs sont exprimées en milliers d'hectare (10^3.ha).

Saison de feu	SAF Annuelle	SNAF	SAF Précoce	SAF Tardif	Oct.	Nov.	Déc.	Janvier	Février	Mars
2002-03	169,14	50,86	135,26	33,88	19,06	69,23	46,96	9,55	22,28	2,06
2003-04	149,25	70,75	142,19	7,06	19,08	83,56	39,54	4,31	1,16	1,60
2004-05	153,17	66,83	120,43	32,74	25,12	82,00	13,31	20,33	10,26	2,14
2005-06	171,18	48,83	144	27,18	42,91	74,06	27,03	2,14	8,62	16,42
2006-07	177,41	42,59	114,43	62,98	14,37	84,60	15,46	28,33	12,95	21,70
2007-08	147,14	72,86	123,87	23,27	34,84	61,77	27,26	10,90	4,78	7,59
2008-09	151,59	68,41	103,53	48,06	24,29	70,06	9,18	13,46	28,77	5,83
Moyenne	159,84	60,16	126,24	33,59	25,67	75,04	25,53	12,72	12,69	8,19
Coefficient de variation	0,08	0,2	0,12	0,53	0,39	0,12	0,55	0,72	0,77	0,96

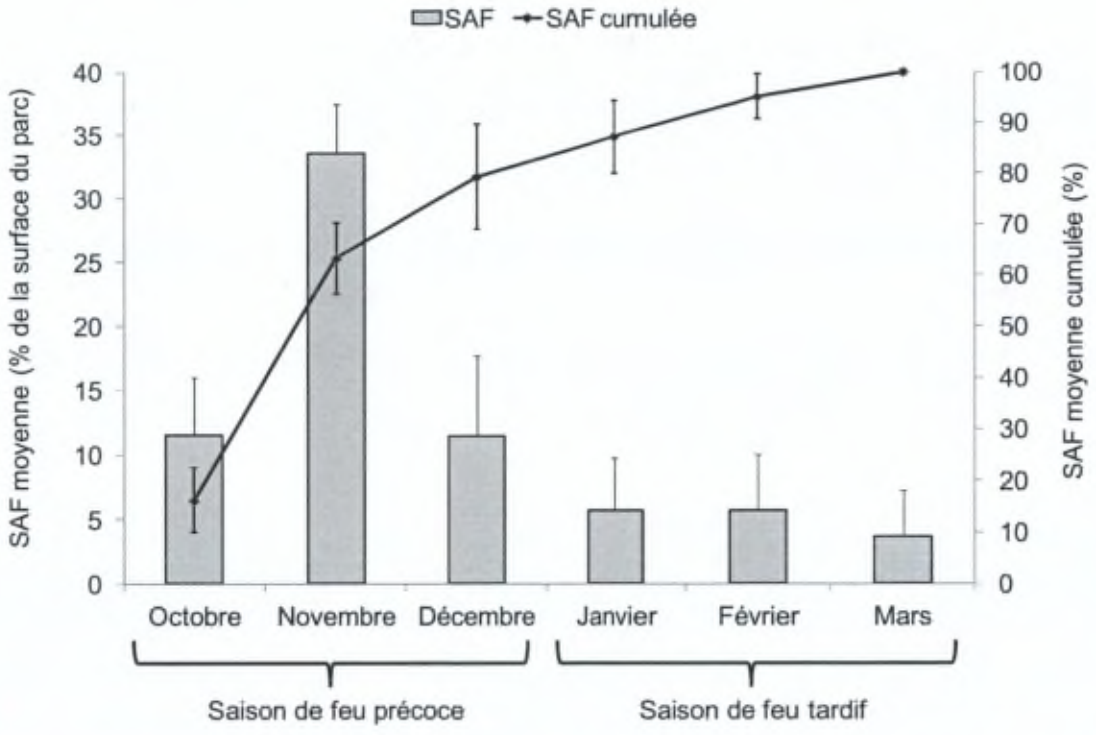

Figure II.18. Variation intermensuelle et valeur cumulée de la surface moyenne affectée par le feu (SAF mensuelle moyenne) calculée à partir des SAF mensuelles des sept saisons de feu considérées (de 2002 à 2009) au niveau du Parc National du W du Niger.

La comparaison des SAF saisonnières fait ressortir une différence hautement significative entre les deux saisons de feux (précoce et tardive) ($F=110,22$; $ddl=1$; $p< 0,001$). Ainsi, 56,54 % du Parc brûle en moyenne chaque année pendant la SFP (soit 79,28 % de la SAF moyenne annuelle) contre 15,05 % pour la SFT (Figure II.18). Avec un coefficient de variation interannuelle faible et largement inférieur à celui de la SFT (Tableau II.2), la SFP constituerait la période annuelle de concentration de l'activité du feu. En outre, l'analyse de la configuration spatiale de l'activité du feu fait ressortir une différence nette entre les SAF précoces et tardives sur la base du nombre et de la taille moyenne des tâches de SAF. En effet, la SFP se caractérise par des taches de SAF plus grandes tandis que la SFT compte le plus grand nombre de taches (Figure II.19). En effet, les feux tardifs présentent un caractère fragmentaire mis en évidence par la dominance des taches de taille inférieure à 40 ha, soit environ 70 % du nombre total des taches tardives.

A l'échelle temporelle globale de l'étude (sept années) et relativement à la fréquence totale du feu, la Figure II.20 fait ressortir une distribution des différentes SAF très significativement non uniforme ($\chi^2 = 17210,06$; $ddl=7$; $p<0,001$). En effet, les SAF annuelles de fréquence 6 (*F6*) couvrent à elles seules plus du quart (26,18 %) de la zone d'étude contre 20,91 % pour les SAF de *F7* ; tandis que les SNAF (*F0*) ne représentent que 1,28 % soit 2863 ha. En outre, le cumul des SAF annuelles de fréquence supérieure à 4 (de *F5* à *F7*) représente environ 68 % de la zone d'étude, ce qui confirmation la régularité générale du passage du feu au niveau du Parc W (Figure II.20A).

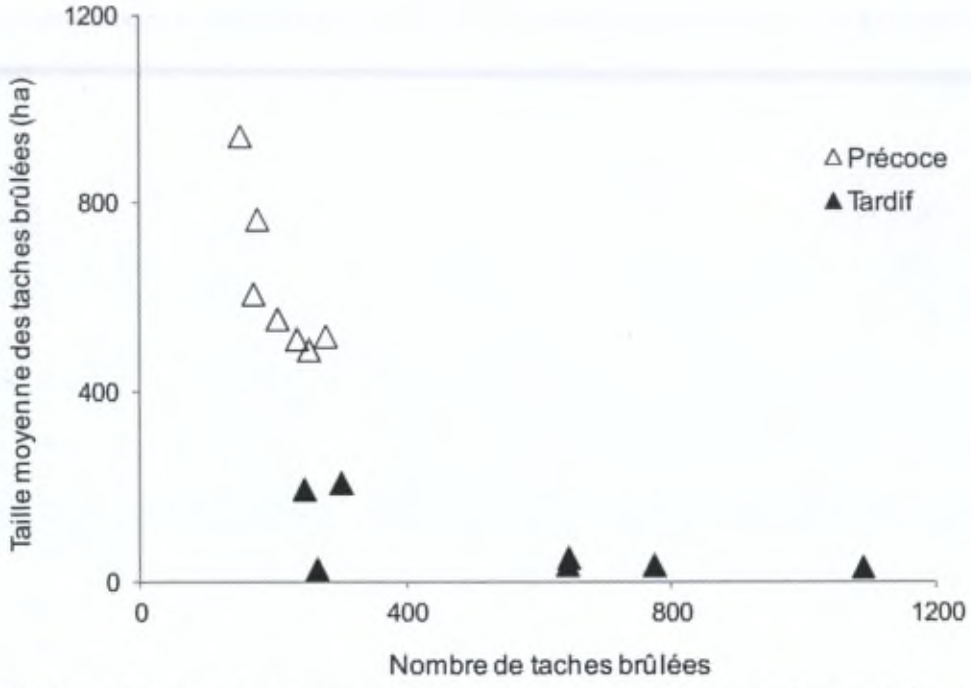

Figure II.19. Distribution des taches de feu précoce et tardif au cours d'une saison de feu dans le Parc National du W en fonction de leur nombre et taille moyenne. Sept saisons de feu ont été considérées (de 2002 à 2009).

La distribution de fréquence totale du feu est également, pour chacune des deux périodes saisonnières de l'activité du feu, significativement non uniforme (Figure II.20B pour précoce et Figure II.20C pour tardive). Elle présente en termes de SAF une tendance différente de celle de la distribution annuelle (Figure II.20A). En effet, au cours de la SFP, la distribution des SAF présente une allure gaussienne faiblement asymétrique avec une prédominance des classes de fréquence moyenne (*F2, F3* et *F4* avec 61 % cumulé) (Figure II.20B), suggérant une mise à feu précoce tous les deux ans ; tandis qu'en SFT la distribution a une allure exponentielle négative caractérisée par une prédominance des classes de fréquence inférieure à 3 (90 % cumulé) (Figure II.20C). Au niveau de ce dernier type de feu, outre l'absence de SAF pour *F7*, les SAF de grande fréquence (*F5* et *F6*) ne représentent que 0,35 % de la superficie totale du Parc, montrant que la répétition de feux tardifs plusieurs années de suite constitue un évènement rare.

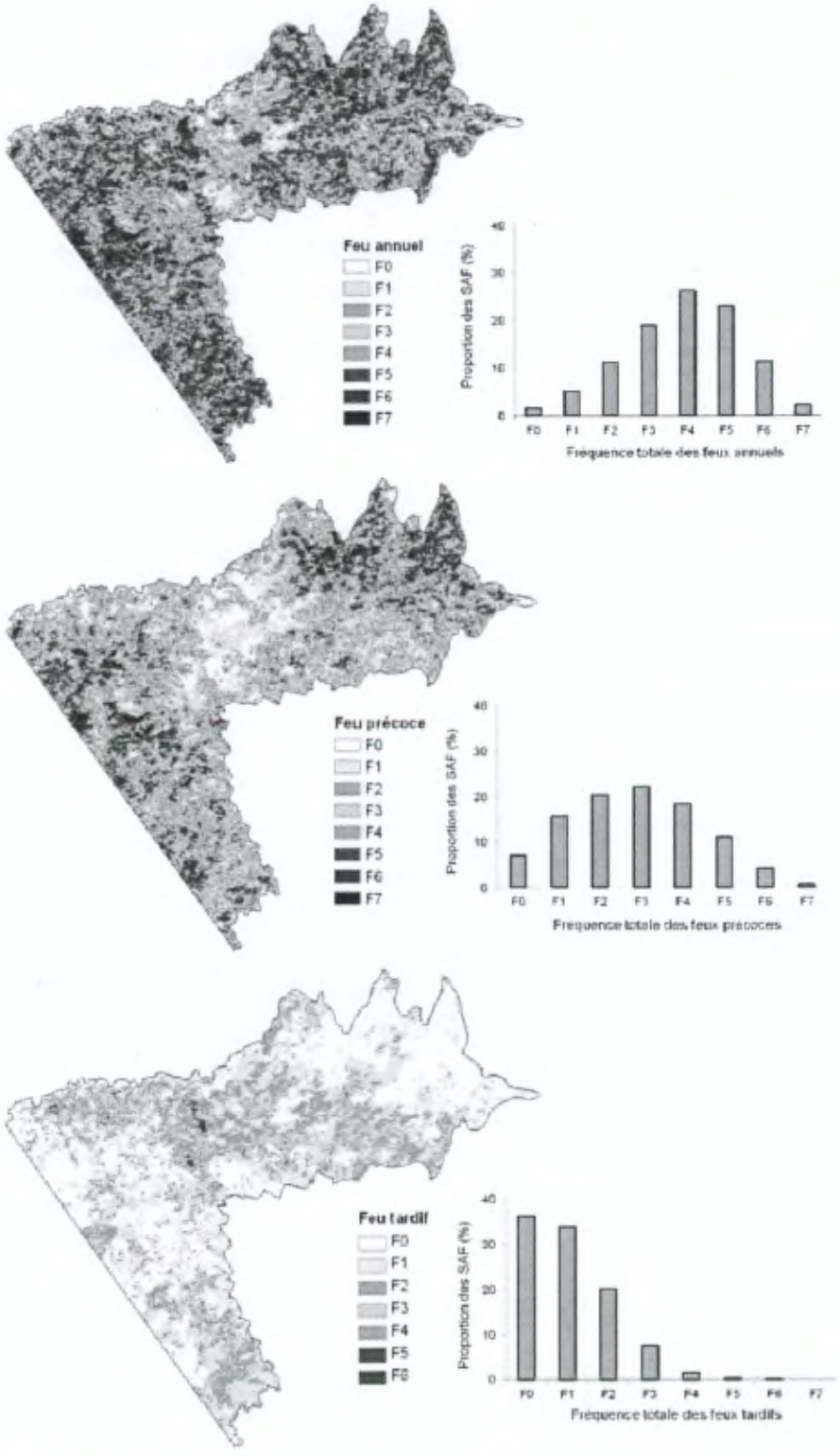

Figure II.20. Cartes de distribution spatiale de la fréquence du feu (nombre de passages détectés) à l'échelle (A) annuelle et (B et C) saisonnière (période d'occurrence du feu: (B) précoce et (C) tardive) dans le Parc National du W du Niger. Les graphiques représentent la variation de la proportion moyenne des surfaces affectées par le feu en fonction de la fréquence du feu aux mêmes échelles temporelles (annuelle et saisonnière). La fréquence du feu (F*n* avec *n* le nombre de passages du feu) a été déterminée sur la période 2002-2009 (sept saisons de feu) par superposition des sept cartes de surface affectée par le feu (SAF) détectée au cours d'une année ou période de la saison considérée.

Concernant la distribution des SAF mensuelles (Figure II.21), celle de Novembre présente une allure similaire à celle de la SFP, tandis que les distributions des autres mois ont les mêmes caractéristiques que celle de la SFT avec toutefois un rehaussement de la proportion des SAF de fréquences moyennes (*F2* à *F4*) au cours des mois de SFP par rapport aux mois de la SFT.

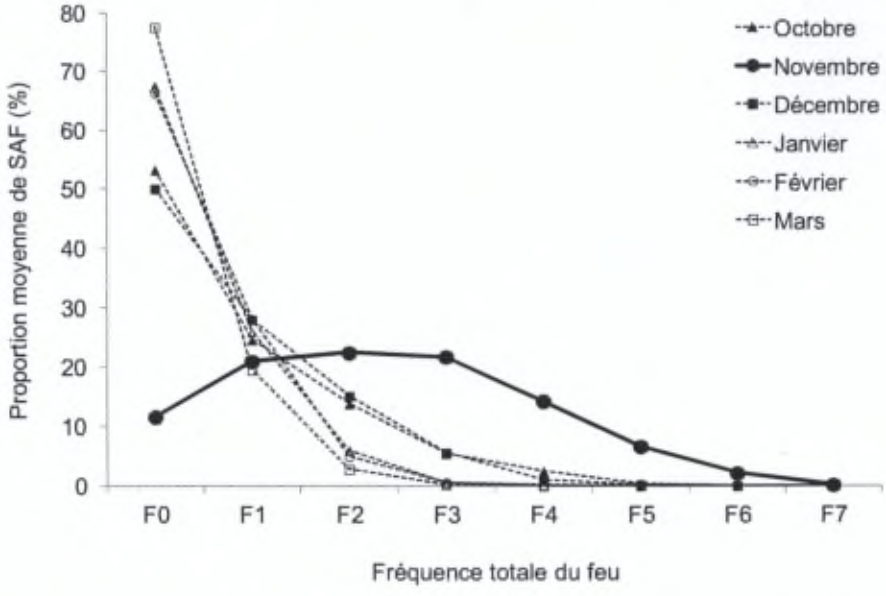

Figure II.21. Variation de la surface moyenne mensuelle affectée par le feu (SAF) en fonction de la fréquence des feux (F*n* avec *n*, le nombre de passage du feu détecté à l'échelle mensuelle) déterminée sur la période de 2002 à 2009 (sept saisons de feu) dans le Parc W au Niger.

Il est intéressant de constater que les différentes classes de fréquence de feux présentent dans l'espace une distribution assez nettement auto-corrélée (patch cohérents). Ainsi la localisation spatiale de ces tâches fournit une zonation des feux fréquents et renseigne sur la dynamique spatio-temporelle de l'activité du feu. En effet, à l'échelle annuelle (Figure II.20), l'activité du feu se concentre sur toute la bande Ouest et au Nord-est du Parc W, correspondant aux zones à forte fréquence du feu en SFP (Figure II.20B), tandis que la zone centrale du Parc est caractérisée par une absence relative de l'activité du feu (Figure II.20A). Ceci confirme la concentration de l'activité annuelle du feu en cette période. Par contre en SFT, les feux sont plus fréquents le long de la diagonale NO (Nord-ouest) – SE (Sud-est) (Figure II.20C).

A l'échelle mensuelle, les différentes localisations des zones fortement affectées par le feu permettent un suivi temporel de l'activité du feu (Figure II.22). En effet, au démarrage de l'activité du feu (Octobre), les taches sont d'abord localisées au Nord-est et Nord-Ouest, puis sur toute la bande Ouest et au Sud-est (en Novembre) avant de se concentrer dans l'extrême Sud (en Décembre), et enfin dans la partie centrale (en Janvier). En février, ces feux fréquents sont repartis au Nord de la zone centrale du Parc, avant de se localiser en quelques points le long des affluents du fleuve (Tapoa et Mékrou). Cette distribution spatiale des zones fréquemment affectées par le feu laisse supposer un ciblage des zones à brûler, un effet des conditions environnementales et/ou un effet de l'ouverture progressive des pistes à chaque début de saison sèche.

Figure II.22. Cartes de distribution spatiale de la fréquence du feu (nombre de passages détectés) à l'échelle mensuelle dans le Parc National du W du Niger. La fréquence des feux (F*n* avec *n* le nombre de passages du feu) a été déterminée sur la période 2002-2009 (sept saisons de feu) par superposition des sept cartes de surface affectée par le feu (SAF) détectée au cours du mois considéré.

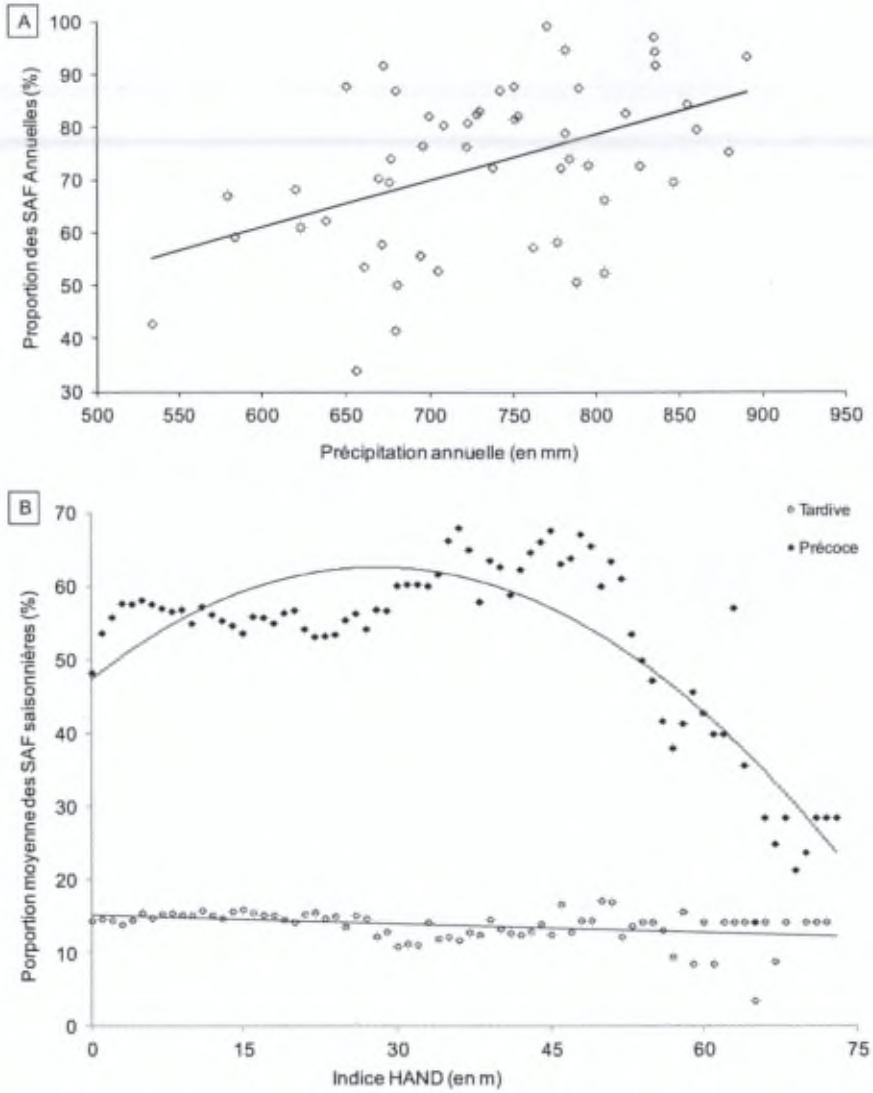

Figure II.23. Courbes de régression linéaire simple entre:(A) la pluviométrie annuelle et les proportions de surfaces affectées par les feux (SAF) annuels ($y = 0,0884x + 7,9541$; $R^2 = 0,2134$; $N=53$; $p<0,001$) ; (B) l'indice HAND (Hauteur relative au dessus du drainage le plus proche) et la proportion moyenne de SAF saisonnières tardives ($y = -0,0404x + 15,259$; $R^2 = 0,1512$; $N=73$; $p<0,0001$). La relation entre l'indice de HAND et la proportion moyenne des SAF saisonnières précoces est représentée par la courbe de régression polynomiale d'ordre 2 du graphique B ($y = -0,0193x^2 + 1,0852x + 47,343$; $R^2 = 0,7233$; $N=73$; $p<0,0001$). La moyenne des proportions de SAF saisonnières par rapport à la surface totale ayant une valeur donnée de l'indice HAND est calculée sur les sept saisons de feu de la période d'étude.R^2 = coefficient de détermination, N =nombre de données analysées et p correspond à la significativité.

L'extension annuelle des feux présente une relation linéaire positive hautement significative avec la quantité de pluie annuelle (Figure II.23A). En effet, la pluviométrie explique 21,34 % de la variation des SAF annuelles. Quant à la relation entre l'indice d'humidité topographique (HAND) et les SAF, elle varie en fonction de la saisonnalité des feux (Figure II.23B). En effet, l'indice HAND explique 72,33 % de la variation des SAF précoces à travers une relation non linéaire très significative. Les proportions de SAF précoces augmentent avec la valeur de l'indice HAND pour atteindre leur maximum dans les zones situées à une hauteur relative au dessus du drainage le plus proche comprise entre 23 et 33 m, avant de décroitre

significativement dans les zones plus hautes. Pour les SAF tardives, l'indice HAND n'explique significativement que 15,12 % de leur variance. Leur proportion diminue inversement à la valeur de l'indice HAND.

II.4.DISCUSSION

II.4.1. Cartographie des surfaces brûlées

Les données de feux actifs (*"Active fire product"*) permettent certes de caractériser la saisonnalité des feux et de bien localiser les cicatrices de feu (Boschetti et Roy 2008, Grégoire et Simonetti 2010), mais sous-estiment le nombre exact de feux actifs, relativement à la couverture nuageuse et le temps de passage des satellites (Eva et Lambin 1998). Elles présentent également une certaine incapacité à mesurer la surface totale brûlée à l'opposé des approches basées sur la réflectance du sol (Eva et al. 2004, Grégoire et Simonetti 2007).

Pour la cartographie des surfaces brûlées sur base de la réflectance du sol, la réflectance particulière des cendres (Grégoire et al. 2003a), la grande extension spatiale des empreintes (plus large que la taille du pixel : H-résolution au sens de Strahler et al. 1986) et le nombre faible de classes d'occupation du sol (brûlée et non brûlée) permettent une meilleure détection des empreintes de feu (Franklin et al. 2003), particulièrement dans une zone à végétation ouverte et un relief relativement plat (Trigg et Frasse 2000, Grégoire et al. 2003a). Toutefois, plusieurs études de cartographie des surfaces brûlées relèvent tout de même une sous-estimation significative des surfaces réellement brûlées (Roy et Boschetti 2009 ; Loboda et al. 2011). Cette sous-estimation serait, selon Laris (2005), liée à la moyenne à faible résolution spatiale des données satellitaires utilisées. En effet, pour le capteur MODIS, un pixel est considéré comme brûlé si 40 à 50% au moins de sa taille est réellement brûlée (Grégoire et Simonetti 2007, Roy et al. 2008), d'où l'adoption dans la présente étude de l'expression "SAF : Surface affectée par le feu" au sens de Roy et al. (2005). En outre, en comparant nos résultats de validation des cartes à ceux de Roy et Boschetti (2009) dans la région savanicole sud-africaine selon la même approche, il ressort que les données MODIS 250 m (MOD/MYD09GQK) utilisées dans notre étude présentent une plus grande précision de détection des surfaces brûlées que les données MODIS 500 m (produit MCD45A), tant à l'échelle locale que régionale. En effet, MODIS 250 m présente un niveau de corrélation plus élevé (88%) avec l'image Landsat ETM+ de 30 m de résolution en terme de détection des SAF, que les données surfaces brûlées MODIS 500 m (75%) (Roy et Boschetti 2009) et les données de 1 km de résolution (30 à 40%) (Kaufman et al. 1998). Cette différence s'explique par la capacité des images à haute résolution à détecter les surfaces brulées de petite taille et/ou spatialement fragmentée (Laris 2005 ; Silva et al. 2005), confirmée par nos résultats à travers une erreur d'omission relativement plus élevée que l'erreur de commission.

II.4.2. Caractérisation de l'activité du feu

A l'instar de l'analyse des données feux actifs (Eva et Lambin 1998, Boschetti et Roy 2008, Grégoire et Simonetti 2010), la cartographie des empreintes de feu d'aménagement sur une période de sept ans (octobre 2002 à mars 2009) au niveau du Parc National W du Niger, a

révélé une très grande variabilité spatio-temporelle de l'activité du feu. En effet, à l'échelle temporelle, la présente étude met en évidence le caractère annuel de l'activité du feu, c'est-à-dire une régularité de la mise à feu annuelle systématique de la végétation. Cette activité annuelle du feu se caractérise par une forte concentration des feux en période précoce de la saison sèche (Octobre à Décembre) à la fréquence moyenne d'une mise à feu tous les deux ans à l'échelle locale, et une intensification au cours du seul mois de Novembre. Cette nette prédominance des feux précoces, observée auparavant dans la même zone par Grégoire et Simonetti (2010) sur base de l'analyse des points de feux actifs MODIS sur une période de cinq ans (2004-2009), confirme le rôle prépondérant du feu précoce dans la politique de gestion et de conservation de cette aire protégée (Couteron et Kokou 1992, Ecopas 2005).

La plus forte fréquence des feux à proximité des pistes qui traversent, du moins pour leur majorité, les zones à fort potentiel hydrique (zones basses, proches des drainages), corrobore la suggestion de Grégoire et Simonetti (2007) selon laquelle les mises à feu se font à partir des pistes existantes sans tenir compte de la position topographique du lieu de brûlis. Ce facteur d'accessibilité (densité et position des pistes) expliquerait donc, ne serait-ce qu'en partie, la proportion assez élevée des SAF tardives de fréquence moyenne (environ15 % du Parc) et la localisation spatiale de leurs taches dans les zones les moins accessibles du Parc (observation personnelle). Ceci confirmerait donc le rôle des activités illégales de transhumance et de chasse (Dulieu 2004).

Toutefois, le caractère fragmentaire des feux tardifs suggère une influence des caractéristiques du combustible (disponibilité, agencement spatial, taux d'humidité,...), fortement corrélées à la topographie (Mbow *et al.*, 2003), donc au potentiel hydrique du sol ; aux pressions anthropiques (van Langevelde et al. 2003, Devineau et al. 2010); aux conditions climatiques (van Wilgen et al. 2000, Trollope et al. 2002); et sans doute aux feux antérieurs qui ont fragmenté la distribution spatiale du combustible. En effet, la disponibilité et le taux d'humidité du combustible, principalement la strate herbacée dans les écosystèmes de savane, sont classés parmi les principaux facteurs déterminant l'activité du feu (Archibald et al. 2008). Ainsi, la relation linéaire négative entre les SAF tardives et le potentiel hydrique suggère par exemple un taux d'humidité trop élevé pour permettre une combustion complète lors du passage des feux précoces dans les zones basses.

L'absence ou faible correspondance entre le plan de brûlis du Parc et la saisonnalité des feux, i.e. l'occurrence des feux précoces dans les zones basses, supposées les plus humides, et des tardifs dans les zones moyennes et hautes, suggère un rôle secondaire de l'humidité du combustible dans la distribution temporelle des feux (Grégoire et Simonetti 2007). En effet, les conditions climatiques, en particulier l'humidité relative et la température de l'air influencent indirectement la baisse du taux d'humidité du combustible par évaporation (Trollope et al. 2002). Ce niveau plus ou moins bas de l'assèchement du combustible serait donc à l'origine de la nature moins intense des feux précoces avec une mosaïque de taches brûlées et non brûlées à l'échelle locale (Rabeil 2003). On ne peut dès lors exclure la possibilité selon laquelle un pixel donné peut faire l'objet d'au moins deux passages du feu au

cours de la même saison de feu. Ce caractère du feu précoce expliquerait également le niveau élevé de fragmentation des tâches de feu tardif (dominance des taches de petite taille).

Quant à la disponibilité du combustible, les conclusions d'une étude menée à l'échelle mondiale par van der Werf et al. (2008) et confirmées par nos résultats, suggèrent que l'activité du feu en zone tropicale aride serait corrélée à la quantité de pluie, facteur déterminant la disponibilité et la production de biomasse, contrairement aux zones humides où la durée de la saison sèche demeure le facteur limitant. En effet, l'homogénéité de la distribution annuelle des surfaces affectées par le feu et la constance de la saisonnalité des feux suggèrent que les quantités de pluies au Parc W, malgré une relative variabilité observée sur la période d'étude, sont suffisantes pour produire le combustible nécessaire à l'activité du feu. Cette disponibilité de combustible, en synergie avec son arrangement spatial, expliquerait la grande extension des feux précoces au détriment des feux tardifs. Toutefois, la part de variance expliquée par la pluviométrie (21%) et l'influence du potentiel hydrique du sol sur l'activité du feu, principalement la saisonnalité, plaident également en faveur d'une influence de l'étalement temporel en termes de jours ou de mois de pluies dans une zone de transition climatique comme le Parc W.

Un autre facteur non moins important dans la détermination de l'activité du feu et particulièrement la propagation du feu, est l'agencement spatial de la strate herbacée (Grégoire et Simonetti 2007), relativement à la localisation des zones fréquemment brûlées. L'absence de feu au niveau des plateaux cuirassés de la zone centrale du Parc, couverts généralement par une végétation de type périodique contrastée (Barbier et al. 2006, Diouf et al. 2010) en est un exemple concret. En effet, d'une part, la discontinuité de la strate herbacée dominée par les graminées annuelles, et l'alternance de taches boisées et de sol nu constituent un pare-feu naturel. D'autre part, la dominance des graminées pérennes et une continuité spatiale de la strate herbacée dans les zones moyennes à basses (Couteron et Kokou 1992) expliquerait sans oute la grande propagation des feux. Cependant, l'occurrence du feu tardif dans les zones à potentiel hydrique moyen à faible plaiderait en faveur d'une mise à feu tardive, très souvent intentionnelle par les gestionnaires du Parc; confirmant ainsi l'incohérence des mises à feu et leur suivi selon les opportunités du moment, suggérés auparavant par Rabeil (2003).

En conclusion, le suivi par cartographie de la distribution spatio-temporelle des feux à partir des images MODIS moyenne résolution couplé à l'utilisation des SIG, permet de mieux caractériser l'activité du feu et fournir l'essentiel de l'information recherchée par les gestionnaires des aires protégées dans un cadre de gestion et de conservation de la biodiversité en zone tropicale semi-aride. Cette étude a permis également de mettre en évidence la complexité des interactions entre le climat, la végétation et les activités humaines. Toutefois, l'utilisation d'une série temporelle plus longue de données satellitaires de haute résolution spatiale (< 250 m), et une prise en compte des variations des paramètres structurel et floristique de la végétation liées aux conditions hydriques du sol permettrait de mieux approfondir les connaissances sur l'activité du feu.

Chapitre III. Relationships between fire history, edaphic factors and woody vegetation structure and composition in a semi-arid savanna landscape (Niger, West Africa).

III.1. ABSTRACT

Question: What are the relationships between woody vegetation structure and composition, edaphic factors, and fire regime in savannas at landscape to regional scales?

Location: The Transboundary "W" Regional Park, Niger, West Africa.

Methods: We focused on a protected savanna ecosystem with rainfall levels at 700 mm/year, where rainfall is not expected to be a strong limiting factor for tree cover, and with historically low grazer and browser densities. A burned area history map was created over seven-years using high temporal resolution of the Aqua MODIS space-borne sensor. In the field, the composition and structural parameters of the woody layer, as well as soil samples, were acquired in 137 plots of 0.09 ha each, based on a stratified sampling approach of fire regime (seasonality and frequency). Using classical multivariate methods, we analyzed the correlations between woody cover characteristics, fire regime, and soil and geomorphology factors.

Results: Despite the management practices aiming at generalizing early fire every year, the fire regime created a diverse spatial structure with vegetation less prone to burning (fire-free) and others that burn very frequently. These diverse fire histories showed correlations with gradients of both structure and composition of the woody layer. Soil variables had a greater explanatory power for vegetation structure and composition than fire.

Discussion: Among the plausible causal chains between fire regime, soil factors and woody vegetation structure and composition, our results showed a better agreement with a model in which the fire regime is more a consequence than a cause of the other factors. This contrasts with bottleneck/perturbation theories, as well as management practices, but meets the common sense of field practitioners. Although our regional approach should be complemented by controlled experiments a local scale, it does appear that investments in annual efforts to organize early fire campaigns in many protected areas may need to be re-discussed.

Keywords: MODIS, Multivariate analyses; Niger; Prescribed Fire; Remote sensing; Savanna woody vegetation; W Regional Park.

Nomenclature: Arbonnier, M. (2004) & African Plants Database (version 3.3.2) Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève and South African National Biodiversity Institute, Pretoria, SA; "Retrieved March 2011" from http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/

III.2. RESUME :

Question : Quelles sont les relations entre le régime du feu, les facteurs édaphiques et la structure et composition de la végétation ligneuse des savanes à l'échelle locale et régionale?

Zone d'étude: Parc Régional transfrontalier du W au Niger, Afrique de l'Ouest.

Méthodes : Cette étude a porté sur un écosystème protégé de savane avec une densité historiquement faible d'herbivores et un niveau pluviométrique de 700 mm/an ne constituant pas un facteur limitant fort de la couverture ligneuse. Une carte de l'historique des feux d'aménagement sur une période de sept années (2002-2009) a été créée en utilisant les données images du capteur MODIS Aqua 250 m de haute résolution temporelle. Sur le terrain, des données sur la composition floristique et les paramètres structurels de la strate ligneuse, ainsi que des échantillons de sol, ont été collectées dans 137 parcelles carrées de 0,09 ha chacune par une approche d'échantillonnage stratifiée basée sur le régime (saisonnalité et fréquence) des feux. A l'aide des méthodes multivariées classiques, nous avons analysé les corrélations entre des caractéristiques de la végétation ligneuse, le régime du feu et des facteurs géomorphologiques et pédologiques.

Résultats : Malgré les pratiques de gestion visant à généraliser le feu précoce de saison sèche chaque année, le régime du feu au niveau de la zone d'étude se caractérise par une structure spatiale contrastée avec des végétations moins enclines à la combustion (sans feu) et d'autres très fréquemment brûlées. Cette hétérogénéité dans la distribution spatio-temporelle des feux a montré des corrélations statistiquement significatives avec les gradients de structure et de composition de la strate ligneuse. Cependant, les variables du sol présentaient un plus grand pouvoir explicatif sur la structure et la composition de la végétation ligneuse que le feu.

Discussion : Parmi les relations causales plausibles entre le régime du feu, les facteurs édaphiques et, la structure et composition de la végétation ligneuse, nos résultats ont montré un meilleur ajustement au modèle dans lequel le régime du feu est plus une conséquence qu'une cause des autres facteurs étudiés. Ce résultat contraste aussi bien avec les théories de goulot d'étranglement/perturbation, qu'avec les pratiques de gestion généralement recommandées, mais conforte le savoir local de praticiens de terrain. Bien que notre approche régionale devrait être complétée par des expériences contrôlées à l'échelle locale, il apparaît clairement que les investissements dans les efforts annuels d'organisation des campagnes de mise à feu précoce en saison sèche auraient besoin d'être rediscutés.

Keywords: Analyses Multivariées, Feux d'aménagement, MODIS, Niger, Parc Régional du W, Télédétection, Strate ligneuse, Savane.

Nomenclature: Arbonnier, M. (2004) & African Plants Database (version 3.3.2) Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève and South African National Biodiversity Institute, Pretoria, SA; http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/ "consulté en Mars 2011".

III.3. INTRODUCTION

The relative importance of resource limitations and disturbance regimes in explaining the structure of tropical savannas remains a hotly debated issue (Scholes & Archer 1997; Accatino et al. 2010). Limiting resources (water, nutrients) might be the main drivers of woody cover development in regions receiving less than 650 mm of average yearly rainfall, whereas disturbance regimes (fire, herbivory, logging) would play a greater role in regions characterized by higher rainfall (Sankaran et al. 2005).

In African savannas, in particular, the role of fire seasonality and frequency (fire regime hereafter) has been studied since colonial times (see Laris & Wardell 2006 for a review). Currently, our knowledge of the long-term effects of fire on the woody vegetation structure and composition mainly comes from long-term burning experiments on a few relatively small permanent plots (Aubreville 1953; Hoffmann & Solbrig 2003; Higgins et al. 2007). Globally, these empirical experiments showed that fire can be an important modifier of savanna structure, both by limiting recruitment (Swaine et al. 1992; Sawadogo 2009) and by maintaining woody plants in a resprouting phase (fire-trap mechanism) (Bond and Archibald 2003; Hoffmann et al. 2009). In terms of composition, fire promotes a selection of so-called "fire-adapted" (see Beckage et al. 2009 for a review) or tolerant woody species. Importantly, some fire-sensitive species may survive either by forming clumps (patches) (Hochberg et al. 1994; Hoffmann 1998) sufficiently dense to inhibit grass survival (e.g. light competition) and subsequent fire diffusion (Jeltsch et al. 1996), therefore termed "fire-fighting", or just by chance by surviving long enough to attain a size at which the crown may escape the flames (Menaut et al. 1990) and for increased bark thickness to resist fire damage (Gignoux et al. 1997). Experience has shown that fire effects can be determined largely by the fire regime, especially when burning is observed as an annual or biennial event. In particular, late dry-season fires may be more intense than early dry-season fires because of the drier state of vegetation (Nielsen et al. 2003) which kills medium-sized trees or damages larger trees (Louppe et al. 1995).

Early burning techniques are largely accepted nowadays in West Africa and promoted as a tool for natural resources management (Laris & Wardell 2006). Traditional practices, however, used varying fire regimes across the landscape (Laris 2002). These patch-mosaic burning approaches could be more desirable because the resulting spatial landscape heterogeneity promotes greater diversity in plant and animal communities as well as a more resilient system with regard to large-scale uncontrollable fires (Parr & Brockett 1999).

This debate does not take into account the fact that edaphic factors also have a strong influence *(i)* on the biomass and condition of the grass layer, a crucial factor determining the timing and intensity of fire (Mbow 2000, Van Wilgen et al. 2003) and *(ii)* on the structure and composition of the woody vegetation (e.g. self-organized patchiness on plateaux: Barbier et al. 2008; termite mounds: Sileshi et al. 2010; tall trees in depressions: Mahamane 2005). Some authors also suggested that herbivory may be an important modifier of the vegetation structure and composition (McNaughton 1992, Van Langevelde et al. 2003). Therefore, it might well be

that patch mosaics of fire regimes are the consequence of pre-existing heterogeneities in the vegetation characteristics and soil conditions rather than the contrary. A landscape scale approach of fire-soil-vegetation interactions is therefore necessary to obtain an understanding of these relationships. As temporal resolution, systematic coverage and availability of remote sensing data improve, it is now possible to gather precise information on fire history over the last decade in nearly any vegetation worldwide (Roy et al. 2005). In combination with field data, such information may be valuable for advancing the debates on the role of fire perturbation on savanna structure and composition.

The focus of this study is the Niger part of the transboundary W Regional Park (Benin, Burkina Faso and Niger), named after the Niger River whose meanders form a characteristic "W" at the northeast limit of the park (Grégoire and Simonetti, 2007). The study area is henceforward called W Park. Prescribed early dry-season fires have been applied systematically during the last decades (Grégoire et al. 2003). The aim of this approach was to protect trees and shrubs from supposedly more destructive late dry-season fires while favoring grass resprouting in the dry season and for the facilitation of wildlife sightings for tourists (ECOPAS 2005). We investigated the plausibility of different causal chains in soil-vegetation-fire interactions through synchronous correlation analyses and path analysis within a 'natural experiment' approach (Brown 1999). We addressed the following questions: (i) is fire regime spatially uniform according to the Park's management plan (early fire everywhere) in spite of edaphic constraints or are there vegetation types that appear to be either fire-free or fire-prone? (ii) Is fire the main determinant of woody vegetation structure and composition? In particular, does frequently or late-burned (post-December) vegetation present degraded woody layer in term of species composition, density, height and diameter?

III.4. METHODS

III.4.1. Study area

The study was conducted in the Niger part of the W Regional Park, located in the south-west of Niger (11.90°-12.58°N; 2.06°-2.84°E) and covering approximately 220000 ha (Figure III.24). The park is situated in the Soudano-Sahelian climatic transition zone (tropical semi-arid) (White 1983) with a short rainy season (June to September) and a long dry season (October to May). At the Tapoa station (Figure III.24), the mean annual precipitation calculated over 20 years is 704 mm and the annual temperature averages about 30°C (Barbier 2006). The mean annual potential evapotranspiration is about 1800 mm $year^{-1}$ (ECOPAS 2005).

The study area is a pediplain with an altitude ranging between 170 and 310 m (Couteron & Kokou 1992). The bedrock is characterized by Precambrian geological formations mainly composed of granite and gneiss overtopped by sedimentary deposits of the Continental Terminal period, whose alteration produced the current lateritic-capped plateaux (Gavaud 1975). The principal soil types are lithosols, lithic erosion soils, alluvial or alluvio-colluvial deposits soils with a temporary hydromorphy, and more-or-less leached ferruginous soils

(Benoit 1998). In terms of vegetation, the park is located in the Sudanian phytogeographic zone (White 1983) and belongs to the North Sudanian phytogeographical compartment A1 (Saadou 1990), comprising mainly Combretaceae-dominated dry forests and savannas (Mahamane 2005). Savannas cover more than two thirds of the park area (De Wispeleare 2004) and have various physiognomies (from woodland to grassland) according to geomorphologic units: ferruginous plateaux, hillslopes, depressions and plains (Couteron & Kokou 1992). The study zone is a protected area where agriculture, wood-cutting and hunting are kept to low levels thanks to a relatively effective management (Rabeil 2003). The management policy is to promote early fires in the park during the fire season, i.e. fires occurring during the first half of the dry season between October and December. Fires occurring after this period are considered as late fire in our study, and are often set for illegal purposes (poaching or cattle ranching).

III.4.2. Fire history maps

Maps of fire frequency (from 0 to 7 times over the monitoring period) and timing (early fire, late fire and fire-free) were produced using fire season images from 2002 to 2009 from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS), downloaded from the Warehouse Inventory Search Tool (WIST) (https://wist.echo.nasa.gov/~wist/api/imswelcome/). We used the surface reflectance images from the Aqua satellite with a 250 m spatial resolution (product MYD09GQK, collection 5, level 2 (L2G), tile h18v07, channel 1 (RED) and 2 (Near-Infrared: NIR)) (see Vermote et al. 2008 for data description). The imagery is nominally corrected for the effect of atmospheric gases, thin cirrus clouds and aerosols. Images at 15 day intervals for each year's dry season were selected after scanning the dataset for cloud-free and near nadir acquisitions in order to reduce the bias induced by temporal spectral changes (Eva et al. 2004; Gregoire & Simonetti 2007). False colour composites (e.g. RGB (Red-Green-Blue) = NIR, NIR, RED) permit to visually differentiate the fire-affected areas according both to their low reflectance (in particular in the NIR) (Miettinen 2007; Grégoire et al. 2003), and to the shape of the patches, that are easily distinguished by eye (Laris 2005). It is generally considered that changes in reflectance are detectable when 50% or more of the MODIS pixels are affected (Roy et al. 2005; Giglio *oral communication*) giving a rough estimate of the smallest fires mapped (about 31000 m^2). Burned areas in each image were then identified by means of a supervised maximum likelihood classifier based on training polygons delimited using the above criteria for each individual image (date); with an overall accuracy of 98.26±0.86%, as assessed by cross-validation with a subset of the training polygons not used in the classification. Monthly fire-affected areas for each season and across years were then superimposed in a geographic information system (GIS) to compose the aforementioned fire regime maps (Figure III.24).

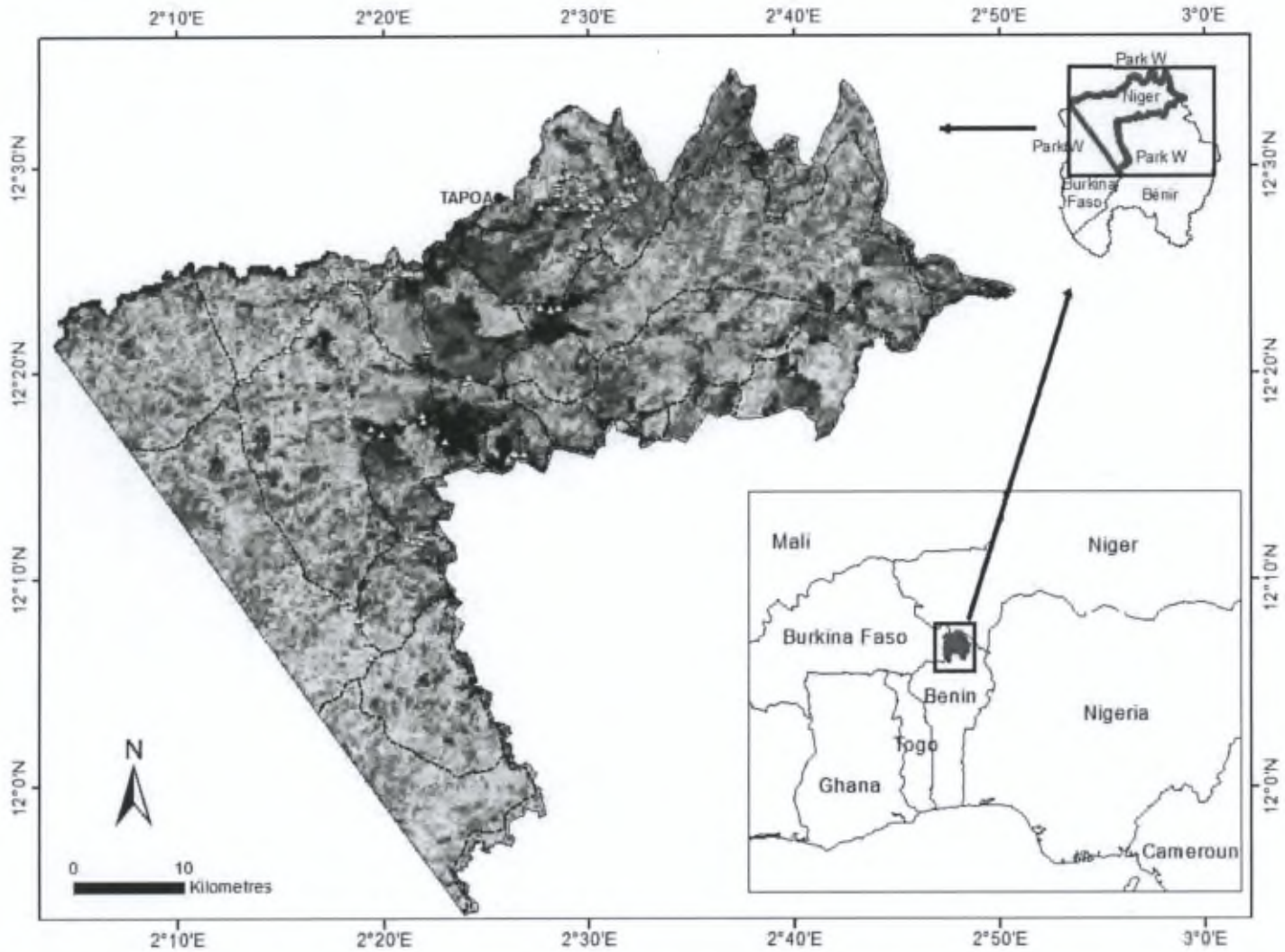

Figure III.24. Map of fire frequency and timing. Main panel: plot locations (triangles) superimposed on Niger park W fire history map. The global map is obtained using a two colours composite (green-red): *Late fire frequency* layer in 7 years (0 to 6) is mapped in levels of green whereas *early fire frequency* (0 to 7) is mapped in levels of red. Dark areas have never or were rarely burned during the interval. Intermediate colours indicate different mixes of early, late and no fire years. The intensity of each color is proportional to the frequency of the respective fire seasonality. Dotted lines indicate the road/tracks network. Insert: Geographic location of the Niger part of the Regional Park of W. (*Source*: MODIS Images MYD09GQK L2B V005 (October 2002 to March 2009) WGS 84 datum, UTM 31N projection, maximum likelihood classification).

III.4.3. Sampling and field data collection

A total of 137 square plots of 0.09 ha each (30 m x 30 m) was inventoried within savanna vegetation across the park during the period from November 2008 to April 2009. The plots were established according to a stratified random sampling based on fire regimes, and accessibility in the field which explained some clustering of the sampling points, although the main soil and geomorphological gradients have been effectively accounted for (Figure III.24). Considering the predominance of natural coppicing of ligneous species in the study area, multi-stemmed trees or shrubs were defined as single individuals. Individuals of more than 1.50 m in total height or 2 cm stem diameter were considered as mature individuals, as these dimensions have been shown to be critical for survival of fire (Hoffmann & Solbrig 2003). Individuals, smaller than these height and diameter thresholds, were counted as immature (young) individuals. Individuals below the thresholds but taller than 0.50 m were recorded as forming the regeneration (seedlings and saplings). All individuals were identified to species level, and height and diameter were measured on all stems at 0.20 m above ground level for individuals < 6 m in height (shrubs) and at 1.30 m for individuals > 6 m in height (trees). Three soil samples were cored at 20 cm depth along one diagonal of each square plot to constitute a composite sample. Notes were taken on geographical coordinates and on relevant environmental variables such as geomorphological units (coded as plateau, slope, depression and plain), local slope (measured in %) and soil depth.

III.4.4. Field data processing

For each plot, structural variables were calculated: *total density, mean diameter, mean height, basal area* of live individuals as well as that of standing dead individuals, *number of woody species, number of mature individuals, average number of resprouters per individual,* and *"young:mature" ratio* (or *regeneration rate*). To improve comparability with other datasets, we converted the diameters of multi-stemmed individuals to a single value, the mean quadratic diameter. The chemical and physical properties of our soil samples, i.e. *pH, soil nutrients* (cation content), *conductivity, nitrogen, carbon* and *organic matter* content, *textural fractions* and *stone load,* were analysed by the CERRA/INRAN Soil laboratory of Niamey (Niger).

III.4.5. Statistical analyses

The above data were submitted to statistical analyses in the form of three tables: i) a species abundance table with n rows and p columns (n=137 sites, p=59 species); only species present in more than two sites were retained. ii) an environmental table with n rows and q columns (q=22 variables) among which we measured 17 quantitative variables: *early fire frequency* (*EFF*), *late fire frequency* (*LFF*), *fire-free frequency* (*FFF*), *total fire frequency, soil nutrients, silt fraction, clay fraction, sand fraction, stony load fraction, soil organic matter, pH, conductivity, soil nitrogen, soil carbon, C:N ratio, soil depth, slope* and one qualitative variable, *geomorphology*, converted to five dummy variables (ter Braak and Smilauer 2002): *plateau, plain, depression, upper hillslope and lower hillslope*. These environmental variables were further split into two sets of variables: all the variables related to fire composed a "*Fire*"

set and the others related to soil were grouped in a "*Soil*" set. iii) a vegetation structure table with *n* rows and *m* columns (*m*=9 quantitative variables: *density, diameter, height, basal area, dead basal area, number of species, average number of stems, average number of resprouters* and *regeneration rate*).

To assess the multivariate vegetation-environment relationships, ordination techniques were performed using the CANOCO program (version 4.5, Biometrics-Plant Research International, Wageningen, Netherlands). Ordination is a process arranging items along one or several main axes so as to graphically summarize complex relationships, extracting one or a few dominant patterns from an infinite number of possible dimensions (McCune & Grace 2002). At first, an unconstrained ordination i.e. the Detrended Correspondence Analysis (DCA) was applied to the species abundance table in order to identify the best model to be applied to represent species response, between a linear and an unimodal alternative, depending on the gradient length (Leps & Smilauer 2003). Afterwards, constrained ordinations were applied to extract the main patterns of variation in the species abundance table and in the vegetation structure table under the constraint that the obtained axes should also be a linear combination of other (e.g. environmental or structural) variables. Canonical Correspondence Analyses (CCA, assuming a unimodal response) were used to analyse the relationships between the species abundance and the environmental variables. A Redundancy Analysis (RDA, assuming linear response) was used to analyse the relationship between vegetation structure and environmental factors. All ordinations were performed on standardized variables, i.e. every variable is given an equal weight (McCune & Grace 2002).

To reduce co-linearity issues, variables with a Variance Inflation Factor value (VIF) either null or > 20 were discarded. A Monte Carlo permutation test at the 5% significance level allowed us to determine the significance of the relationships between response and environment variables, and to assess the significance of each variable upon inclusion in the regression model (ter Braak & Smilauer 2002). Moreover, forward selection was performed to rank the importance of each environmental variable in determining the dispersion of response variables and to obtain a minimal model. Only the significant environment variables were used to perform the different ordinations, because the elimination of non-significant variables ($p>0.05$) improves the realism of the explained variation estimates (Borcard et al. 1992).

In order to assess the relative importance and redundancy of the two sets of environmental variables ("*Fire*" or "*Soil*"), partial constrained ordinations were applied following Borcard et al. (1992). This approach allows quantifying the variation explained uniquely (I_F and I_S, respectively for *Fire* and *Soil*) or jointly (J) by the two sets of variables (Okland & Eilertsen 1994). To summarize, the sum of all unconstrained eigenvalues is equal to the total variance (I_F+I_S+J+U with U, the unexplained variance) in the response variables (or total inertia), and the sum of canonical (or constrained) eigenvalues is the amount of variance that can be explained by environmental variables (I_F+I_S+J). Then, the fraction of variation explained uniquely by a considered set of environment variables (I_F or I_S) is determined by performing a constrained ordination in which the other set is used as co-variables, by summing the obtained canonical eigenvalues (Okland & Eilertsen 1994). The variation explained jointly by both sets

(J) is the variation explained by all considered environment variables, minus the variation uniquely explained by each set ($b = [I_F+I_S+J]-[I_F]-[I_S]$) (Leps & Smilauer 2003).

We also used Structural Equation Modeling (SEM) (see Hoyle 1995 for details) to examine the adequacy of different plausible causal chains in the relationships between *Soil*, *Fire* and *Vegetation* characteristics, through multivariate hypotheses of causality evaluation (Bollen, 1989). This statistical technique based on covariance (or correlation) structure analysis assesses the direct effects of one factor (exogenous or independent variable) on another (endogenous or dependent variable), and indirect ones along compound paths involving other factors. The method is an extension of classical path analysis and may account for multivariate settings, via the creation of composite 'latent' variables. We used maximum likelihood procedures to estimate the standardized coefficients and their confidence intervals, using the SEPATH module (Steiger 1999, STATISTICA, StatSoft Inc., 2007). Overall model adequacy was tested via a χ^2 statistic (Laughlin et al. 2007), a nonsignificant χ^2 indicating a good match between the model covariance structure and that of the dataset. Ullman (1996) also recommended that the ratio between χ^2 and the degrees of freedom (df) should be less than two. Two main model structures were tested, involving different causal relationships between the latent variables *Soil*, *Vegetation* (woody vegetation composition or structure) and *Fire*, each including a set of predictors detected as significant in the previous analyses.

Species groupings were determined using hierarchical agglomerative polythetic cluster analysis (McCune & Grace, 2002) based on the relative Euclidian distance and on Ward's linkage method (Legendre & Legendre 1998) using the PC-ORD program (version 5.0, MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, US). Importance Values (IV) were computed for each species using the Indicator Species Analysis (ISA) (Dufrêne & Legendre 1997) to identify a subset of at least two characteristic species for each grouping.

III.5. RESULTS

III.5.1. Fire regime

The elaborated fire history map (Figure III.24) represents the spatial distribution and frequency of fire-free, early- and late-fire events in the Niger part of the W Regional Park. The map shows a high spatial variability of the fire regime, both in terms of frequency and seasonality. Areas that never burned during the last seven years only represent 1.3% (approximately 2800 ha, see areas mapped in black). These areas are mostly located in the park's central area dominated by plateaux with spatially heterogeneous, periodic vegetation cover. Despite the early-fire policy implemented by the park managers, areas that actually burned early every year represent merely 0.8% of the area (1800 ha, areas in 'pure' red), whereas the areas that burned early at least once and never late in the observation period (frequency above zero), represent 8% of the area (17 000 ha, areas in red color gradient). None of the areas was burnt late every year. The maximum frequency of late fires was six for the study period and represented only 0.1% of the park total area (80 ha, areas in 'pure' green). Additionally, the areas burned late with a frequency between one and six represent 3.1% of the

park's area (6800 ha, areas in green color gradient). In total 87.6% of the park (192000 ha, mapped in intermediate colors) had alternating early, late and fire-free years.

III.5.2. Determinants of floristic composition

CCA was applied to the species abundance table, and constrained by environmental variables. Elimination of collinear variables and those with high VIF reduced the number of environmental variables from 22 to nine significant variables (Tableau III.3). The first two axes explained 17% of the variance in species composition and summarized 76% of the total explained variance (species-environment relationship) (Tableau III.4). The Monte Carlo permutation test indicated a statistical significance ($p<0.01$) for the species-environment relationship, and for the first axis which represented a fairly strong ecological gradient ($F=18.74$; eigenvalue=0.387) followed by the second axis ($F=7.574$; eigenvalue=0.143).

The results of partial CCA analyses to identify the independent (I_S and I_F) and joint (J) contributions of the two broad sets of variables (*Soil* and *Fire*), revealed that *Fire* explained 2.50% (11.78% for I_F+J) of the species composition total variance whereas *Soil* explained 9.62% (19.90% for I_S+J). Together, *Fire* and *Soil* explained 22.41% of the woody species composition variance. *Soil* variables had a stronger explanatory power than fire variables. Indeed, the structural equation model with *Soil* as an exogenous latent variable, tested the relationships with woody vegetation composition (*Flora*) and *Fire* (Figure III.25A), was not significantly different from the correlation structure of the observed data ($\chi^2 = 1.268$; df=1; $p>0.1$). Soil explained 73% of species composition variance and 64% of the variation in fire characteristics. The range of its goodness-of-fit index values (Tableau III.6) corroborated the good fit of the data (Brahim et al. 2011). Thus, *Soil* had a significant positive direct effect on *Fire* and on *Flora* (Figure III.25A). Soil had an indirect effect on *Flora* through *Fire* (Tableau III.5) which had a relatively smaller, although significant effect on the woody vegetation species composition.

Globally, the total effect of Soil on *Flora* was higher than the effect of *Fire*. It should be noted that, according to the partial CCA, most variance explained by the *Soil* set is redundant with the *Fire* set. This redundancy was clearly shown by the correlation of *Fire* and *Soil* variables on the CCA axes (Figure III.26). When looking in greater detail, each individual CCA axis was correlated to a coherent set of both *Fire* and *Soil* variables. The first CCA axis showed correlations with *EFF* (r=-0.75), *plateau geomorphology* (r=0.64), *clay* (r=0.62), *sand* (r=-0.60), and *soil depth* (r=-0.60), while the second axis corresponded to a combination of *LFF* (r=0.41) and *silt* (r=0.40) influences (Figure III.26). According to Jongman *et al.* (1987), a variable is shown to contribute significantly to the regression if its absolute t-value exceeds a critical value of 2.1 at 5% significance level if $n-q-1>18$. So, considering the values of the canonical regression coefficient for standardized variables and their associated t-values, we could conclude that the *EFF* ($r=-0.42$; $t=-4.68$; $p<0.05$) and *plateau geomorphology* ($r=0.31$; $t=4.25$; $p<0.05$) variables were most correlated to the first axis, while *LFF* ($r=0.55$; $t=2.73$; $p<0.05$) and *silt* ($r=0.51$; $t=3.21$; $p<0.05$) were most correlated with the second axis.

Tableau III.3. Variable significance and importance to explain the woody vegetation species composition and structure data variance in CCA and RDA by applying forward selection. λ_1 = variance explained by single variable (Marginal effects) and λ_A = variance explained by a variable at the time it was included in the model (conditional effects); * = significant ($p < 0.05$) ** = highly significant ($p < 0.01$) and NS = non significant ($p > 0.05$).

Sets	*Variables*	*Canonical Correspondance Analysis (CCA)*					*Redundancy Analysis (RDA)*				
		λ_1	λ_A	p-value	F-ratio	Significance	λ_1	λ_A	p-value	F-ratio	Significance
"Fire"	***Early fire frequency (EFF)***	0.31	0.31	0.002	14.70	**	0.10	0.10	0.002	15.77	**
	Late fire frequency (LEF)	0.07	0.06	0.002	2.99	**	0.03	0.03	0.002	4.61	**
"Soil"	***Clay***	0.24	0.15	0.002	7.40	**	0.07	0.01	0.062	2.04	NS
	Depression	0.04	0.03	0.090	1.47	NS	0.08	0.08	0.002	11.95	**
	Soil cations	0.06	0.02	0.266	1.13	NS	0.04	0.01	0.028	2.29	*
	Conductivity	0.07	0.02	0.316	1.09	NS	0.06	0.04	0.002	6.24	**
	Silt	0.10	0.04	0.010	2.50	**	0.07	0.04	0.002	7.28	**
	Organic matter	0.14	0.04	0.024	1.94	*	0.07	0.02	0.010	2.55	**
	Soil nitrogen	0.20	0.04	0.026	2.04	*	0.07	0.01	0.204	1.43	NS
	Soil N:C ratio	0.03	0.01	0.778	0.64	NS	0.02	0.01	0.178	1.49	NS
	Plain	0.10	0.02	0.396	1.04	NS	0.04	0.00	0.280	1.20	Ns
	Soil pH	0.05	0.03	0.190	1.29	NS	0.02	0.00	0.884	0.43	NS
	Soil depth	0.21	0.07	0.002	3.18	**	0.06	0.02	0.002	4.56	**
	Plateau	0.24	0.24	0.002	11.32	**	0.08	0.08	0.002	12.27	**
	Sand	0.23	0.04	0.040	1.90	*	0.07	0.00	0.736	0.63	NS
	Lower hillslope	0.03	0.02	0.338	1.10	NS	0.00	0.01	0.414	1.02	NS
	Upper hillslope	0.02	0.02	0.248	1.16	NS	0.02	0.01	0.188	1.43	NS

Tableau III.4. Summary of CCA and RDA. In the CCA the species abundance table is constrained by environment variables. In the RDA, structural variables are constrained by environment variables.

Ordinations	***Canonical Correspondance Analysis (CCA)***				***Redundancy Analysis (RDA)***			
Axes	1	2	3	4	1	2	3	4
Eigenvalues	0.387	0.143	0.057	0.039	0.167	0.116	0.031	0.015
Species-environment correlations	0.853	0.753	0.582	0.591	0.791	0.667	0.591	0.38.1
Cumulative percentage variance :								
- of species data	12.4	17	18.8	20.1	16.7	28.3	31.5	33
- of species-environment relation	55.5	76	84.1	89.8	48.2	81.7	90.8	95.2
Sum of all eigenvalues	3.116 (Total inertia)				1 (Total variance)			
Sum of all canonical eigenvalues	0.698				0.347			

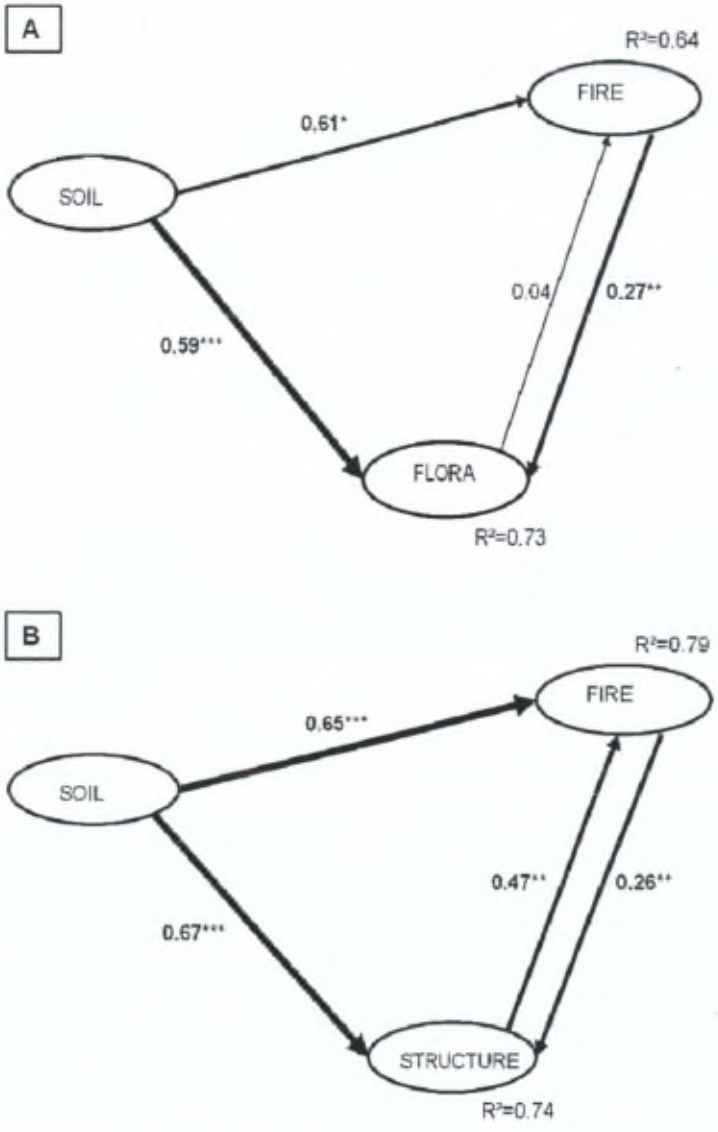

Figure III.25. Final structural equation models with standardized path coefficients. In the two models Soil was taken as exogenous latent variable and Fire as endogenous latent variable. The second endogenous latent variable was woody vegetation species composition (Flora) in Model A (χ^2 = 1.268; df=1; p=0.260) and woody vegetation structure in the model B (χ^2 = 1.193; df=1; p=0.275). For the coefficient of determination (R^2), p<0.001; and pathway strength is denoted by arrow's size and its significance by the following: no asterisk = Non-significant; * = p<0.05, ** = p<0.01; *** = p<0.001.

Tableau III.5. Soil effects on fire, woody vegetation composition (Flora) and structure. (- = data not calculated)

		SOIL effects		
		Direct	Indirect	Total
Model A	FLORA	0.59	0.16	0.75
	FIRE	0.61	-	0.61
Model B	STRUCTURE	0.67	0.17	0.84
	FIRE	0.65	0.32	0.97

Tableau III.6. Global fit indices for the final structural equation models in which soil is predictor

Goodness-of-fit indices	**Model A**	**Model B**
ML Chi-Square (χ^2)	1.268	1.193
Degrees of Freedom (df)	1	1
p-level	0.260	0.275
Discrepancy Function	0.009	0.009
Steiger-Lind RMSEA Index	0.037	0.044
[90% confidence boundarie]	[0.000 ; 0.234]	[0.000 ; 0.237]
RMS Standardized Residual	0.015	0.023
Joreskog Goodness of Fit Index (GFI)	0.995	0.996
Joreskog Adjusted Goodness of Fit Index (AGFI)	0.954	0.957
Akaike Information Criterion (AIC)	0.142	0.141
Browne-Cudeck Cross Validation Index	0.147	0.146
Bentler-Bonett Normed Fit Index (NFI)	0.993	0.987
Bentler Comparative Fit Index (CFI)	0.998	0.998
James-Mulaik-Brett Parsimonious Fit Index (PGFI)	0.165	0.165
Population Noncentrality Parameter (PNI)	0.001	0.002
[90% confidence boundarie]	[0.000 ; 0.055]	[0.000 ; 0.056]
Bollen's Rho (ρ)	0.958	0.924

A cluster analysis applied on the scores of the two first CCA axes produced four floristic groupings with more than 50% of dissimilarity between each pair of groups (Figures III.26 et III.27). The first group (G1) is characteristic of the iron-capped plateaux, and features *Combretum micranthum* and *Boscia angustifolia* as indicator species. Its flora also counts other frequent species such as *Acacia ataxacantha*, *B. senegalensis*, *Guiera senegalensis*, *Lannea acida* and *L. microcarpa*. This grouping was found to be negatively correlated with both *EFF* and *LFF* and is thus related to those areas where the overall fire frequency is low. Soils of G1 were relatively richer in organic matter and nitrogen, as well as in finer texture factions. The composition of the second group (G2) was characterized by a high frequency of *Acacia macrostachya* and *Dichrostachys cinerea* as indicator species, and also by *Burkea africana*, *Combretum nigricans*, *Crossopteryx febrifuga* and *Feretia apodanthera*; it constitutes a typical hillslope vegetation type. This grouping was correlated to *LFF*, fine soil texture (clay and silt) and shallow soils. The third floristic group (G3) has *Anogeissus leiocarpa* and *Combretum aculeatum* as indicator species. It was also characterized by the occurrence of *Acacia sieberiana*, *Philenoptera laxiflora*, *Piliostigma thonningii*, *Prosopis africana* and *Ziziphus mucronata*. This grouping was more typical of depressions and lower hillslopes communities. It was also correlated with *LFF* and with *soil nutrient*. The fourth group (G4) was characterized by *Combretum collinum* and *Combretum glutinosum* as indicator species, with also *Flueggea virosa*, *Gardenia ternifolia*, *Maytenus senegalensis*, *Strychnos spinosa*, *Terminalia avicennioides* and *Vitellaria paradoxa*. This grouping was correlated with *EFF*, *sand* and *soil depth* and was found over the (geomorphological) plains.

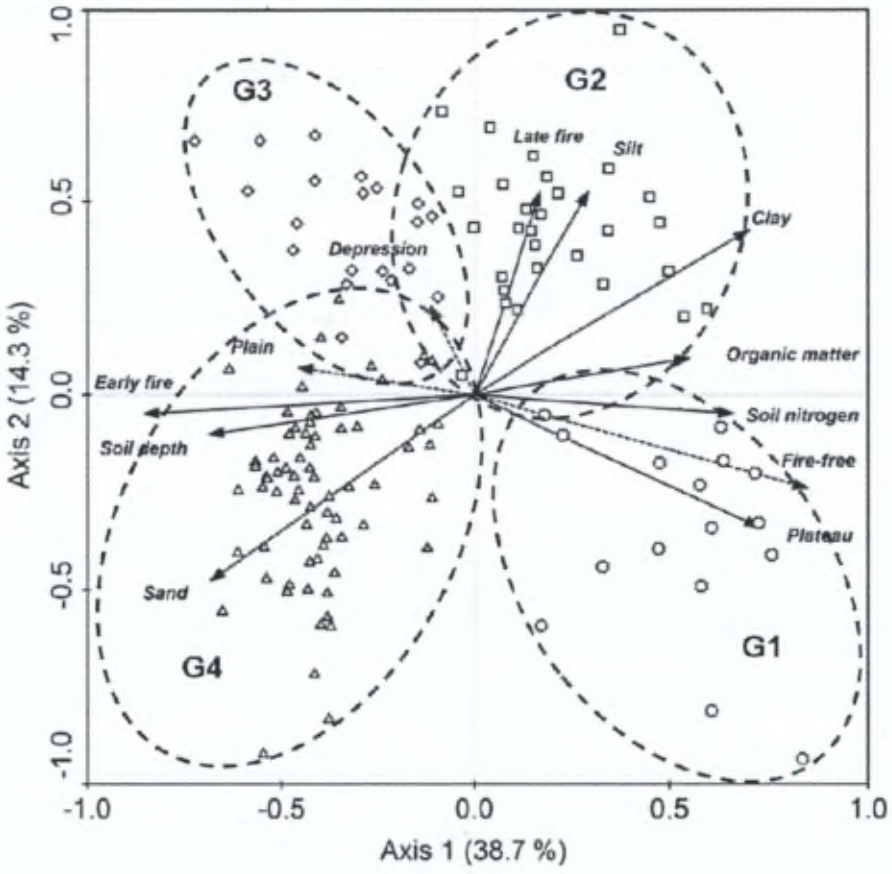

Figure III.26. Constrained ordination of the floristic plots with correlation of significant environmental variables (plain arrows) within the first plane of the Canonical Correspondence Analysis (CCA). Supplementary non-significant environmental variables (dotted arrows) added to further illustrate the axis 1 gradient. (Floristic groups obtained on the basis of hierarchical agglomerative polythetic cluster analysis are represented with symbols G1 to G4).

III.5.1. Variations of woody vegetation structure

The RDA on vegetation structure constrained by environment variables produced significant first ($F=22.66$; $p<0.01$) and second axes ($F=15.06$; $p<0.01$), explaining 16.70% and 11.60% of the structural table variance, respectively, and together summarizing 81.70% of the structure-environment relation (total explained variance=34.70%) (Tableau III.4). The results of partial RDA analyses showed that *Soil* variables had a stronger independent and total explanatory power (16.90% and 29.20%, respectively for I_S and I_S+J) than the *Fire* set (5.50% and 17.80%, respectively for I_F and I_F+J).

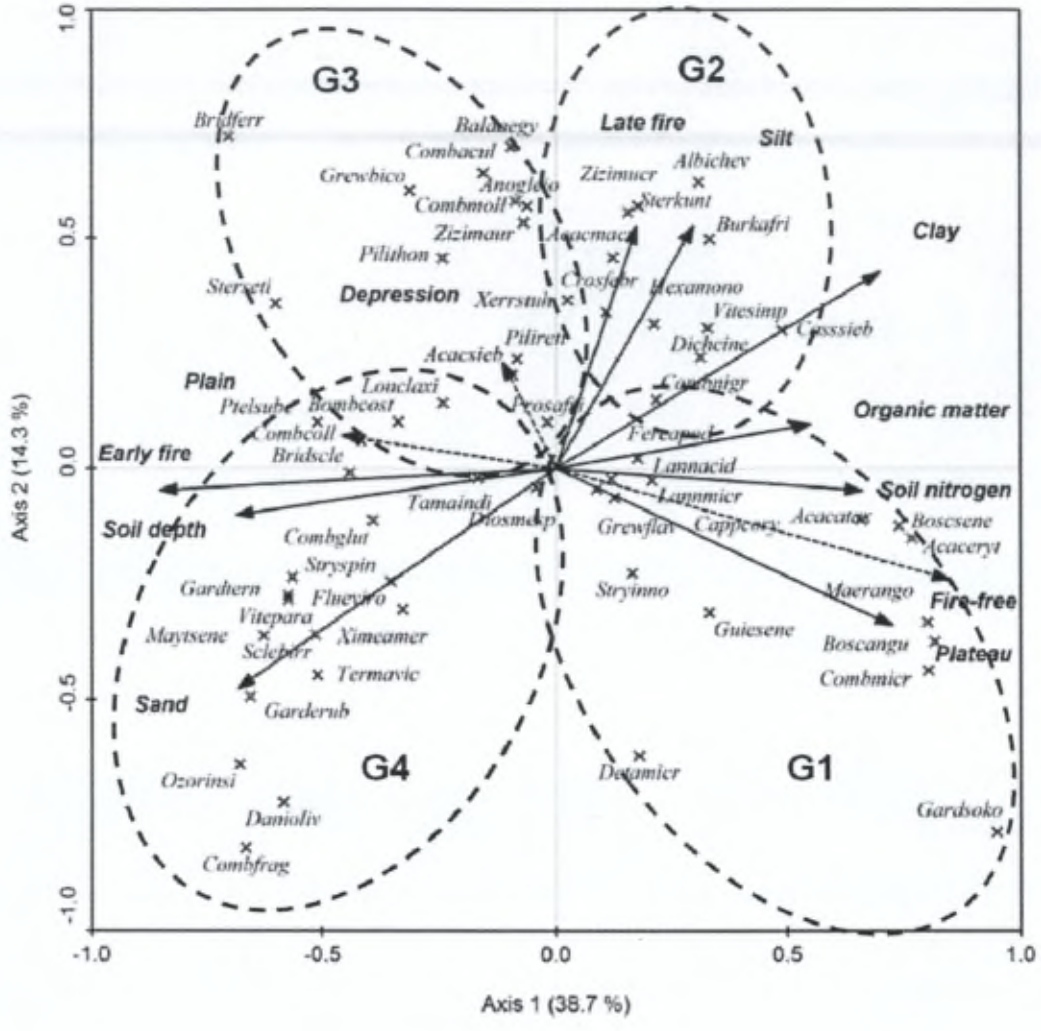

Figure III.27. Species distributions along the Canonical Correspondance Analysis (CCA) first two axes: Acacatax (*Acacia ataxacantha*), Acaceryt (*Acacia erythrocalyx*), Acacmacr (*Acacia macrostachya*), Acacsieb (*Acacia sieberiana*), Albichev (*Albizzia chevalieri*), Anogleio (*Anogeissus leiocarpa*), Balaaegy (*Balanites aegyptiaca*), Bombcost (*Bombax costatum*), Boscangu (*Boscia angustifolia*), Boscsene (*Boscia senegalensis*), Bridferr (*Bridelia ferrugina*), Bridscle (*Bridelia scleroneura*), Burkafri (*Burkea africana*), Cappcory (*Capparis corymbosa*), Casssieb (*Cassia sieberiana*), Combacul (*Combretum aculeatum*), Combcoll (*Combretum collinum*), Combfrag (*Combretum fragrans*), Combglut (*Combretum glutinosum*), Combmicr (*Combretum micranthum*), Combmoll (*Combretum molle*), Combnigr (*Combretum nigricans*), Crosfebr (Crossopteryx febrifuga), Danioliv (Daniellia oliveri), Detamicr (Detarium microcarpa), Dichcine (*Dichrostachys cinerea*), Diosmesp (*Diospyros mespiliformis*), Fereapod (*Feretia apodanthera*), Flueviro (*Flueggea virosa*), Garderub (*Gardenia erubescens*), Gardsoko (*Gardenia sokotensis*), Gardtern (*Gardenia ternifolia*), Grewbico (*Grewia bicolor*), Grewflav (*Grewia flavescens*), Guiesene (*Guiera senegalensis*), Hexamono (*Hexalobus monopetalus*), Lannacid (*Lannea acida*), Lannmicr (*Lannea microcarpa*), Phillaxi (*Philenoptera laxiflora*), Maerango (*Maerua angolensis*), Maytsene (*Maytenus senegalensis*), Ozorinsi (*Ozoroa insignis*), Pilireti (*Piliostigma reticulatum*), Pilithon (*Piliostigma thonningii*), Prosafri (*Prosopis africana*), Ptelsube (*Pteleopsis suberosa*), Sclebirr (*Sclerocarya birrea*), Sterkunt (*Stereospermum kunthianum*), Sterseti (*Sterculia setigera*), Stryinno (*Strychnos innocua*), Stryspin (*Strychnos spinosa*), Tamaindi (*Tamarindus indica*), Termavic (*Terminalia avicennioides*), Vitepara (*Vitellaria paradoxa*), Vitesimp (*Vitex simplicifolia*), Xerrstuh (*Xeroderris stuhlmannii*), Ximeamer (*Ximenia americana*), Zizimaur (*Ziziphus mauritiana*), Zizimucr (*Ziziphus mucronata*).

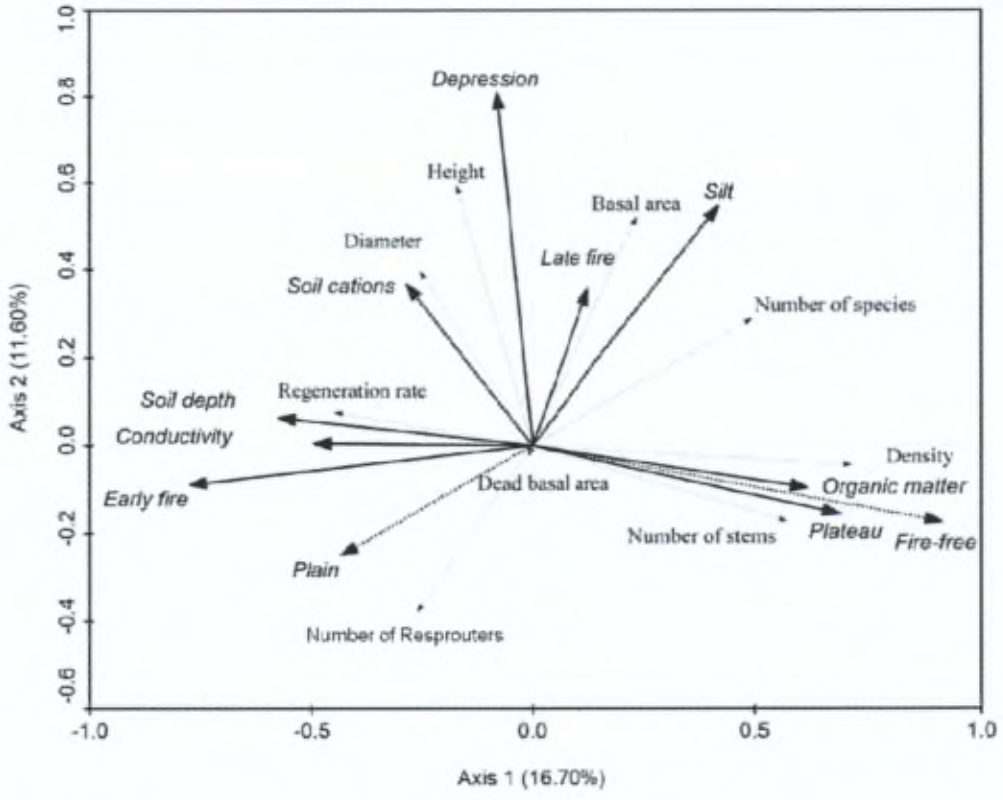

Figure III.28. Constrained ordination (RDA) of the plots following structural parameters of the woody vegetation (solid regular arrows) and correlation with significant environmental variables (solid bold arrows). Supplementary non-significant environmental variables (dotted arrows) are added to further interpret the axes.

The variance explained jointly by both variable sets (7.98%) was slightly lower than it was for species composition. In terms of axes correlations with structural parameters (Figure III.28), axis 1 was strongly correlated with *density* (r=0.68) and fairly strongly with *stem number* (r=0.54) and *species number* (r=0.47) while axis 2 was correlated with *height* (r=0.60) and *basal area* (r=0.51). With regard to environmental variables, axis 1 was correlated with *EFF* (r=-0.62), *plateau geomorphology* (r=0.54), *organic matter* (r=0.48) and *soil depth* (r=-0.46), whereas axis 2 was correlated with *depression geomorphology* (r=0.54), *silt* (r=0.35) and *LFF* (r=0.27). In the first RDA, according to the t-value associated to canonical regression correlation, *EFF* (r=-0.54; F=20.91; t=-5.06 and $p<0.01$) was most strongly correlated with axis 1 whereas *depression geomorphology* (r=0.69; F=20.91; t=6.57 and $p<0.01$) and *silt* (r=0.55; F=20.91; t=4.88 and $p<0.01$) were related to axis 2. The *dead basal area* was negatively correlated with *LFF* on RDA axis 2.

The structural equation model showed significant good fit to the woody vegetation data (χ^2=1.193; df=1; $p>0.1$) (Appendix 1), and explained 79% of the *Fire* set and 74% of the variation in woody vegetation structure (Figure III.25B). *Soil* had both a significant direct and

indirect effect on *Vegetation* and *Fire* via the woody vegetation structure (Tableau III.5). This influence of the woody layer structure on the fire regime can for instance be induced by the formation of dense shrub patches on the plateaux that interrupt the continuity of the flammable grass layer. The effect of *Fire* on woody vegetation structure was relatively small (but significant). Globally, *Soil* total effect was higher than *Fire*'s and the variation explained together by the sets of variables remained similar in the case of woody vegetation species composition.

In summary, vegetation on plateaux had low fire frequency, and was characterized by high density values as well as intense coppicing (Figure III.28), unlike the vegetation on the plains, which were affected by frequent early fires and lower densities of individuals and stem diameter and less species. The latter vegetation type had high regeneration rate and high average number of resprouts. In other words, frequent early fires occurred concomitantly with a woody vegetation structure characterized by smaller individuals and stem diameters (according to the thresholds chosen here). Late fires occurred mainly within vegetation with large mean diameter on silty soils that are found on lower hillslopes and in depressions.

III.6. DISCUSSION

The question of the influence of fire perturbation on savanna structure and composition is not new (Menaut 1990; Hoffmann 1998; Higgins et al 2007; Sawadogo 2009). However, studies linking landscape to regional scales are in fact quite scarce. Traditional approaches based on controlled experiments on fire-vegetation interaction have shown clear limitations (see Furley et al. 2008 for review), notably because the number of factors as well as the spatial and temporal scales to consider are large. Laris (2008) suggested that a "natural experiment" approach would achieve a higher level of realism and generality than field or laboratory experiments by considering "naturally" occurring differences and interactions in initial conditions, perturbations, or processes.

Our fire regime history map revealed a clear spatial variability pattern of fire regime, despite management practices aiming at generalizing early fire every year (Ecopas 2005). This could be explained by (or related to) the strong influence of natural factors such as vegetation characteristics, climate conditions and geomorphology on fire distribution (Mbow et al. 2003; Krawchuk et al. 2009). This variability of the fire regime in space and time has also been highlighted by other authors in the same area (Gregoire & Simonetti 2010) and in other West African savannas (Nielsen et al. 2003; Devineau et al. 2010), and some authors have expressed a critical view about the frequent "early fire for all" concept for savanna management (Laris 2002; Parr & Andersen 2006). Indeed, strong correlations are shown here between the fire regime and vegetation structure and composition as well as soil and physical geomorphology variables.

If we consider that the set of soil variables and the set of fire variables (i) take up redundant shares of variance, and (ii) that soil is more than twice as important as fire in explaining the structure and composition of the woody vegetation, we can suggest that it is likely that fire

regime is more a consequence of vegetation than the other way round. Of course one needs to be cautious with the fact that more variables (six) were included in the soil and topography set than in the fire regime set (two), which may possibly be causing a slight bias (Okland 1999). However, taking only two variables to characterize the soil might be insufficient to infer the range of its influences on the ecosystem. To depart from this issue, and to go further in the inference of possible causality chains, structural equation models were fitted to our data. Here, the concept of latent variables allows us to summarize the information contained in each set independently of the number of variables in each set. Here again, soil appears as a causal factor influencing fire behaviour through geomorphology and woody vegetation, which in turn also affects the susceptibility to fire. Moreover, Soil's direct effect on Fire can most likely be related to the unmeasured influence of the grass layer, which could also explain the nonsignificant direct effect of Flora on Fire.

Cause-and-effect relationships are not immediately accessible due to the correlative (as opposed to experimental) approach adopted in this study. Even a well-fitted structural equation model does not prove causal relationships (Bollen 1989). However, theory which guides both our model-building and model-fitting processes permits us to make inferences about the sign and strength of directional pathways (Grace 2006; Laughlin et al. 2007). The fact that compositional and structural gradients were correlated with edaphic gradients and to the overall geomorphology of the Park (plateau, hillslope, plain and depression) has been highlighted by Couteron & Kokou (1992). Obviously, the grass standing crop and composition are very influential in the timing of flammability and in conditioning fire intensity, a fact that seems to be confirmed by the strong direct effects of soil of fire regimes in the structural equation models. It would be difficult to conceive how this effect could be exerted other than via the grass layer. However, our study has focused on woody cover as an ultimate integrator of the ecosystem relationship with fire. Trees and shrubs may exert crucial feedbacks on the grass layer, and thereby influence fire behavior by modifying the microclimate, soil water and nutrient availability under their canopies (Breshears & Barnes 1999; Sankaran et al. 2005). This effect appears to be also confirmed in our structural equation models. For instance, unburned areas were generally observed on plateaux of the central area of the park, where shallower soils and the presence of self-organized shrub clumps limit the development of perennial grasses, in particular the density of perennial grass species (e.g. *Andropogon gayanus*) (light competition with large trees), and most of the herbaceous layer is discontinuous and made of annual grasses (Barbier et al. 2008; Diouf et al. 2010). This vegetation type is also characterized by the highest density and number of multi-stemmed species, soil organic matter and nitrogen rates due to the phenomena of litter accumulation and organic matter mineralization.

Concerning burned areas, the depression and lower hillslope geomorphological units are characterized by a finer soil texture with better water retention and cation exchange capacity. They moreover concentrate water run-on and thus support plant growth, possibly helping to escape the flame zone more quickly, but also favoring grass turgidity for a longer part of the dry season. As a consequence, this vegetation tends to allow only later fires (i.e. post-December) to spread. The plains geomorphological unit is characterized by deeper soils with a

coarse texture, and a continuous layer of mixed perennial and annual grasses species (Rabeil 2003). Grass drying occurs earlier, as do dependent fire events (Mbow et al. 2003; Van Wilgen et al. 2003), explaining the high frequency of early fires. The high regeneration and stump rejection rates are symptoms of high fire frequency (Hochberg 1994; Higgins et al. 2007).

About the relationships between species of woody plants and fire, our results based on thorough fire monitoring also confirm more casual observations by Couteron & Kokou (1992). Indeed they already classified *Gardenia sokotensis*, *B. angustifolia*, *C. micranthum* as indicators of fire-free habitat; *C. nigricans*, *C. febrifuga*, *D. cinerea* for moderately burned habitat; and *C. collinum, G. ternifolia, S. spinosa* and *C. glutinosum* as indicators of frequently burned habitats.

The elements mentioned above strongly suggest that the fire regime is largely constrained by soil characteristics and vegetation structure and composition (Beckage et al. 2009; Murphy et al. 2010), a fact well known by field practitioners (Devineau et al. 2010), which imposes caution when investigating the determinants of savanna structure. Importantly, late fires, which are often presented very destructive for the woody component of savannas, appeared to occur in vegetation comprising tall trees and large basal areas, corresponding to woody savannas found in mesic conditions. Moreover, the correlation between late fire and dead basal area happened to be negative. Although it is well known from controlled experiments in a given vegetation setting that late dry-season fires are more destructive than early dry season fires in terms of the woody component (Louppe et al. 1995), our results highlight the need for further field studies testing the interaction between the effect of fire timing, vegetation structure and the geomorphological context. The concept of early and late fire might in fact have a different meaning in lower topographic positions, where soil desiccation is delayed. Another point is that large trees can be less affected by fire-induced mortality because of the height of the buds, which can escape the flames ("Gulliver syndrome": Higgins et al. 2007) and because of greater bark thickness (Gignoux et al. 1997). Early fires, which are generally presented as a best management practice, in this case occur in vegetation with many small woody individuals and stems ("Oskar syndrome": Higgins et al. 2007), probably as a consequence of repeated fires.

A clear limitation of the snapshot (synchronous) approach to vegetation structure and composition adopted here is that we cannot assess how temporally stable or transient these relationships are. We are currently studying the temporal trends of reflectance and vegetation indices over the same study period to answer this question, but early results did not show any obvious trend that could be related to the fire regimes. It is also possible that vegetation either responded to average fire histories over longer periods than the seven years considered here (resulting in lag-effects), or to exceptional years which may not have occurred during the recording period (Bellingham and Sparrow 2000, Von Holle et al. 2003). Despite the above limitations, our intuition is that the prime determining factor in the savannas of our study area is geomorphology, which determines properties of the topsoil and to a large extent, vegetation structure, with the latter in turn influencing fire timing. Therefore, nature endogenously might

produce to some degree, the patchy fire management approach advised by Parr and Andersen (2006), with the consequence of limiting the importance of large scale uncontrolled fire events. So, to burn the park each year, the rangers should take into account the considered area's geomorphology for a better control of fire propagation, and the moisture status of the vegetation.

III.7. ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the Sustainable Use of Natural vegetation in West Africa project (SUN) (EU FP6 INCO-dev 031685), by a "Coopération Technique Belge (CTB)" PhD grant, and by the "Alice & David van Buuren" fund. Satellite image data are distributed by the Land Processes Distributed Active Archive Center (LP DAAC), located at the U.S. Geological Survey (USGS) Earth Resources Observation and Science (EROS) Center (lpdaac.usgs.gov). We thank the administration of W Park of Niger who authorized us to carry out our field work in the park; Arzika Tanimoune, Karim Saley, Boubé Morou and Maman M. Inoussa for their field assistance. We thank also Prof. David Ward, the co-ordinating editor and two anonymous reviewers for their useful comments.

Chapitre IV. Evaluation des effets du feu d'aménagement sur la diversité ligneuse des paysages semi-arides dans le Parc National du W du Niger (Sud-Ouest Niger).

IV.1. RESUME

La pertinence de l'usage du feu pour la gestion des paysages naturels semi-arides a été analysée dans le Parc National du W du Niger, à travers une évaluation des effets du feu sur la diversité ligneuse. Quatre communautés végétales ont été identifiées par classification hiérarchique ascendante des 137 relevés effectués selon un échantillonnage stratifié aléatoire basé sur le régime du feu (fréquence et saisonnalité). Ces communautés sont significativement corrélées aux régimes du feu identifiés (précoce, tardif, mixte ou non feu) le long des deux axes principaux d'une analyse des correspondances redressée (ACR). L'étude comparative des indicateurs structuraux de la diversité, des traits biologiques et stratégies d'adaptation des espèces, à l'échelle des communautés, suggère une bonne préservation de la diversité ligneuse sous une variété de régimes du feu. En effet, les espèces autochtones à affinité soudanienne prédominent, et les écosystèmes soumis aux différents régimes du feu sont relativement stables. La fréquence du feu semble plus influencer la diversité ligneuse que la saisonnalité du feu. Ainsi une l'alternance de feux précoce et tardif à fréquence modérée (régime mixte) semble favoriser un rehaussement de la diversité ligneuse dans un contexte climatique semi-aride.

Mots clés: Feu d'aménagement, Diversité ligneuse; Indices de diversité/similarité, Paysage semi-aride; Parc W; Niger.

TITLE: Assessment of prescribed fires effects on woody diversity of semi arid landscapes in the National W Park of Niger (Southern-West of Niger)

IV.2. ABSTRACT

The pertinence of fire using to manage semi-arid natural landscapes was analyzed in the W National park of Niger through an evaluation of fire effects on woody plants diversity. Four plants communities were identified by ascending hierarchical clustering of 137 relevés based on a random sampling procedure that was stratified according to fire regime (frequency and seasonality). These communities are significantly correlated to the identified fire regimes (early, late, mixed or no fire) along the two main axis of a Detrended Correspondences Analysis (DCA). The comparative study of the structural-diversity indicators, the species biological features and species adaptative strategies, at community scale, suggests a good conservation of woody plant diversity under a variety of fire regimes. Indeed, the native species with sudanian affinity prevail, and the fire-related ecosystems are relatively stable. In addition, fire frequency seems to influence the woody plants diversity more than fire seasonality. So, a moderate frequency of early and late fires alternately (mixed regime) seems to favour the raising of woody plant diversity in a semi-arid climatic context.

Keywords: Prescribed fire; Woody plant diversity; Diversity/Similarity index; Semi-arid landscape; Park W; Niger.

IV.3. INTRODUCTION

La biodiversité joue un rôle clé dans les processus écologiques au sein des écosystèmes (Hamilton 2005). Au niveau du règne végétal par exemple, la structure floristique d'un écosystème (composition et distribution des espèces) renseigne sur les interactions entre les différentes composantes de l'écosystème (Hacker et Gaines 1997), sur la susceptibilité des écosystèmes aux invasions (Smith et al. 2004, Hillebrand et al. 2008), et sur la structure trophique nécessaire à la stabilité du système (Petraitis et al. 1989, Silva 1996).

Dans les zones tropicales semi-arides, dominée par une végétation de type savane, la mise à feu fréquente de la végétation par les populations à des fins d'exploitation des ressources naturelles constitue un élément majeur de perturbation environnementale (Higgins et al. 2000). Plusieurs études ont en effet montré que la distribution spatio-temporelle des espèces était fortement influencée par les feux (Scholes et Archer 1997, Sankaran et al. 2005). Cette influence est corrélée au régime du feu (fréquence et saisonnalité) et à la composante écosystémique considérée (van Wilgen et al 1990, DeBano et al. 1998, Andersen et al. 2005). Sur la composante biodiversité, les effets du feu sont à la fois d'ordre direct par induction des phénomènes d'invasion et extinction différentielle des espèces (Hooper et al. 2005) et d'ordre indirect à travers la modification des conditions physiques prévalentes impliquant les diverses interactions et rétroactions entre composantes écosystémiques (Beckage et al. 2009). De même, la structure floristique actuelle d'un écosystème donné est le résultat des effets cumulés du feu sur la composition floristique et l'abondance relative des espèces au cours du temps (Hoffmann 1996), d'où la nécessité d'une reconstruction de l'historique du feu pour mieux cerner les différents régimes du feu et leurs effets respectifs sur la biodiversité (Song et al. 2011).

L'appréciation des effets du feu sur la biodiversité diffère selon les objectifs visés. Par exemple, le feu est devenu l'outil privilégié de gestion des ressources naturelles, particulièrement dans les aires protégées (Bloesch 1999). Ces dernières, depuis la conférence des Nations unies pour l'Environnement et le Développement de Rio de Janeiro en 1992, occupent une place de choix dans les politiques environnementales de conservation et de restauration de la diversité biologique face aux perturbations environnementales (Aubertin et Rodary 2008). Ce concept de conservation renvoie à la notion de stabilité des communautés végétales habituellement mesurée comme leur résistance ou résilience face aux perturbations, et dépendant de la structure floristique et la nature de la perturbation (Silva 1996). Selon la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell 1978), un nombre maximal d'espèces coexistent dans un milieu donné lorsque la perturbation est caractérisée par un niveau de fréquence ou intensité intermédiaire. Par conséquent, à travers une étude des effets du feu sur la biodiversité, la pertinence de la gestion contrôlée des feux au niveau des aires protégées telles que le Parc National du W du Niger, cadre de la présente étude, pourrait être évaluée et permettre une meilleure conservation de la biodiversité en zone tropicale semi-aride.

La présente étude évalue le rôle des feux dans la conservation et la restauration de la biodiversité en zone semi-aride, à travers une étude descriptive de la diversité biologique au

sein de communautés ligneuses soumises à différents régimes du feu. Nous formulons l'hypothèse que l'application systématique du feu précoce, préconisée dans la politique de gestion du Parc du W, permet une meilleure conservation de la biodiversité. Nous essayons donc de répondre aux questions suivantes : *(i)* les différents régimes du feu identifiés précédemment permettent ils de discriminer des communautés ligneuses ? *(ii)* la structure floristique des communautés ligneuses reflète t-elle l'adaptabilité des espèces aux régimes du feu ? *(iii)* la fréquence du feu est-elle le principal facteur de réduction de la biodiversité, conformément à la théorie de la perturbation intermédiaire dans un contexte semi-aride ? *(iv)* quel est le régime du feu qui favorise au mieux la richesse spécifique ? *(v)* le feu est-il un facteur de stabilité relative des communautés floristiques ?

IV.4. MATERIELS ET METHODES

IV.4.1. Zone d'étude

Le Parc Régional du W (10 242,8 km²) est une aire protégée transfrontalière (Bénin, Burkina Faso et Niger) bénéficiant d'une réglementation légiférée pour la conservation des ressources biologiques (Figure I.6). Il est situé dans la zone de transition climatique sahélo-soudanienne (White 1983) avec une température moyenne annuelle de 30°C et des précipitations moyennes annuelles variant de 650 à 850 mm selon un gradient latitudinal Nord-Sud (Mahamane 2005). La présente étude a été conduite dans sa partie Nord, la moins arrosée, située entre 11,90° et 12,58° Nord et entre 2,06° et 2,80° Est (Figure I.6) et correspondant à la portion nigérienne (environ 2 200 km²). Son relief, relativement plat (170-310 m d'altitude), est caractérisé par quatre principales unités géomorphologiques à savoir les plateaux à sol ferrugineux tropicaux plus ou moins lessivés et peu profond, les dépressions (bas-fonds) à sols de dépôts alluviaux et alluvio-colluvial à hydromorphie provisoire, les plaines à sol grossier assez profond et les versants à lithosols (Couteron et Kokou 1992). Ces caractéristiques géomorphologiques et pédologiques déterminent en partie la physionomie de la végétation de la zone d'étude qui correspond à un paysage savane c'est-à-dire une matrice savanicole ponctuée de tâches de forêt-galerie le long des cours d'eau et forêt sèche sur les plateaux (van Wilgen et al. 1990). Ces formations savanicoles à divers faciès couvrent plus de deux tiers de la surface du parc (Mahamane 2005, De Wispelaere 2004).

La politique de gestion du parc consiste à une mise à feu systématique et précoce de la végétation en saison sèche dans l'optique de protéger la végétation ligneuse contre les feux tardifs supposés plus destructifs ; de favoriser la repousse des herbacées pérennes et de permettre une bonne vision de la faune pour les touristes (Ecopas 2005). La saison des feux d'aménagement dure généralement d'octobre à mars de chaque année ; et selon le taux d'assèchement du couvert végétal, on distingue deux types de feux : feu de saison précoce (d'octobre à décembre) et feu de saison tardif (de janvier à mars) (cf. chapitre II). La majorité des feux sont de type précoce, conformément au plan de gestion. Quand aux feux tardifs, ils sont généralement liés à la transhumance illégale et au braconnage (Rabeil 2003).

IV.4.2.Collecte des données

Sur la base des trois régimes du feu (tardif, précoce et non feu) identifiés sur la carte de l'historique des feux (2002-2009) dans le parc W du Niger (cf. chapitre III), un échantillonnage aléatoire stratifié a permis de délimiter dans la zone d'étude 137 parcelles carrées de 0,09 ha chacune (30 x 30 m) (Figure III.24). Dans chaque parcelle (ou site de relevé), tous les individus ligneux identifiables (pour cause de passage du feu), de plus de 0,5 m de haut, ont été systématiquement recensés. Pour l'estimation de l'abondance des espèces d'un site, l'individu ligneux multicaule a été considéré comme un seul et unique individu, eu égard à l'état buissonnant des espèces ligneuses de la zone d'étude (Couteron et Kokou 1992). L'identification des espèces est basée sur les travaux de Arbonnier (2004) et la nomenclature suivie est celle de "*African Plants Database*" (version 3.3.2, Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève et *South African National Biodiversity Institute*, Pretoria, SA, janvier 2012). La détermination du type biologique des espèces est basée sur la classification de Raunkiaer (1932) adaptée à la flore tropicale par Trochain (1966 cité par Saadou 1990). La chorologie des espèces s'est référée à la classification phytogéographique de White (1983) et à la base de données floristiques "Tropicos" (http://www.tropicos.org, *Missouri Botanical Garden*, janvier 2012). Le nombre de feux (fréquence) par période d'occurrence (tardif, précoce ou non feu) a été noté pour chaque site à partir des données de la carte de fréquence des feux du chapitre III.

IV.4.3.Analyses des données

Quatre communautés floristiques ont été définies par regroupement hiérarchique ascendant des relevés (données d'abondance des espèces) ayant de fortes affinités selon la méthode d'agrégation "*flexible beta*" (Lance et Williams 1967) basée sur la distance de similarité relative de Sørensen (McCune et Grace 2002). Cette classification permet d'obtenir des effectifs suffisants pour acquérir une bonne compréhension écologique des processus impliqués dans la distribution des espèces (Smith et al. 1997, Gourlet-Fleury et al. 2005). Pour vérifier si le feu est l'un des facteurs majeurs de variation dans la distribution floristique des communautés supposée unimodale (ter Braak et Smilaeur 2002), une ordination des relevés par Analyse des Correspondances Redressée (ACR) (Hill et Gauch 1980) a été appliquée. Les biais introduits dans la détection des gradients par les espèces rares et les valeurs extrêmes ont été réduits en retenant uniquement les espèces présentes dans plus de deux relevés et en standardisant les données floristiques (données centrées réduites) (McCune et Grace 2002). La relation entre les axes de l'ACR et les régimes du feu a été évaluée à travers le coefficient de corrélation de Pearson. Les espèces caractéristiques de chaque communauté ont été identifiées en calculant la valeur indicatrice (VI) des espèces par la méthode IndVal (Dufrêne et Legendre 1997) afin d'évaluer la fidélité et la concentration de l'abondance des espèces dans chaque groupe. Seules les espèces indicatrices, significatives au risque $\alpha = 5$ %, ont été retenues pour déterminer l'optimum et l'amplitude (ou tolérance) écologiques des espèces à la fréquence des feux (Thioulouse et Chessel 1992). Ainsi des courbes de réponses, expression de la position moyenne et écart-type par optimisation de la variance entre les occurrences moyennes des espèces vis-à-vis de chaque régime du feu, ont été élaborées.

La diversité ligneuse des différentes communautés relatives aux régimes du feu a été caractérisée à partir des indicateurs structuraux (ou indices) de diversité au sein (diversité α) et entre les communautés (diversité β) (Whittaker 1977). L'utilisation à la fois de plusieurs de ces indices qui diffèrent selon leur sensibilité à la richesse spécifique ou à l'abondance des espèces permet par convergence des résultats qui y sont issus d'extraire le maximum d'information pour conclure sur la valeur des faits biologiques (Magurran 2004). Ainsi, la diversité alpha a été estimée par les trois indices ci-après qui diffèrent par le poids qu'ils donnent aux espèces rares.

(i) L'inverse de l'indice de Simpson (1949). L'indice de Simpson ou indice de répartition des individus entre les espèces d'une communauté, est la probabilité que deux individus appartiennent à la même espèce. Prendre l'inverse de cet indice permet d'exprimer la diversité en termes de nombre effectif d'espèces et a pour particularité de donner peu de poids aux espèces rares (Magurran 2004):

$$D=\sum_{i=1}^{S_{Obs}} (n_i(n_i-1)/N(N-1)) \qquad \text{(Équation 1)}$$

avec S_{Obs}, le nombre total d'espèces observées dans une communauté considérée ; N, le nombre total d'individus et n_i le nombre d'individus de l'espèce i dans cette communauté.

(ii) L'indice de raréfaction. Cet indice est une généralisation de l'indice de Simpson à N individus qui consiste à retracer, à travers une courbe de raréfaction, l'évolution des espèces attendues (S_{Obs} de Mao Tau) en fonction du nombre moyen d'individus attendus N_{at}. Au plus le paramètre N_{at} augmente, au plus le poids donné aux espèces rares augmente. Nous avons choisi d'utiliser la valeur maximale de N pour chacune des communautés végétales étudiées. Ainsi N_{at} a été estimé selon la formule (Gotelli et Colwell 2001) :

$$N_{at}=N\left(\frac{Q}{Q_{max}}\right) \qquad \text{(Équation 2)}$$

avec N le nombre total d'individus dans l'ensemble des parcelles ($Qmax$) de la communauté, et Q le nombre de parcelles considéré.

(iii) Indice d'équitabilité de Simpson $E_{1/D}$ (Smith et Wilson 1996). Insensible à la richesse spécifique, cet indice renseigne sur l'équilibre entre les effectifs des différentes espèces de la communauté. Sa valeur, calculée à partir de la formule ci-dessous varie de 0 à 1 : une faible équitabilité traduit une répartition très irrégulière des effectifs entre les espèces, correspondant de fait à des phénomènes de forte dominance.

$$E_{1/D}= (1/D)/S_{Obs} \qquad \text{(Équation 3)}$$

Les indices de diversité sont reconnus être fortement influencés par l'effort d'échantillonnage (Colwell et Coddington 1994). Ainsi, dans l'optique d'apprécier l'effort de notre échantillonnage, l'estimateur non paramétrique $\hat{S}_{Chao1}$, basé sur l'abondance relative des

espèces et estimant les espèces "existantes non observées" à partir de celles observées une ou deux fois, a été calculé selon l'équation (Chao 1984) :

$$\hat{S}_{Chao1} = S_{Obs} + \frac{f_1(f_1-1)}{2(f_2+1)} \qquad \text{(Équation 4)}$$

avec f_n le nombre d'espèces observées n fois dans une communauté considérée, et S_{Obs} (ou richesse spécifique) le nombre total d'espèces ligneuses observées dans cette communauté.

Pour comparer la diversité α des communautés, nous avons adopté l'approche d'interpolation en une fonction asymptote des valeurs d'indice de diversité en fonction de l'effort d'échantillonnage (Soberon et Llorente 1993).

Le complément de l'indice de similarité de Morisita-Horn (C_{MH}), (Wolda 1981), insensible à la richesse spécifique et à l'effort d'échantillonnage mais hautement sensible aux espèces abondantes (Chao et al. 2006) a été utilisé pour évaluer la diversité β (=1- C_{MH}). Cet indice est estimé sur la base de l'abondance relative des espèces au sein de chaque paire de communautés floristiques selon la formule suivante (Magurran 2004) :

$$C_{MH} = \frac{2\sum(n_i\, m_i)}{\left(\frac{\sum n_i^2}{N^2} + \frac{\sum m_i^2}{M^2}\right)(NM)} \qquad \text{(Équation 5)}$$

avec n_i, m_i le nombre d'individus de l'espèce i, et N, M le nombre total d'individus respectivement dans les communautés 1 et 2 considérées. Sa valeur est comprise entre 0 (communautés dissemblables) et 1 (similarité maximale). Nous avons donc retenus dans cette étude que deux communautés sont floristiquement semblables (faible diversité β) si la valeur de C_{MH} est supérieure à 0,5 et dissemblables si cette valeur est inférieure à 0,5 (diversité β élevée).

Le C_{MH} intra-communauté (c'est-à-dire entre les sites de relevé d'une même communauté) a également été calculé afin d'évaluer l'homogénéité floristique des communautés. Une analyse de variance (ANOVA) à un facteur (communauté végétale) suivie du test non-paramétrique de comparaison multiple de Kruskal-Wallis a été appliquée pour tester la significativité au seuil α=5%, de la différence entre les valeurs moyennes des C_{MH} intra-communautés. Les analyses ont été effectués dans les programmes EstimateS 8.2.0 (43) et R (R Development Core Team 2010).

IV.5. RESULTATS

Au total, 24510 individus ligneux ont été inventoriés sur les 137 sites couvrant une aire globale de 12,33 ha, soit 179 ± 98 individus par site. Cette flore totale compte 76 espèces reparties dans 55 genres et 21 familles (Tableau IV.7; Annexe 3).

Tableau IV.7. Composition taxonomique, Affinités chorologiques et Types biologiques de la flore ligneuse totale et des communautés floristiques identifiées (G1, G2, G3 et G4) selon un gradient de régime du feu au niveau du Parc National du W du Niger : G1 correspond à la communauté floristique à forte fréquence de Non-feu ; G2 celle à forte fréquence de feu précoce ; G3 la communauté floristique à forte fréquence de feu tardif ; et G4 celle à fréquence mixte de feu précoce et tardif. GC = affinité Guinéo-congolaise, SZ = affinité Soudano-zambézienne, Sah.S = affinité Saharo-sindienne.

Communauté floristique		G1	G2	G3	G4	Totale
Nombre de sites de relevé		27	51	36	23	137
Taxonomie	Nombre de familles	18	20	18	17	21
	Nombre d'espèces	50	63	58	54	76
	Nombre de genres	37	46	41	38	55
Chorologie mondiale	Aficaine (%)	80,00	82,54	79,31	77,78	77,63
	Afro-Malgache (%)	6,00	6,35	6,90	9,26	7,89
	Paléotropicale (%)	12,00	6,35	8,62	7,41	9,21
	Pantropical (%)	2,00	4,76	5,17	5,56	5,26
Chorologie en Afrique	GC-SZ (%)	30,00	28,57	24,14	29,63	30,26
	GC-SZ-Sah.S (%)	2,00	1,59	3,45	3,70	2,63
	SZ (%)	50,00	52,38	55,17	46,30	50
	SZ-Sah.S (%)	18,00	17,46	17,24	20,37	17,10
Types Biologiques	Lianes (%)	6,00	3,17	5,17	5,56	6,58
	Microphanénophyte (%)	72,00	69,84	68,97	74,07	68,42
	Mésophanérophyte (%)	6,00	9,52	10,34	7,41	10,53
	Nanophanérophyte (%)	16,00	17,46	15,52	12,96	14,47

IV.5.1. Communautés floristiques et régimes du feu

Quatre communautés végétales (G1, G2, G3 et G4) ont été identifiées sur la base de la similarité floristique des relevés et de l'abondance relative des espèces (Figure IV.29). Elles sont fortement corrélées ($p<0,001$) aux deux premiers axes de l'ACR qui résument 76,45 % de la variance totale ($r=0,86$ pour l'axe 1 et $r=0,72$ pour l'axe 2). Ces axes sont également significativement corrélés aux variables feu ($r=0,72$; $p<0,001$ pour l'axe 1 et $r=0,65$; $p<0,001$ pour l'axe 2). L'axe 1, le mieux corrélé aux variables "*feu précoce*" et "*non feu*" ($r=0,68$; $p<0,001$) ainsi qu'aux communautés G1 et G2 (respectivement $r=0,70$ et $r=0,59$; $p<0,001$), exprime un gradient de fréquence de feu précoce. Quant à l'axe 2, il exprime un gradient de fréquence de feu tardif car mieux corrélé à la variable "*feu tardif*" ($r=0,23$; $p<0,001$) et aux communautés G3 et G4 (respectivement $r=0,44$ et $r=0,43$; $p<0,001$). La communauté G1 correspond ainsi à un peuplement ligneux rarement ou pas du tout parcouru par les feux (communauté à non feu), et G2 à un peuplement ligneux fréquemment parcouru uniquement par les feux précoces. Quand aux communautés G3 et G4, elles correspondent respectivement aux peuplements ligneux parcourus uniquement par des feux tardifs et par des feux à la fois précoce et tardif.

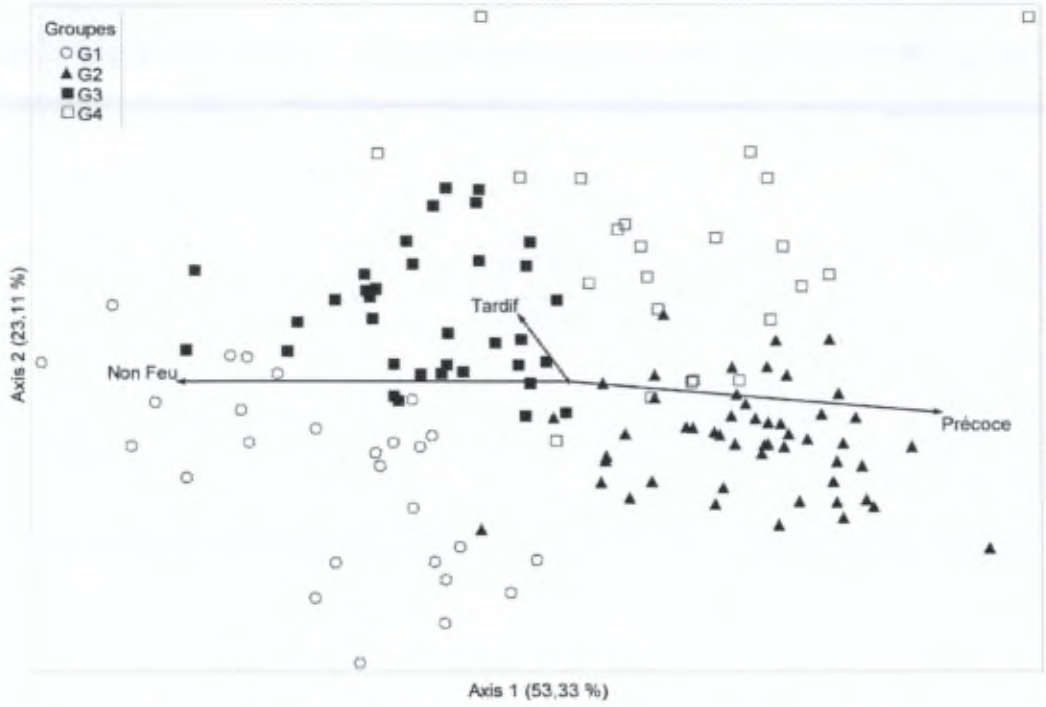

Figure IV.29. Premier plan factoriel de l'Analyse des Correspondances Redressée (ACR) du tableau (76 espèces x 137 relevés) et leurs corrélations (gradients) avec les variables feu et les communautés floristiques (G1, G2, G3 et G4) déterminés par classification hiérarchique ascendante : G1 (cercle) correspond à la communauté floristique à forte fréquence de non-feu ; G2 (triangle) la communauté floristique à forte fréquence de feu précoce, G3 (carré plein) la communauté floristique à forte fréquence de feu tardif ; et G4 (carré vide) la communauté floristique à fréquence mixte de feu précoce et tardif.

IV.5.2. Traits biologiques et affinités chorologiques des espèces

Avec une structure verticale microphanérophytique (< 8 m de haut), la flore totale est très largement dominée par les espèces africaines (A) et Soudano-Zambéziennes (SZ), avec toutefois, des proportions de Guinéo-Congolaises (GZ) et Saharo-Sindiennes (Sah.S) assez élevées. Cette même tendance s'observe au niveau de chacune des communautés (Tableau IV.7). Cependant, une comparaison des flores permet de constater que les communautés à feu comptent beaucoup plus d'espèces pantropicales, tandis que la proportion la plus élevée de paléotropicales s'observe au niveau de G1. Les communautés à feu tardif (G3 et G4) possèdent le plus grand nombre d'espèces africaines à large distribution (GC-SZ-Sah.S). Cependant, G3 se distingue de G4 par une forte proportion des SZ. Les spectres biologiques des communautés sont présentés dans le tableau IV.7. Les communautés G1, G2 et G3 renferment respectivement le plus grand nombre de nanophanérophytes, de microphanérophytes et de mésophanérophytes.

La prédominance des Fabaceae (28%), Combretaceae (15%) et Capparaceae (9%) en termes de nombre d'espèces au niveau de la flore totale se maintient dans la flore de chacune des communautés (Figure IV.30). Il est à noter toutefois l'absence de certaines familles telles que les Polygalaceae, Rhamnaceae et Sapotaceae dans G1 ; Lamiaceae dans G3 et G4 et Burseraceae dans G2 et G3.

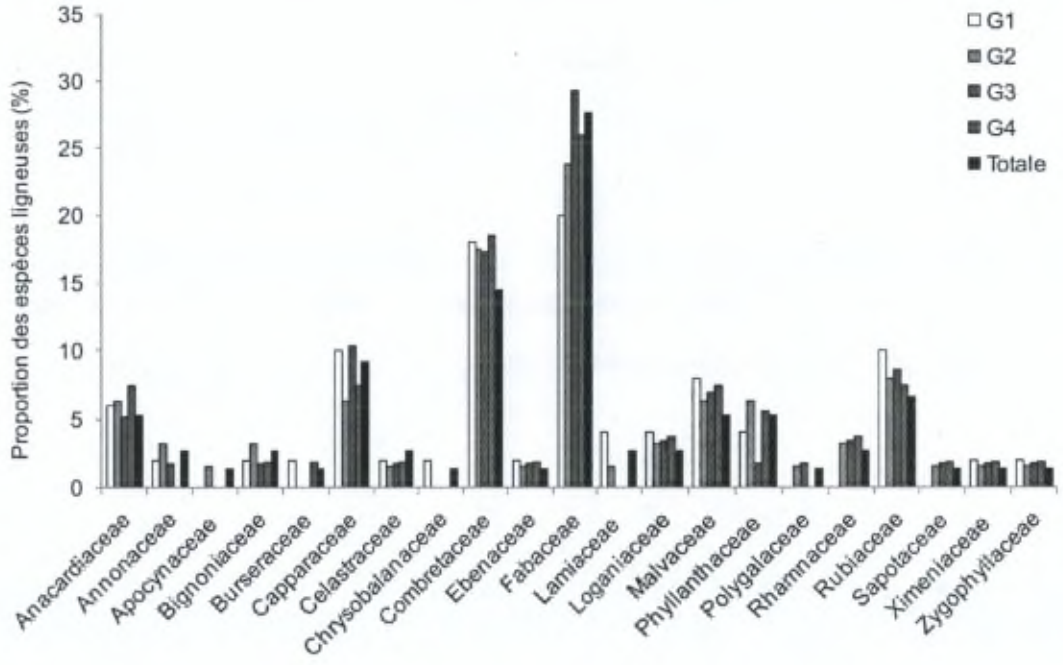

Figure IV.30. Histogramme de distribution des espèces ligneuses au sein des familles floristiques composant la flore étudiée (Totale) et les communautés floristiques identifiées selon le gradient régime du feu (G1 à G4) dans les savanes du Parc National du W du Niger : G1 correspond à la communauté floristique à forte fréquence de Non-feu ; G2 celle à forte fréquence de feu précoce ; G3 la communauté floristique à forte fréquence de feu tardif ; et G4 celle à fréquence mixte de feu précoce et tardif.

La proportion des Combretaceae demeure relativement constante dans les quatre communautés. Par contre, la proportion des Capparaceae est plus faible dans les communautés à feu unique et celle des Fabaceae relativement plus importante dans les communautés à feu tardif (Figure IV.30).

IV.5.3. Espèces indicatrices des communautés

Trente et une espèces significativement indicatrices des communautés ont été identifiées (Annexe 4). La communauté G1 est caractérisée par *Guiera senegalensis* G.F. Gmel., *Boscia angustifolia* A. Rich., *Combretum micranthum* G. Don. et *Gardenia sokotensis* Hutch., des espèces intolérantes aux feux (Figure IV.32). La G2 est caractérisée par *Terminalia avicennioides* G. et Perr., *Combretum glutinosum* Perr. ex DC., *Strychnos spinosa* Lam., *Combretum collinum* Fresen. et *Pteleopsis suberosa* Engl. et Diels., des espèces plutôt tolérantes au feu précoce (Figure IV.32). Pour la G3, elle est caractérisée par des espèces tolérantes au feu tardif comme *Acacia macrostachya* DC., *Dichrostachys cinerea* L. Wight et Arn., *Combretum nigricans* Lepr. ex Guill. Et Perr., *Anogeissus leiocarpa* (DC.) Guill. et Perr.

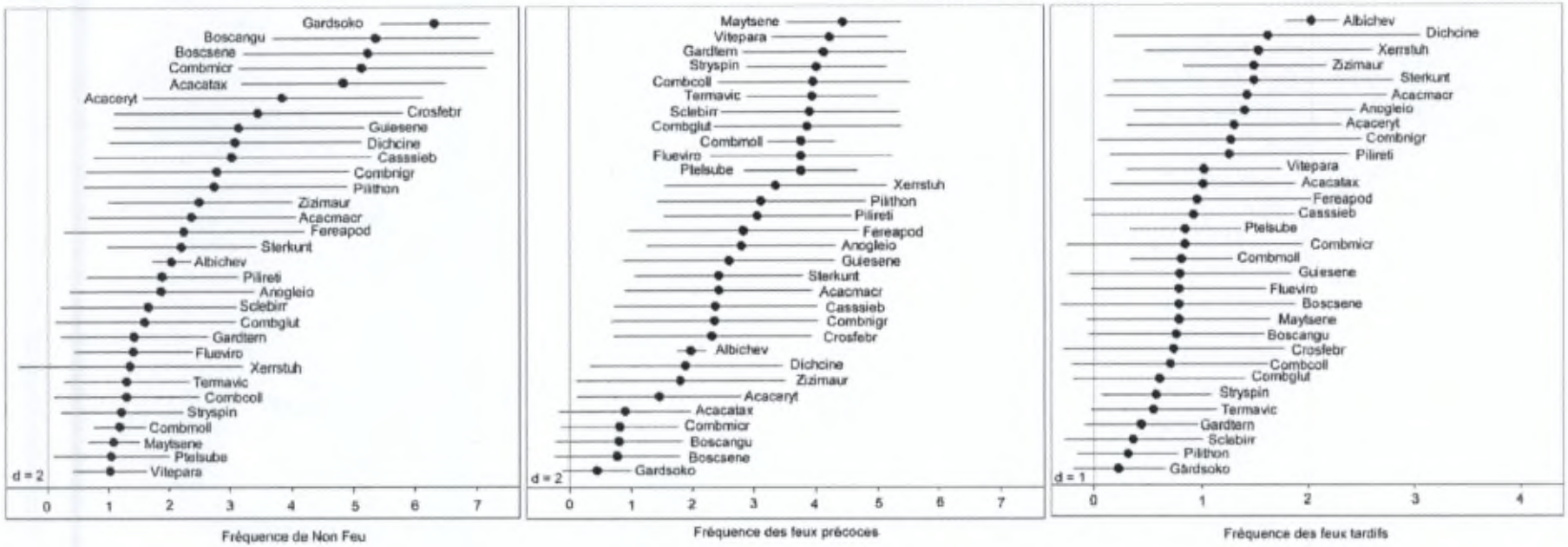

Figure IV.31. Amplitude écologique (ou Tolérance) des espèces ligneuses savanicoles du Parc National du W le long du gradient de fréquence **et** de saisonnalité du feu : position moyenne et écart-type. Seules les espèces indicatrices des communautés floristiques identifiées par rapport au gradient feu sont représentées : Acacatax (*Acacia ataxacantha* DC.), Acaceryt (*Acacia erythrocalyx* Brenan), Acacmacr (*Acacia macrostachya* DC.), Albichev (*Albizia chevalieri* Harms), Anogleio (*Anogeissus leiocarpus* (DC.) Guill. et Perr.), Boscangu (*Boscia angustifolia* A. Rich.), Boscsene (*Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. ex Poiret), Casssieb (*Cassia sieberiana* DC.), Combcoll (*Combretum collinum* Fresen.), Combglut (*Combretum glutinosum* Perr. ex DC.), Combmicr (*Combretum micranthum* G. Don.), Combmoll (*Combretum molle* R. Br.ex G. Don.), Combnigr (*Combretum nigricans* Lepr.ex Guill & Perr.), Crosfebr (*Crossopteryx febrifuga* (Afz.ex G.Don.) Benth), Dichcine (*Dichrostachys cinerea* L. Wight & Arn.), Fereapod (*Feretia apodanthera* Del.), Flueviro (*Flueggea virosa* (Roxb. ex Willd.) Voigt subsp. Virosa), Gardsoko (*Gardenia sokotensis* Hutch.), Gardtern (*Gardenia ternifolia* Schum. et Thonn.), Guiesene (*Guiera senegalensis* J.F.Gmel.), Maytsene (*Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell.), Pilireti (*Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst), Pilithon (*Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redhead), Ptelsube (*Pteleopsis suberosa* Engl. et Diels.), Sclebirr (*Sclerocarya birrea* (A.Rich.) Hochst), Sterkunt (*Stereospermum kunthianum* Cham.), Stryspin (*Strychnos spinosa* Lam.), Termavic (*Terminalia avicennioides* G. et Perr.), Vitepara (*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn.), Xerrstuh (*Xeroderris stuhlmannii* (Taub.) M. & E.P.Sousa), Zizimaur (*Ziziphus mauritiana* lam.).

Au sein de la G4, les espèces caractéristiques sont de trois catégories: *Flueggea virosa* (Roxb. ex Willd.) Voigt., *Feretia apodanthera* Del. et *Crossopteryx febrifuga* (Afz. ex G. Don.) Benth qui ont des optimums correspondant aux fréquences modérées des feux (Figure IV.31) ; *Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell. et *Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn. inféodées aux grandes fréquences de feu précoce ; et *Xeroderris stuhlmannii* (Taub.) M. et E.P. Sousa et *Stereospermum kunthianum* Cham. à optimums situés dans les fortes fréquences de feu tardif. L'ensemble de ces espèces se sont adaptées aux différents régimes de feu et peuvent, par conséquent, être considérées comme des espèces pyrophytes typiques.

IV.5.1. Diversité floristique

Malgré un écart assez important du nombre de sites de relevé entre les différentes communautés (Tableau IV.7), le taux d'échantillonnage, par rapport à l'estimateur de la richesse spécifique estimée ($\hat{S}_{Chao1}$), est globalement satisfaisant car précis à plus de 75% pour chacune des communautés (Tableau IV.8). Cette bonne précision de l'échantillonnage est corroborée par les courbes d'interpolation des richesses spécifiques observées et estimées pour les différentes communautés qui convergent vers une asymptote pour un effort d'échantillonnage élevé, sauf pour la G2 (Figure IV.32).

Il en est de même pour les courbes cumulatives des singletons et doubletons qui présentent un plateau au-delà d'un certain seuil de l'échantillonnage à partir duquel la chance de rencontrer de nouvelles espèces rares est faible. Par contre pour la G2, plus l'échantillon est grand, plus la chance de rencontrer ces espèces rares est grande, surtout des espèces à un seul individu.

Tableau IV.8. Valeurs des indices de diversité spécifique (1/D), d'équitabilité (E1/D) et de similarité (C_{MH}) sur l'ensemble des sites de relevé de chacune des quatre communautés floristiques identifiées (G1, G2, G3 et G4) dans le Parc National du W du Niger. G1 est associé à l'absence de feu; G2 à la variable « forte fréquence de feu précoce » ; G3 à la variable « forte fréquence de feu tardif » ; et G4 à la variable « fréquence mixte de feu précoce et tardif ». Une même lettre (A, B ou C) indique une différence non significative de la valeur du paramètre considéré entre les communautés pour le test de Kruskal-Wallis au seuil α=5%.

Communauté floristique	G1	G2	G3	G4
Richesse spécifique observée	50	63	58	54
$\hat{S}_{Chao1}$	52,63 ± 2,83	81,20 ± 13,16	62,20 ± 4,32	57,68 ± 3,61
1/D	5,13	6,55	5,42	11,65
$E_{1/D}$	0,55	0,59	0,62	0,72
C_{MH} intra-communauté:	0,67 ± 0,20	0,61 ± 0,22	0,74 ± 0,14	0,52 ± 0,23
Kruskal-Wallis :($F = 88,357$; $ddl = 3$; $p < 0,001$)	A	B	C	D

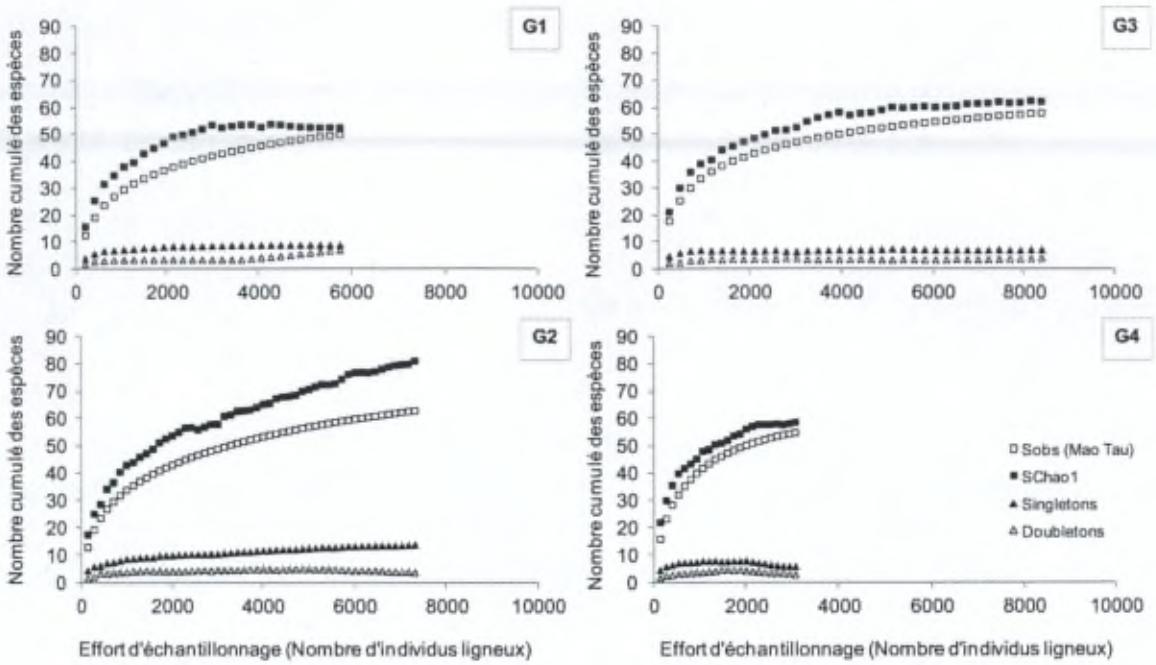

Figure IV.32. Courbes d'interpolation de la richesse spécifique observée sur le nombre total d'espèces attendu (S_{Obs} Mao Tau), de la richesse spécifique estimée par l'estimateur Chao 1 $\hat{S}_{Chao1}$, des singletons et doubletons (espèce représentée, respectivement par un seul individu et par deux individus dans l'échantillon) en fonction de l'effort d'échantillonnage exprimé ici par le nombre total des individus inventoriés dans les communautés floristiques G1 (sans feu), G2 (à feu précoce), G3 (à feu tardif) et G4 (à feu précoce et tardif).

La comparaison, deux à deux, des courbes de raréfaction des espèces par communauté floristique révèlent une différence de richesse spécifique entre les communautés (Figure IV.33). En effet, quel que soit la taille de l'échantillonnage (ou échelle d'observation), G1 est significativement la moins riche par rapport aux communautés à feu précoce (G2 et G4) ; et G4 la plus riche des communautés.

Quand aux communautés à feu unique précoce ou tardif (G2, G3), elles présentent des richesses spécifiques relativement égales à un niveau d'échantillonnage faible (< 3000 individus). Toutefois, à une taille d'échantillonnage élevée, la communauté à feu purement précoce (G2) est significativement plus riche que la communauté à feu purement tardif (G3) dont la richesse spécifique est relativement proche de celle de G1. Cette tendance générale observée au niveau de la richesse spécifique inter-communautés se confirme à travers les courbes cumulatives de l'inverse de l'indice de diversité de Simpson *1/D* (Figure IV.34). En effet, la communauté G4 demeure la plus riche et diversifiée. Quant à la communauté G2, en dépit de son nombre élevé d'espèces rares, présente également une plus grande diversité en termes d'espèces abondantes que G1 et G3. Selon les courbes d'équitabilité $E_{1/D}$, les individus ligneux sont les plus équitablement reparties entre les espèces au niveau de la G4, suggérant ainsi un nombre d'espèces co-dominantes plus élevé ; tandis que G1 présente une forte dominance de quelques espèces seulement. Parmi les communautés à régime unique dont le nombre d'espèces abondantes est relativement plus proche de celui de G1 que de G4, la G2 se

caractérise par un nombre d'espèces abondantes plus élevé que G3, confirmant ainsi la plus grande diversité de G2 par rapport à G3.

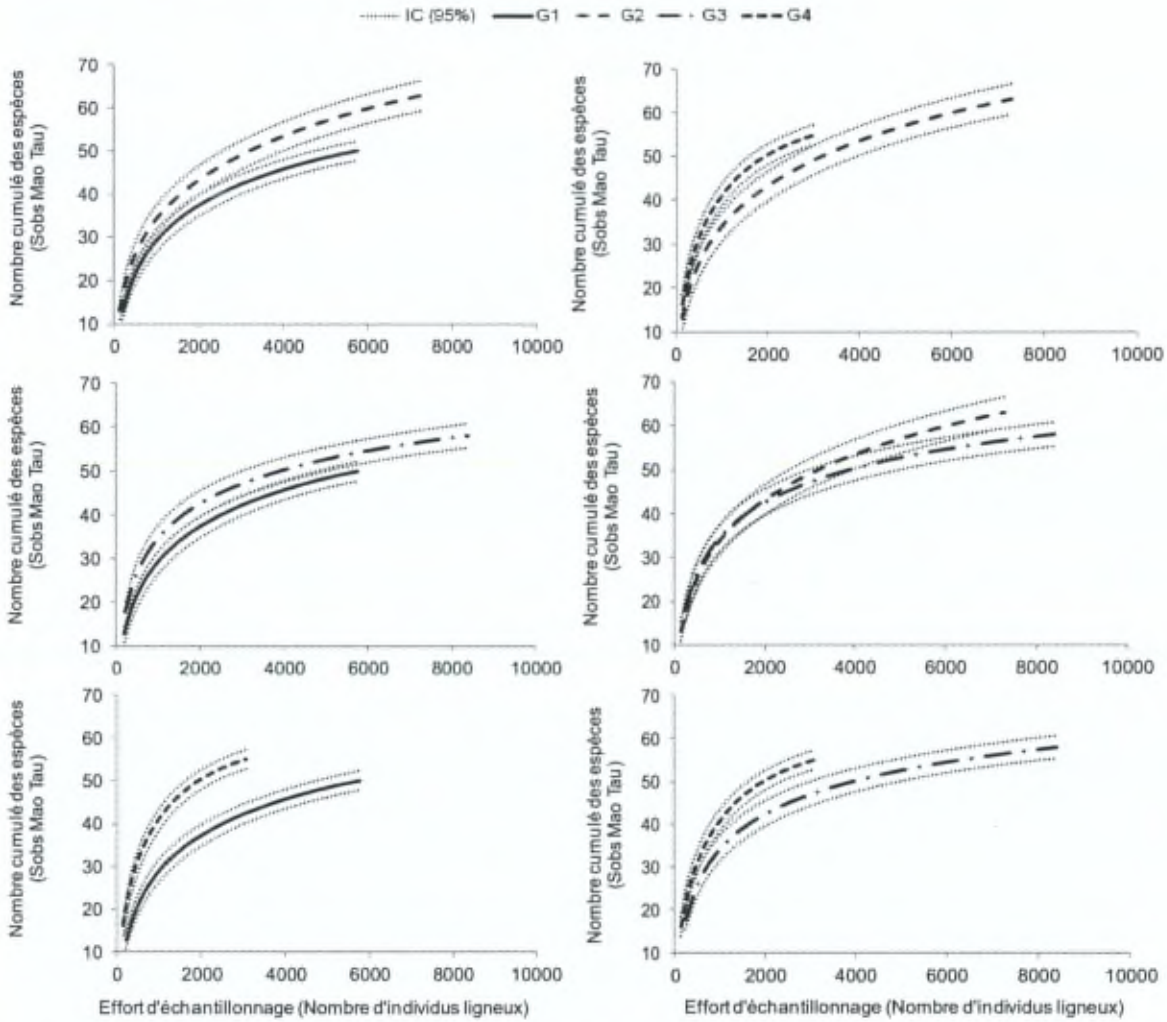

Figure IV.33. Comparaison deux à deux des courbes de raréfaction des communautés floristiques G1 (sans feu), G2 (à feu précoce), G3 (à feu tardif) et G4 (à feu précoce et tardif). IC est l'intervalle de confiance de la courbe de raréfaction à 95%.

La valeur des indices de similarité intra-communauté suggèrent une homogénéité floristique au sein des communautés (C_{MH} > 0,50), mais relativement différente d'une communauté à l'autre (Tableau IV.8). La plus forte homogénéité s'observe au niveau de la G3, tandis que la plus faible caractérise la G4 malgré son faible nombre d'espèces rares. Or, quand une communauté compte plus d'espèces rares, le nombre d'espèces communes entre les sites diminue. Ce qui explique sans doute les niveaux de dissimilarité floristique les plus significativement élevés dans la G1 et G2. A l'échelle des communautés, la plus grande similarité floristique (β=0,241) s'observe entre G1 et G4, tandis que la plus faible (β=0,735) est détectée entre G1 et G3 (Tableau IV.9). Par ailleurs, un niveau de diversité β relativement égal (β=0,63) caractérise la G4 d'une part et les deux communautés à feu unique. Quant à la structure floristique de G2, elle est relativement plus proche de celle de G1 que de G3.

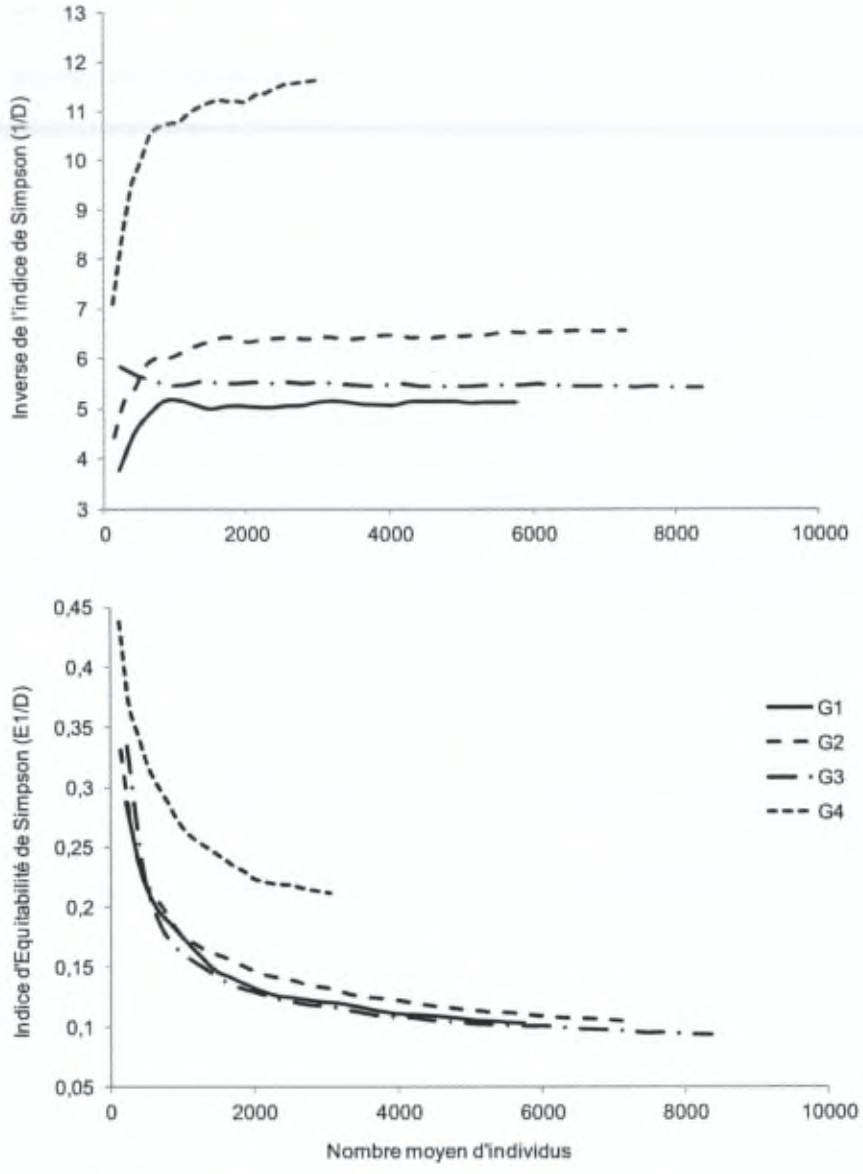

Figure IV.34. Courbes cumulatives en fonction de l'effort d'échantillonnage (nombre moyen d'individus) des indices de diversité (*1/D* = inverse de l'indice de Simpson) et d'équitabilité de Simpson ($E_{1/D}$) calculés pour les communautés floristiques G1 (sans feu), G2 (à feu précoce), G3 (à feu tardif) et G4 (à feu précoce et tardif).

Tableau IV.9. L'indice de diversité Beta (β = 1- C_{MH}) calculées entre paire de communautés floristiques identifiées dans l'étude (G1, la communauté sans feu ; G2, la communauté à feu précoce ; G3, la communauté à feu tardif ; et G4, la communauté à feu mixte tardif et précoce). C_{MH} est l'indice de similarité de Morisita-Horn.

	Indice de Similarité de Morisita-Horn (C_{MH})		
	G1	G2	G3
G2	0.336		
G3	0.265	0.306	
G4	0.759	0.366	0.375

IV.6. DISCUSSION

L'approche comparative, adoptée dans la présente étude pour évaluer l'effet des feux sur la diversité ligneuse requiert au préalable une homogénéité floristique intra-communauté. La méthode classique d'ordination, reflétant au mieux la similarité floristique des relevés, demeure ainsi un outil incontournable (McCune et Grace 2002). Et l'analyse de corrélation a confirmé la forte relation mise en évidence par régression multiple, entre les communautés ligneuses de la même zone d'étude et plusieurs facteurs environnementaux (Diouf et al. 2012, chapitre III).

A travers nos résultats, la prédominance des espèces Soudano-zambéziennes et la représentation assez élevée de Guinéo-congolaises et Saharo-sindiennes dans la flore ligneuse du Parc du W corroborent l'appartenance de la zone d'étude au domaine soudanien (White 1983), plus précisément au secteur Nord-soudanien (Saadou 1990) qui est une zone de transition climatique semi-aride. L'appellation de "savane à Combretaceae" pour désigner la végétation ligneuse de cette zone (Mahamane 2005), nous semble effectivement pertinente vue la dominance quasi constante de cette famille dans les divers faciès de la végétation étudiée, et de la nature basse de la végétation à travers une prédominance des microphanérophytes.

Le statut d'aire protégée de notre zone d'étude est également remarqué. En effet, la prédominance des espèces autochtones (africaines) à affinité soudanienne serait liée à l'absence d'influence anthropique forte. Par rapport aux effets du feu sur la diversité ligneuse, nos résultats mettent en évidence le rôle d'agent de sélection floristique des feux (Beckage et al. 2009). En effet, les espèces caractéristiques des différentes communautés identifiées en fonction de leur grande tolérance au régime du feu considéré, constituent des espèces indicatrices de ce régime, relativement à la forte dissimilarité floristique observée entre communautés à feu. Une étude de ces mêmes espèces dans la savane soudanienne au Burkina Faso (Devineau 2001) révèle par ailleurs leur nature indicatrice des sols, corroborant ainsi les corrélations et rétroactions entre feu, sol et végétation suggérées par plusieurs auteurs (Beckage et al. 2009). Ce rôle du feu se traduit également par une réduction du nombre des espèces les plus abondantes de la flore en fonction, non pas de la saisonnalité des feux mais surtout de leur fréquence (Andersen et al. 2005). Ainsi, les communautés à feu unique (de fréquence moyenne à élevée) se caractérisent par quelques espèces à forte dominance, tendant de fait vers une végétation ligneuse plus ou moins monospécifique. Quant au feu mixte de fréquence faible à moyenne, il favorise une répartition plus équitable des espèces (codominance) donnant lieu à une végétation relativement plurispécifique, donc plus riche. Toutefois, le feu précoce à intensité faible à modérée rehausse beaucoup plus la richesse spécifique grâce à sa capacité de levée de dormance des graines des espèces ligneuses (Hoffmann 1996); tandis que le feu tardif, de nature intense, semble exercer une action destructrice sur la viabilité des graines (Bond et van Wilgen 1996).

La similarité floristique observée entre la communauté sans feu et les communautés à feu précoce, malgré l'existence d'une différence de conditions édaphiques entre elles, militerait

plutôt en faveur de la position topographique (plateau *vs* plaine et dépression) favorisant le transfert de semences par les eaux de ruissellement en particulier. Et la forte dissimilarité floristique entre la communauté à feu tardif et celle sans feu serait probablement liée à l'inadaptation des espèces aux conditions écologiques du milieu de dissémination (Devineau 2001). Dans ce processus de dissémination, les animaux jouent également un rôle important lors de leur migration temporaire au sein du parc pendant la saison des feux, soit pour fuir les feux ou soit attirés par les jeunes pousses des zones précocement brûlées (Rabeil 2003, De Knegt et al. 2008). Cependant, le taux d'espèces rares demeure élevé dans les communautés à faible indice d'équitabilité malgré la création de conditions favorables à la dissémination (levée de dormance: Hoffmann 1996, agrégation des ligneux: Wiegand et al. 2006). Cet état de fait pourrait être la conséquence d'un processus successionnel induit par les feux à travers la destruction des espèces ligneuses intolérantes au régime du feu considéré et leur remplacement par des tolérantes (Beckage et al. 2009), ou une mortalité sélective (Petraitis et al. 1989), voire une destruction des jeunes plants par les feux très fréquents (Hoffmann 1996). Mais, l'hypothèse la plus probable serait la théorie déterministe relative aux interactions intra- et interspécifiques qui seraient corrélées au degré de dominance et à l'identité de l'espèce dominante, et détermineraient la coexistence des espèces au sein des communautés (Hillebrand et al. 2008, Callaway 1995). En effet, dans une communauté à forte dominance, les interactions intraspécifiques sont plus importantes au niveau des espèces dominantes (cas des espèces "clé de voûte" déterminant la structure architecturale de la communauté: Diouf et al. 2010) tandis qu'au niveau des espèces rares, il s'agirait des interactions interspécifiques (Hillebrand et al. 2008 pour les détails). En outre, le risque d'extinction des espèces est proportionnel à la dominance des espèces coexistantes (Petraitis 1989), et la compétition interspécifique réduirait le degré d'invasion dans une communauté à forte équitabilité (Smith et al. 2004).

Finalement, nos résultats corroborent la théorie de la perturbation intermédiaire et celle de la stabilité relative des communautés par la diversité à travers les relations conceptuelles entre les deux composantes de cette stabilité à savoir la résistance et la résilience (voir figure 2 dans Hillebrand et al. 2008), et respectivement l'équitabilité et la richesse spécifique (Molino et Sabatier 2001). Ainsi, la communauté à feu mixte caractérisée par la plus grande richesse spécifique et la plus faible dominance présenterait la plus grande stabilité relative. Quant aux communautés à feu unique, compte tenu de la forte dominance des espèces tolérantes et la rareté des espèces sensibles, présenteraient également une grande stabilité relative. Par contre, la forte dominance des espèces sensibles au feu et la faible richesse caractérisant la communauté sans feu, induisent une faible stabilité d'où la nécessité d'une protection contre les feux.

Eu égard à la difficulté de dissocier les effets du feu de ceux du sol à cause de leurs fortes interdépendances, nous concluons que la variation du régime des feux dans l'espace et dans le temps semble le meilleur outil pour la conservation et le maintien de la biodiversité en savane semi-aride. Cependant, l'applicabilité du feu tardif demeure toutefois problématique à cause de son action destructrice des graines. Tout de même, la prise en compte d'un certain seuil d'humidité de la végétation relativement aux conditions climatiques, permettrait d'atténuer cet

effet. Il serait alors intéressant, eu égard à l'influence de la pluviométrie dans la distribution floristique et la détermination de la saisonnalité des feux, d'investiguer sur les relations entre durée de la saison des pluies en zone semi aride et effets du feu tardif défini jusque là selon les conditions d'humidité de la végétation.

Chapitre V. Evaluation des effets du feu d'aménagement sur la structure dendrométrique des savanes semi-arides dans le Parc National du W du Niger (Sud-ouest Niger).

V.1. RESUME

Le feu, outil d'exploitation et de gestion des ressources naturelles, constitue un élément majeur de perturbation environnementale. L'hypothèse de structuration de la végétation par le feu a ainsi été vérifiée dans la présente étude à travers une analyse descriptive de la structure dendrométrique des savanes semi-arides dans le Parc National du W du Niger. Quatre communautés ligneuses ont été identifiées par classification hiérarchique ascendante des 137 relevés effectués selon un échantillonnage stratifié aléatoire basé sur le régime (fréquence et saisonnalité) du feu. Une corrélation significative a pu être mise en évidence entre les axes principaux d'une ordination (Analyse en composantes principales: ACP) des variables de structure et les différents régimes du feu identifiés (précoce, tardif, mixte ou non feu). L'étude statistique descriptive de la structure et l'estimation de la relation allométrique hauteur - diamètre au sein des communautés suggèrent une stabilité de ces communautés multispécifiques inéquiennes et un rôle important du régime du feu sur la structuration des savanes. Le feu a une tendance à maintenir la structure verticale de la végétation à un niveau bas à travers un contrôle de la croissance en hauteur des ligneux. En effet, la relation d'allométrie Hauteur/Diamètre au sein des communautés à feu est de type minorante (ou négative) avec 50 % au moins de la variabilité de la hauteur expliqué par le diamètre. Deux phases successives de croissance ont été observées: une première phase de croissance en diamètre pour mieux résister aux feux, suivie d'une phase de croissance en hauteur, plus ou moins précoce relativement à la fermeture de la canopée (compétition pour la lumière), quand l'arbre atteindra une hauteur lui permettant de protéger ses bourgeons terminaux contre les flammes (composition et structure de la strate herbacée).

Mots clés: Structure dendrométrique, Alloàmétrie, Feu, Savane semi-aride, Parc W, Niger

V.2. ABSTRACT

Fire, a natural resources exploitation and management tool, constitutes a major element of environmental disturbance. The hypothesis of vegetation structuring by the fire was verified in the present study through a dendrometric structure descriptive analysis of semi-arid savannas in the W National park of Niger. Four ligneous populations were identified by ascending hierarchical clustering of 137 relevés based on fire regime (frequency and seasonality) stratified random sampling. A significant correlation has been highlighted by the main principal components analysis (PCA) ordination axis between the structural variables and identified fire regimes (early, late, mixed or no fire). The descriptive statistical analysis of the structure and the estimation of the allometric relationship between height and diameter within the populations suggest a stability of these multispecific uneven-aged stand and an important influence of fire regime on savannas structuring. Fire tends to maintain at a low level the vertical structure of the vegetation by controlling the ligneous height growth. Indeed, the allometric relationship between height and diameter is negative, with at least 50 % of height variability explained by diameter. However, two successive growth phases were generally observed: a first phase of diameter growth to resist against fires, followed by a phase of height growth more or less early according to the canopy closure (competition for the light), when the tree will reach a height allowing it to protect its terminal buds against flames.

Keywords: Dendrometric structure, allometry, fire, semi-arid savanna, W Park, Niger.

V.3.INTRODUCTION

En Afrique occidentale semi aride, la végétation caractérisée par des paysages de savane en général, est affectée par divers processus de dégradation relatifs aux perturbations anthropiques et environnementales, conduisant le plus souvent à une réduction (2% par an) voire une disparition complète du couvert végétal (Ariori et Ozer 2005). Le phénomène du feu constitue l'un des principaux agents perturbateurs de la structure des savanes. En effet, il favorise une réduction de la densité des espèces (Hoffmann 1999) et modifie la structure spatiale des communautés ligneuses (Hochberg et al. 1994). Cependant, pour la majorité des aires protégées dont le Parc National du W du Niger, objet de la présente étude, le feu demeure le principal outil de gestion pour la conservation des écosystèmes naturels.

Le concept de conservation se réfère en général à la stabilité relative des communautés végétales face aux perturbations (Silva 1996). Cette stabilité dépend en partie de la structure de la végétation, et par extension à la performance des espèces dans leur milieu i.e. l'expression de leur stratégie de survie dans leur milieu (Lavorel et al. 1997, Beckage et al. 2009). En effet, la structure d'une végétation ou arrangement spatial des espèces renseigne, grâce à son influence sur les relations plante-sol-environnement (Wiegand et al. 2006), sur la pertinence des habitats pour le maintien de la biodiversité, la productivité des écosystèmes et les processus de succession (Hoffmann 1999). Il y a dès lors une nécessité de focaliser la recherche sur les impacts des différentes mesures et stratégies de conservation sur le fonctionnement global de l'écosystème. Une connaissance approfondie de l'hétérogénéité et de la dynamique des formations végétales à travers une évaluation des tendances spatiotemporelles de leur structure dendrométrique, fournit un outil fiable de gestion rationnelle des écosystèmes. De même, la prise en compte de l'historique des perturbations permet de mieux comprendre la structure des écosystèmes actuels (Song et al. 2011) dont les caractéristiques dendrométriques constituent d'excellents indicateurs de l'impact des perturbations (Sinsin et al. 2004).

Eu égard au rôle prépondérant des conditions édaphiques et topographiques sur la structure des communautés ligneuses et le régime du feu (fréquence et saisonnalité) (cf. chapitre III, Diouf et al. 2012), une approche de classification fonctionnelle sur la base des traits morphologiques liés à la croissance des ligneux (Lavorel et al. 1998), conduirait à une bonne compréhension écologique des processus impliqués dans la réponse des espèces à la perturbation (Lavorel et Garnier 2002). En effet, pour acquérir une bonne compréhension écologique des processus impliqués dans la réponse à la perturbation, il est indispensable de regrouper les espèces selon la similarité de leurs réponses à un facteur donné (ici le facteur feu) dans l'optique d'obtenir des effectifs suffisants (Woodward et Cramer 1996, Gitay et Noble 1997, Gourlet-Fleury et al. 2005). Cette approche s'appuie sur des ensembles plus ou moins vastes de substituts aux variables de dynamique ou traits (voir Lavorel et al. 1997 pour une revue complète) pour identifier les groupes qui permettront la prédiction des effets causés par des changements de régimes de perturbation (Lavorel et Garnier 2002, Reich et al. 2003, McGill et al. 2006, Jung et al. 2010). Selon Violle et al. 2007, un trait est une caractéristique à influence potentielle significative sur la capacité de l'espèce à persister dans le milieu via

l'établissement, la survie et la croissance; et devrait idéalement être une mesure directe de cette capacité afin de rendre compte des stratégies spécifiques. Par ailleurs, de nombreuses études ont utilisées les relations allométriques ou relations entre les dimensions définissant la morphologie d'un individu ligneux (par exemple le diamètre de son tronc et sa hauteur totale), pour caractériser les stratégies de croissance des espèces ligneuses à travers l'interprétation de leur réponse morphologique aux conditions environnementales ou de perturbation (Pélissier 1995, O'Brien et al. 1995, Weiner 2004, Madelaine-Antin 2009).

La présente étude vise donc à évaluer les effets des feux d'aménagement sur les paramètres structuraux des communautés ligneuses de savane du Parc National du W. Ainsi, sur la base de l'hypothèse stipulant que le feu est l'un des principaux facteurs de structuration des savanes et que son influence sur la structure des écosystèmes est relative à son régime, nous essayons de répondre aux questions suivantes : (i) la structure dendrométrique des savanes reflète t-elle le degré de perturbation par le feu? (ii) quelles sont les stratégies d'adaptation structurelle des espèces ligneuses face au feu ? (iii) existe-t-il une différence significative de la réponse des ligneux, à l'échelle individuelle comme à l'échelle de la communauté, selon le régime du feu ? Pour répondre à ces questions, nous avons adopté une approche multiparamétrique d'analyse de la structure dendrométrique des communautés ligneuses en fonction du régime du feu, et sa tendance évolutive induite de modèles allométriques.

V.4. MATERIELS ET METHODES

V.4.1. Zone d'étude

La présente étude a été conduite dans la partie nigérienne (2200 km²) du Parc Régional du W (Sud-ouest du Niger) située entre 11,90° et 12,58° de latitude Nord et entre 2,06° et 2,80° de longitude Est (Figure I.6). Le climat est de type soudano-sahélien caractérisé par une courte saison des pluies (juin à septembre) et une longue saison sèche (octobre à mai) (Aubréville 1949). Au poste pluviométrique de la Tapoa, la précipitation annuelle moyenne, calculée sur une période de 20 ans, est de 704 mm pour une température moyenne annuelle de 30°C et une évapotranspiration potentielle annuelle moyenne estimée à 1800 mm/an (Direction Nationale de la Météorologie du Niger).

Le Parc National du W du Niger (PNWN) est une pénéplaine (170-310 m d'altitude). Le socle est caractérisé par des formations géologiques Précambriennes du Liptako Gourma recouvertes de dépôts sédimentaires du Continental Terminal, et dont l'altération a produit les plateaux latéritiques actuels. Les principaux types de sol sont les sols minéraux, les lithosols, les sols de dépôts alluviaux et alluvio-colluvial à hydromorphie provisoire, et des sols ferrugineux plus ou moins lessivés (Couteron et Kokou 1992). Le réseau hydrographique est constitué d'un cours d'eau permanent (le fleuve Niger) et de ses deux affluents semi-permanents (la Mékrou et la Tapoa) (Figure I.9). Le parc appartient au compartiment phytogéographique nord-soudanien A1 (Saadou 1990) composé principalement de forêts sèches et de savanes à Combretaceae à divers faciès selon les conditions édaphiques et topographiques du milieu (Couteron et Kokou 1992).

Le PNWN est une aire protégée de catégorie II sur la liste UICN où les activités humaines telles que l'agriculture, la coupe de bois et la chasse sont strictement interdites. La politique de gestion du parc favorise la mise à feu systématique de la végétation en saison sèche dans l'optique de protéger la végétation ligneuse contre les feux de fin de saison sèche supposés plus destructifs, de favoriser la repousse des herbacées pérennes, et de permettre une bonne vision pour les touristes (Ecopas 2005). La saison de feu correspond à la saison sèche et la campagne de mise à feu de la végétation démarre après l'arrêt des pluies (en octobre), au moment où les herbacées annuelles commencent à s'assécher. Ainsi selon la période d'occurrence des feux, on distingue les feux précoces (entre octobre et décembre) et les feux tardifs (entre janvier et février) (cf. chapitre II).

V.4.2. Collecte des données

Au total, 137 sites de relevés floristique et dendrométrique, de 0,09 ha chacun (30 x 30 m), ont été délimités dans la zone d'étude suivant un échantillonnage stratifié aléatoire basé sur les régimes du feu (précoce, tardif, mixte et non feu) de la carte de l'historique des feux élaborée au chapitres II et IV. Considérant l'état buissonnant des espèces ligneuses de la zone d'étude (Couteron et Kokou 1992), l'individu ligneux multicaule a été considéré comme un seul individu. La hauteur totale de chaque individu ligneux de plus de 0,5 m de haut, et le diamètre de chacune des tiges de l'individu à hauteur de poitrine (1,3 m) pour les individus de plus de 6 m de haut (arbres) et à 0,2 m pour les individus inférieurs à 6 m (arbustes), ont été mesurés au niveau de chaque site. Seules les tiges de plus de 2 cm de diamètre ont été mesurées, et celles n'atteignant pas ce seuil sont notées comme rejets de souche. Le taux de régénération a été évalué au sein de chaque site, par comptage des individus jeunes à hauteur totale comprise entre 0,5 m et 1,5 m et dont le diamètre de tige est inférieur à 2 cm.

V.4.3. Calcul des paramètres structuraux

Pour homogénéiser les calculs et faciliter les comparaisons, les diamètres des individus multicaules ont été convertis en une valeur unique, la moyenne quadratique des diamètres de toutes les tiges mesurées de l'individu. La caractérisation de la structure des communautés a conduit, au niveau de chaque site, à l'estimation des paramètres dendrométriques (variables structurales ci-après) suivants: le nombre moyen de rejets et le nombre moyen de tiges par individu ligneux; la densité absolue ($N = n/A$ avec A, l'aire du site de relevé ramenée à l'hectare et n, le nombre d'individus dans le site); le taux de régénération exprimé en pourcentage (%) et correspondant à la proportion de jeunes individus par rapport à la densité totale; la surface terrière totale G (en m²/ha) de l'ensemble des individus vivant et celle des individus morts sur pied, selon la formule :

$$G = \frac{\pi}{4A} \sum_{i=1}^{n} \frac{D_i^2}{10000} \qquad \text{(Équation 6)}$$

(avec D_i, le diamètre de l'individu i) ; et le diamètre Dg (en cm) de l'individu vivant à surface terrière moyenne calculé à partir de l'équation :

$$D_g = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n} D_i^2} \qquad \text{(Équation 7)}$$

V.4.4. Ordination des relevés

Pour identifier les profils structuraux (ou groupes fonctionnels), une classification hiérarchique ascendante les relevés par la méthode d'agrégation de Ward basée sur la distance relative euclidienne (Legendre et Legendre 1998), a été effectuée. L'analyse en composantes principales (ACP), appliquée au tableau (relevé x traits structuraux) a permis de caractériser les groupes fonctionnels (communautés ligneuses ci-après) par la détermination des principaux gradients structuraux de distribution des relevés. L'identification du régime de feu déterminant un ensemble donné de traits est basée sur la relation entre les axes de l'ordination et les variables feu (régimes du feu), évaluée par le coefficient de corrélation de Pearson (Lavorel et al. 1998). Ces analyses ont été effectuées avec le programme PC-ORD version 5 (McCune et Mefford 1999)

V.4.5. Description de la structure dendrométrique

La description de la structure démographique à l'échelle des sites et des communautés ligneuses identifiées s'est effectuée à travers l'analyse des histogrammes de distribution de fréquences relatives calculées par classe de diamètre et par classe de hauteur. Ces histogrammes, d'usage très courant en foresterie, sont fréquemment employés pour étudier l'effet des perturbations sur la structure des communautés. Ainsi 13 classes d'amplitude 5 cm et 1m, respectivement pour le diamètre et la hauteur, ont été définies. En outre, pour mieux caractériser la variabilité des formes des structures observées et de rendre possible les comparaisons entre structures (Pélissier 1995), un ajustement à la distribution théorique de Weibull basée sur la méthode d'optimisation non-linéaire de Nelder-Mead (1965), a été appliqué selon l'équation (8). La distribution de Weibull est un modèle mathématique simple et flexible largement utilisé et qui convient le mieux à la description des formations ligneuses à distribution de diamètre (ou de hauteur) aussi normale que fortement asymétrique positivement ou négativement (Ryniker et al. 2006, Merganic et Serba 2006).

$$f(x,\beta,\alpha) = \beta\alpha^{-\beta}x^{\beta-1}e^{\left[-(x/\alpha)^{\beta}\right]} \qquad \text{(Équation 8)}$$

avec α le paramètre de forme (ou pente de Weibull) lié à la structure considérée, et β le paramètre d'échelle lié à la valeur centrale de la distribution de probabilité de la variable x (=diamètre ou hauteur selon le cas étudié). Une valeur de $\alpha < 2,6$ signifie que le communauté est idéalement stable, tandis qu'une valeur $\alpha > 3,7$ désigne un communauté qui vieillit. Par ailleurs si $2,6 < \alpha < 3,7$ le communauté est instable (voir Merganic et Serba 2006 pour les détails). Le paramètre β dont la valeur détermine l'emplacement du sommet de la courbe de la fonction de probabilité ("*probability density function*"), n'influence pas la forme globale ou le comportement de la distribution, étant donné qu'il a la même dimension que la variable x

(Merganic et Serba 2006). Par exemple, si le paramètre α est constant une augmentation de β allonge la courbe et diminue sa hauteur.

Une analyse log-linéaire, méthode itérative d'analyse de variance, est appliquée aux fréquences absolues observées et théoriques des différentes classes afin de vérifier la qualité de l'ajustement de la distribution de Weibull à la distribution observée (Glèlè Kakaï et Sinsin 2009). Par ailleurs, une analyse de variance (ANOVA) à un facteur suivie du test HSD (*"honestly significant difference"*) de Tukey a été utilisé dans le programme R (R Development Core Team, 2010, http://www.R-project.org/), pour comparer les paires de moyennes empiriques entre communautés des paramètres structuraux considérés et d'y montrer les différences significatives avec un risque $\alpha = 5\%$ et une probabilité p ajustée selon la méthode de comparaison multiple de Bonferroni (Dunn 1961).

V.4.6. Relation d'allométrie

L'analyse des stratégies de croissance des ligneux est basée sur la relation (ou équation) d'allométrie entre deux variables de la croissance (Mayrat 1970). Pour le cas de la présente étude, il s'agit de décrire la relation d'allométrie entre la hauteur H et le diamètre D des ligneux par une approche de régression linéaire, i.e. un ajustement du nuage de points bivariés, afin de rendre compte par inférence de la croissance relative des individus (Warton et al. 2006). Or, dans une formation végétale naturelle en équilibre, la relation d'allométrie H/D est en général une relation exponentielle de forme $H = c\ D^a$ (Cusset, 1980) avec a le coefficient de l'allométrie dont la valeur renseigne sur l'équilibre de croissance entre les paramètres considérés, et c la constante ou point d'interception de la courbe de régression et de l'axe des abscisses (Teissier 1948). Une transformation logarithmique des valeurs mesurées de H et D permet donc de simplifier l'estimation par une linéarisation de la relation H/D, et de mettre les variables à une échelle raisonnable, particulièrement pour un processus multiplicatif comme la croissance (Warton et al. 2006). Ceci a abouti à l'équation de forme : $ln(H) = a\ ln(D) + ln(c)$, permettant ainsi de mieux ajuster les données à une courbe d'allométrie H/D.

La relation linéaire, ou droite d'Oldeman (1974) d'équation $H=100D$, qui décrit la levée de compétition des ligneux pour la lumière en forêt tropicale, et permet de distinguer de manière pratique deux principales phases de développement : les arbres d'avenir ($H/D \geq 100$) et les arbres du présent ($H/D < 100$); a été appliquée pour estimer le rôle de la compétition pour la lumière entre les ligneux de savane et la strate herbacée. Les arbres du présent sont des adultes ayant réalisé leur modèle architectural et qui privilégient la croissance secondaire (en diamètre) par rapport à la croissance primaire (en hauteur), contrairement aux arbres d'avenir qui poussent conformément à leur modèle de croissance initial (croissance primaire privilégiée) (Pélissier 1995). Le point de libération des individus d'une communauté ligneuse qui marque un changement dans la vie de l'individu, a été défini dans cette étude, comme étant l'intersection de la droite d'Oldeman et de la courbe d'allométrie H/D (Pélissier 1995), et dont la hauteur (H_{PL}) est estimée à partir des équations de régression avec un intervalle de confiance de la forme (Scherrer 1984) :

$$H_{PL} = \hat{y} \pm t_{\alpha/2} \cdot \sqrt{var(\hat{y})} \quad \text{où} \quad var(\hat{y}) = s_e^2 \cdot \left[\frac{1}{N} + \frac{(x_i - \bar{x})^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2} \right] \qquad \text{(Équation 9)}$$

avec, N, le nombre total d'individus échantillonnés ; $\hat{y}$, la valeur estimée de *ln(H)* au point de libération ; x_i, la valeur de *ln(D)* correspondant à $\hat{y}$; $\bar{x}$, la valeur moyenne de *ln(D)* ; s_e^2, la variance résiduelle estimée de la régression ; et $t_{\alpha/2}$ obéissant à une loi de Student à (*N*-2) degrés de liberté.

Dans l'optique de comparer l'évolution des différents groupes, les valeurs de la hauteur (H_{PI}) et du diamètre (D_{PI}) des points d'intersection des différentes courbes d'allométrie des communautés ont été également estimées à partir des équations de régression. L'arbre de surface terrière moyenne est considéré en général comme l'arbre moyen du groupe (Pardé et Bouchon 1988). Son diamètre (*Dm*) est calculé selon l'équation (5) et sa hauteur (*Hm*) estimée à partir de la courbe d'allométrie correspondante.

$$Dm = \sqrt{4\bar{g}/\pi} \qquad \text{où} \qquad \bar{g} = \sum_{i=1}^{N} \left(\frac{g_i}{M} \right) \qquad \text{(Équation 10)}$$

avec g_i la surface terrière de l'individu *i*, et $\bar{g}$ la surface terrière moyenne de la communauté.

V.5. RÉSULTATS

Quatre groupements structuraux (communautés) ont été ainsi identifiés sur base de la similarité des valeurs de leurs paramètres dendrométriques (Figure V.35). Quant aux deux premiers axes les plus significatifs ($p<0,01$) de l'ordination des relevés dendrométriques, ils résument 55,35 % de la variance totale expliquée de la structure des communautés (Tableau V.10). L'axe 1 exprime mieux un gradient de densité tandis que l'axe 2 exprime un gradient de hauteur. Concernant les variables environnementales, la variable *Non-feu* est la mieux corrélée à l'axe 1 ($r=0,63$; $p<0,01$) tandis que la variable *fréquence de feu tardif* est positivement corrélée à l'axe 2 ($r=0,25$; $p<0,05$). Quand à la variable *fréquence de feu précoce*, elle est à la fois négativement corrélée à l'axe 1 ($r= -0,48$; $p<0,01$) et à l'axe 2 ($r= -0,29$; $p<0,05$). Ainsi la communauté G1 représente les végétations où l'occurrence des feux est très rare voire nulle et caractérisées par une densité absolue moyenne des individus adultes significativement plus élevée que celles des communautés à feu (Tableau V.11). Ces dernières représentent d'une part les végétations à forte fréquence de feu précoce (G2) et de feu tardif (G3), et d'autre part les végétations à alternance de feux précoce et tardif (ou à régime mixte) (G4).

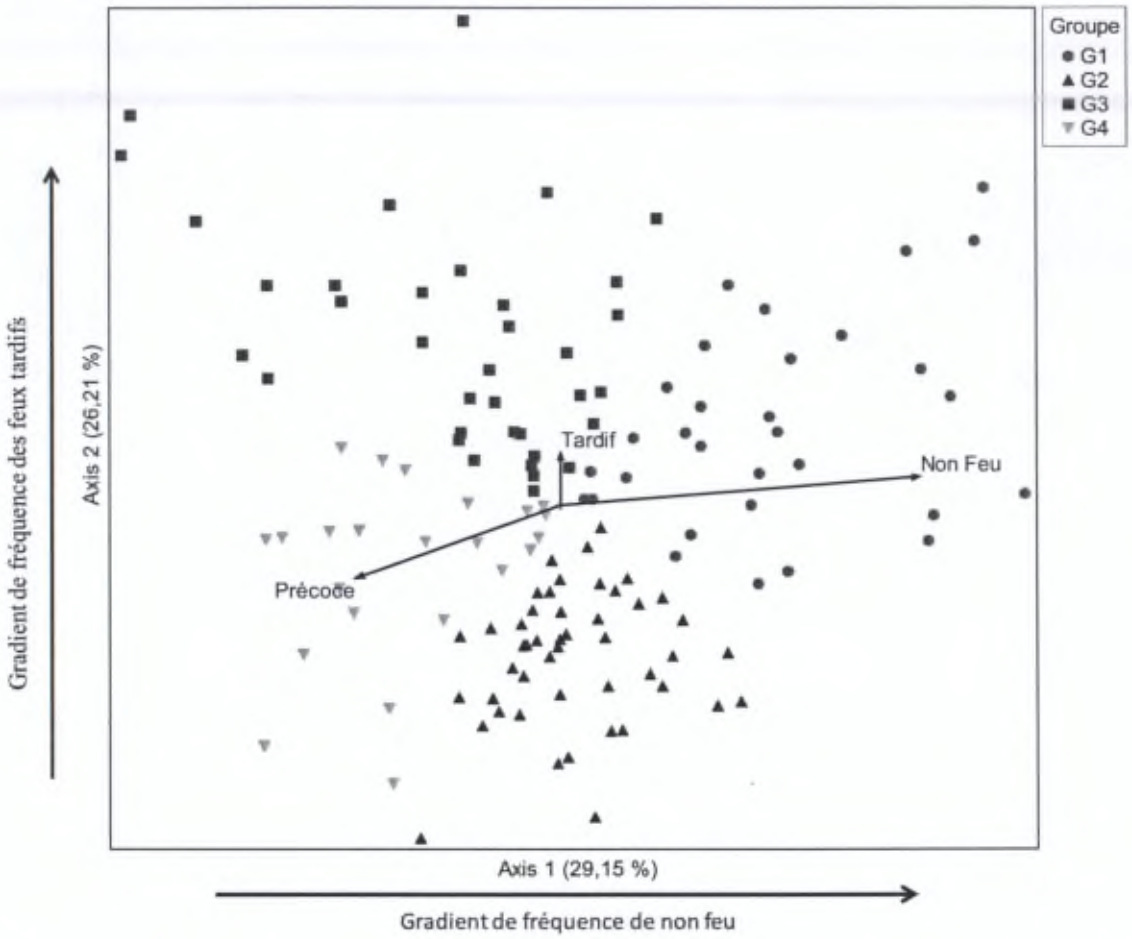

Figure V.35. Plan factoriel de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) de la table (Relevés x Variables structurales) et les profils structuraux (G1 à G4) déterminés par classification hiérarchique ascendante : G1 (cercle) correspond à la communauté ligneuse à forte fréquence de Non-feu, G2 (triangle plein) la communauté ligneuse à forte fréquence de feu précoce, G3 (carré) la communauté ligneuse à fréquence mixte de feu précoce et tardif, et G4 (carré plein) la communauté ligneuse à forte fréquence de feu tardif.

La différence significative de densité observée entre G3 et G4 laisse supposer un rôle plus important du feu précoce sur la réduction de la densité. De même, le feu stimulerait la régénération des espèces avec un taux de régénération à valeur significativement plus élevée au niveau des communautés à feu et plus particulièrement dans celles à feu précoce (G2 et G4). Avec, en G2 un nombre moyen de rejets de souche significativement plus élevé, le nombre moyen de tiges par individu est pourtant plus élevé au niveau de la G1 où le feu est relativement absent. Les communautés à feu tardif (G3 et G4) présentent des valeurs de hauteur et de diamètre moyens plus élevées que G1 et G2 où les différences ne sont pas significatives. Il est à noter une différence significative de la valeur du diamètre moyen entre G3 et G4. Pour la quantité de bois des individus vivants (surface terrière totale) avec une valeur plus élevée au niveau de G3, elle est significativement différente entre communautés sauf entre G1 et G4. Quand à la quantité de bois mort sur pied, elle est significativement plus élevée dans G1 que dans les communautés à feu.

Tableau V.10. Coefficient de corrélation de Pearson (r) entre les principaux axes de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) et les variables structurales et environnementales.

Axes de l'ACP		1	2	3
Valeur propre		2,62	2,36	1,07
% de Variance		29,15	26,21	11,88
Probabilité p		0,00	0,00	0,99
Coefficient de corrélation de Pearson (r)	*Non Feu*	0,63	0,18	0,28
	Fréquence de feu précoce	- 0,48	- 0,29	- 0,21
	Fréquence de feu tardif	0,01	0,25	- 0,10
	Densité	0,84	0,27	0,05
	Bois	- 0,02	0,90	0,07
	Bois Mort	0,09	- 0,05	0,77
	Diamètre	- 0,80	0,48	0,16
	Hauteur	- 0,67	0,66	0,15
	Nombre de Tiges	0,37	- 0,04	0,58
	Nombre de Rejets	- 0,29	- 0,60	0,30
	Taux de Régénération	- 0,57	- 0,26	0,01

Tableau V.11. Caractéristiques dendrométriques des communautés. CV correspond au coefficient de variation; et une même lettre (A, B ou C) indique une différence non significative de la valeur du paramètre considéré entre les communautés.

Communautés	G1	G2	G3	G4	p (α=5%)
Densité moyenne absolue (individus/ha)	1830	772	989	569	
CV (%)	41,36	45,21	37,18	39,21	
HSD-Tukey	A	BC	B	C	< 0,001
Nombre moyen de rejets	4,6	6,2	3,4	3,5	
CV (%)	50,76	52,68	71,39	46,78	
HSD-Tukey	A	B	A	A	< 0,001
Nombre moyen de tiges	2,5	1,9	1,8	1,7	
CV (%)	35,50	28,14	27,60	23,54	
HSD-Tukey	A	B	B	B	< 0,001
Surface terrière moyenne (m²/ha)	9,91	4,94	13,21	9,51	
CV (%)	24,41	33,57	34,87	36,55	
HSD-Tukey	A	B	C	A	< 0,001
Taux de régénération moyen (%)	34,29	50,54	41,56	55,55	
CV (%)	7,06	3,28	11,08	6,26	
HSD-Tukey	A	BC	AC	B	< 0,001
Hauteur moyenne (m)	2,99	2,89	4,13	4,28	
CV (%)	11,94	15,11	14,04	20,00	
HSD-Tukey	A	A	B	B	< 0,001
Diamètre moyen (cm)	8,58	9,32	13,29	15,21	
CV (%)	15,59	18,95	18,07	27,40	
HSD-Tukey	A	A	B	C	< 0,001
Surface terrière moyenne des individus morts (m²/ha)	0,98	0,32	0,45	0,28	
CV (%)	76,71	86,79	113,11	[120,62]	
HSD-Tukey	A	B	B	B	< 0,001

La distribution des classes de diamètre révèle, pour tous les communautés, une structure en forme de "J renversé" tandis que celle des classes de hauteur a une forme gaussienne asymétrique (Figure V.12). La différence non significative entre les distributions observée et théorique des classes de hauteur et de diamètre indique que l'ajustement à la distribution théorique tronquée de Weibull est globalement précis (Tableau V.12). Celle de l'interaction "Communautés*Distribution" indique également que la qualité d'ajustement de la structure observée est constante à travers les différentes communautés. Les valeurs du paramètre de forme *a* des structures observées ($a < 2.6$) confirment une distribution asymétrique droite caractéristique des communautés naturels multispécifiques inéquiennes et stable avec prédominance des individus bas ou de faibles diamètres (Figure V.12). En effet, en termes de fréquence relative des individus, on note une différence très hautement significative entre les classes de diamètre ou de hauteur d'une part, et entre les communautés d'autre part. Les individus de la classe de hauteur [1,5-2,5[et de la classe de diamètre [0-5[sont les mieux représentés (respectivement, > 20 % et > 45 %) dans tous les communautés (Figure V.36). Ces individus sont plus abondants dans G2 (62,33 % pour la classe de diamètre et 36,32 % pour la classe de hauteur) que dans les autres communautés. Il est à noter également l'absence, respectivement dans G1 et G2, des classes de hauteur supérieures ou égales à 8,5 m et à 9,5 m, et celle des classes de diamètre supérieures ou égales à 35 cm et à 40 cm.

Tableau V.12. Résultats de l'analyse log-linéaire par maximum de vraisemblance appliquées aux fréquences absolues observées et théoriques des classes de diamètre et de hauteur (*ddl* = degré de liberté).

	Hauteur			Diamètre		
	ddl	χ^2	***p*** (5%)	***ddl***	χ^2	***p*** (5%)
Classe	12	12292,55	< 0,001	12	6463,66	< 0,001
Communauté	3	965,62	< 0,001	3	159,93	< 0,001
Distribution	1	20,88	> 0,1	1	6,48	> 0,1
Classe*Distribution	12	900,27	< 0,001	12	100,98	< 0,001
Communauté*Distribution	3	1,41	> 0,1	3	0,46	> 0,1
Classe*Communauté	36	66,64	< 0,001	36	59,14	< 0,001

Sur base de la valeur du paramètre d'échelle *b*, relatif à la médiane des distributions (Tableau V.13), les communautés G1 et G2 sont significativement différentes de G3 et G4, à la fois en termes de structure verticale (hauteur) et en diamètre. En effet, G1 et G2 sont caractérisés par une structure arbustive de classes médianes [2,5-3,5[et [5-10[, respectivement pour la hauteur et le diamètre, tandis que G3 et G4 sont caractérisés par une structure relativement arborée de classes médianes [4,5-5,5[et [10-15[. Cette différence significative s'observe également au niveau de la forme de distribution des classes de diamètre (paramètre *a*) avec des fréquences de classes de diamètre supérieur à 5 cm plus élevées dans G3 et G4 que dans G1 et G2. Par contre au niveau de la forme des distributions de classes de hauteur, G1 est significativement différent des communautés à feu (Figure V.36, Tableau V.13), et présente une distribution moins étendue.

La significativité de l'interaction "Classe*Distribution", correspondant à un ajustement uniquement précis pour certaines classes de diamètre ou de hauteur, laisse ainsi supposer une

influence des perturbations (anthropiques ou naturelles) sur ces paramètres dendrométriques (Tableau V.12).

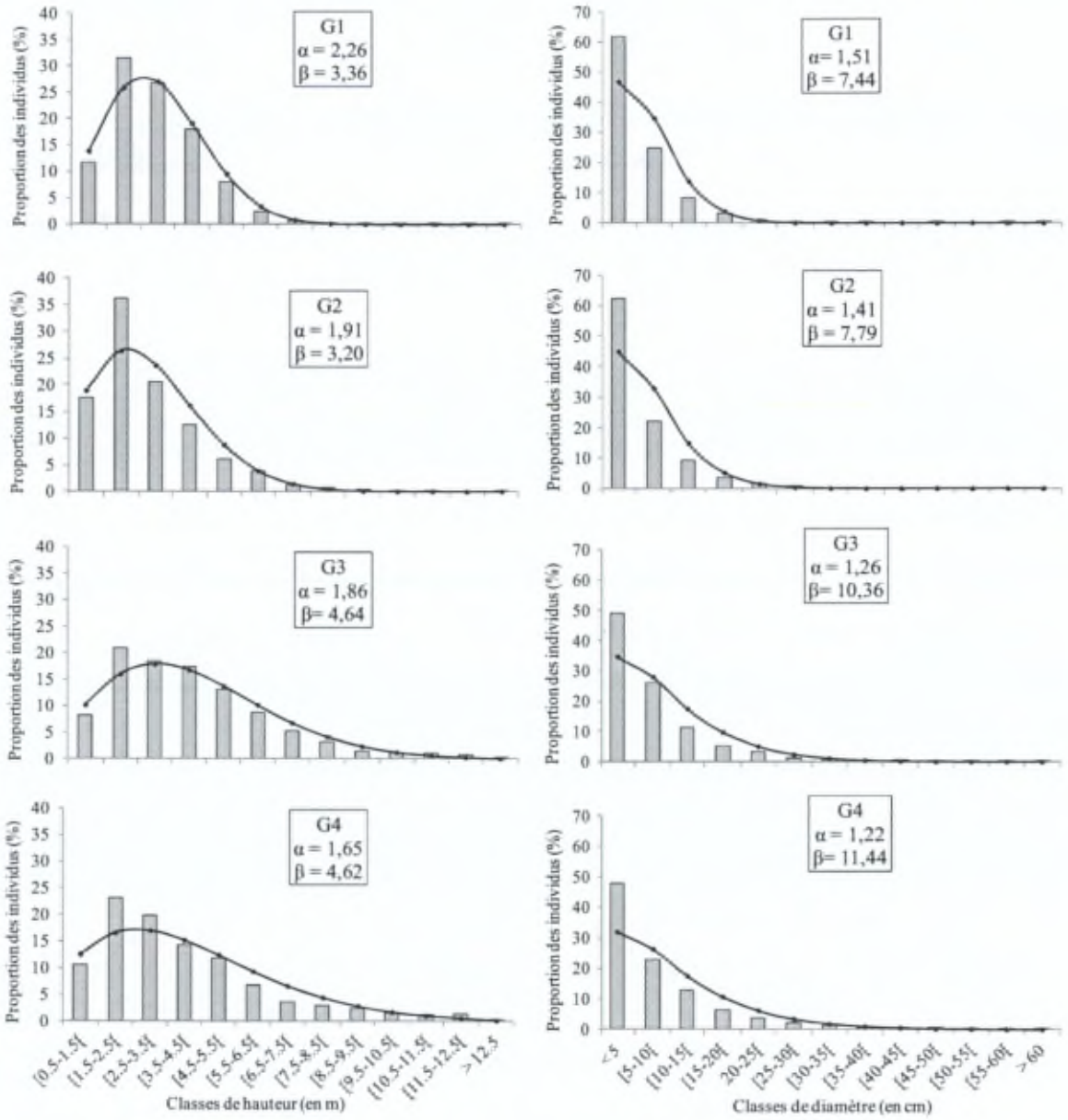

Figure V.36. Histogrammes de la distribution de fréquence des classes de hauteur (colonne de gauche) et de diamètre (colonne de droite) des individus ligneux (toutes espèces confondues) inventoriés dans les quatre communautés identifiées, avec surimposition de la distribution théorique de Weibull à deux paramètres (α, β). α est le paramètre de forme lié à la structure ; et β le paramètre d'échelle lié à la valeur centrale de la distribution.

Ainsi, les différentes distributions de classes font ressortir, d'une part, un rehaussement de la fréquence relative observée par rapport à celle attendue (écart positif) dans les classes inférieures à la classe médiane, et d'autre part, un écart négatif dans les classes supérieures à la classe médiane (Figure V.36). La classe de hauteur [1,5-2,5[présente l'écart positif le plus remarquable (plus de 4,5 %) avec des valeurs plus élevées dans les communautés à feu

précoce G2 (9,91 %) et G4 (6,59). La classe [2,5-3,5[a un écart positif supérieur à 1% uniquement dans G4 (2,79 %). Quand aux écarts négatifs, supérieurs à 2,5 %, ils sont observés dans les classes à hauteur comprise entre 2,5 et 5,5 m pour G2 et entre 5,5 et 7,5 m pour G4 au niveau des communautés à feu précoce (G2 et G4). La classe [0,5-1,5[présente un écart négatif supérieur à 1 % avec une plus grande valeur dans G1 (-2,14 %) suivi par les communautés à feu tardif G3 et G4 (-1,92 %). Hormis les classes [0,5-1,5[et [1,5-2,5[, les autres classes des communautés G1 et G3 présentent des écarts de fréquence faibles (<1 %). Au niveau de la structure en diamètre des communautés, seule la classe [< 5[présente un écart positif de plus de 14 % avec les plus grandes valeurs dans les communautés à feu précoce (17,40 % dans G2 et 15,90 % dans G4). Les écarts négatifs les plus élevés sont observés au niveau des classes médianes : la classe [5-10[pour G1 (9,73%) et G2 (10,90%) et la classe [10-15[pour G3 (6,11 %) et G4 (4,81 %).

Tableau V.13. Paramètres de forme (α) et d'échelle (β) de la distribution théorique tronquée de Weibull ajustée aux structures en diamètre et en hauteur des communautés (respectivement α_D et β_D ; α_H et β_H). CV correspond au coefficient de variation, et une même lettre (A, B ou C) indique une différence non significative de la valeur du paramètre considéré entre les communautés.

Communautés	G1	G2	G3	G4	p (5%)
Structure verticale :					
α_H	2,26±0,01	1,91±0,01	1,86±0,02	1,65±0,04	
HSD-Tukey	A	B	B	B	< 0,001
β_H	3,36±0,07	3,20±0,09	4,64±0,20	4,61±0,02	
HSD-Tukey	A	A	B	B	< 0,001
Structure en diamètre :					
α_D	1,51±0,02	1,41±0,02	1,26±0,03	1,22±0,03	
HSD-Tukey	A	A	B	B	< 0,001
β_D	7,44±0,02	7,79±0,03	10,36±0,06	11,44±0,07	
HSD-Tukey	A	A	B	C	< 0,001

La significativité de l'interaction "Classes*Communautés", confirmée par le test d'indépendance Khi² entre classes de diamètre ou hauteur et communautés (Khi^2 = 625,05 ; ddl = 36 ; p < 0,001 pour le diamètre, et Khi^2 = 1334,31 ; ddl = 36 ; p < 0,001 pour la hauteur) signifie qu'il existe des associations entre certaines classes et certaines communautés. En effet, sur le premier plan factoriel de l'AFC (Figure V.38) qui résume 97,7 % et 94,5 % de la variance expliquée des effectifs de classes, respectivement de diamètre et de hauteur, les communautés présentent le même profil de classes (diamètre < 10 cm et hauteur < 4,5 m pour G1 et G2 ; et diamètre > 10 cm et hauteur > 4,5 m pour G3 et G4). Bien qu'ayant le même profil de classe de diamètre, G1 et G2 présentent des profils de classe de hauteur différents sur l'axe 2 : classes de hauteur inférieure à 2,5 m (45 % de contribution) pour G2 (57,85 % de contribution), et comprise entre 2,5 et 4,5 m (40,90 % de contribution) pour G1 (38,31 % de contribution).

La hauteur (*Hm*) et le diamètre (*Dm*) de l'adulte moyen de chacune des communautés, estimés par la relation d'allométrie *H/D* (Figure V.38), appartiennent à la classe médiane de hauteur et de diamètre de la communauté correspondante. La qualité des ajustements linéaire des courbes d'allométrie *H/D* se révèle globalement satisfaisante pour tous les communautés ($R^2 > 0,50$ et $p < 0,001$). Le diamètre explique donc plus de 50 % de la variabilité de la hauteur dans les

communautés, et atteint 77 % au niveau de G4 (Tableau V.14). Ces ajustements mettent en évidence, sur base de la valeur du coefficient d'allométrie a ($0<a<1$), une allométrie "minorante" (ou négative) c'est à dire la hauteur H grandit proportionnellement moins vite que le diamètre D. Ce coefficient étant par ailleurs plus élevé, dans le même intervalle de valeurs, au niveau des communautés à feu ($a>0,60$), et plus particulièrement à feu précoce (Tableau V.13), traduit une tendance isométrique ($a = 1$) c'est à dire vers une croissance proportionnelle entre les deux paramètres.

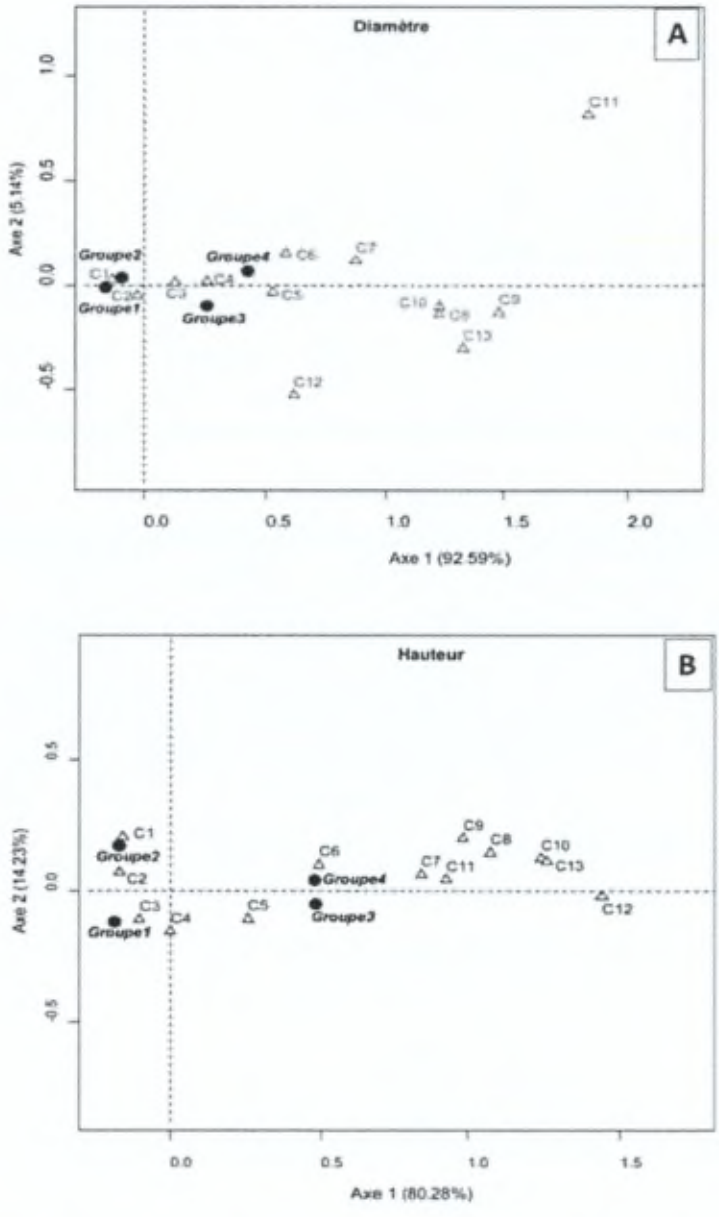

Figure V.37. Premier plan factoriel de l'Analyse factorielle des correspondances (AFC) de la table (Classes x Communautés) pour le diamètre (A) et la hauteur (B) avec la part de variance expliquée par chacun des axes. C1 à C13 sont les classes de diamètre (ou de hauteur). Les communautés identifiées dans l'étude sont représentées par Groupe1 pour la communauté sans feu, Groupe 2 pour la communauté à feu précoce, Groupe 3 pour la communauté à feu tardif, et Groupe 4 pour la communauté à feu mixte (précoce et tardif).

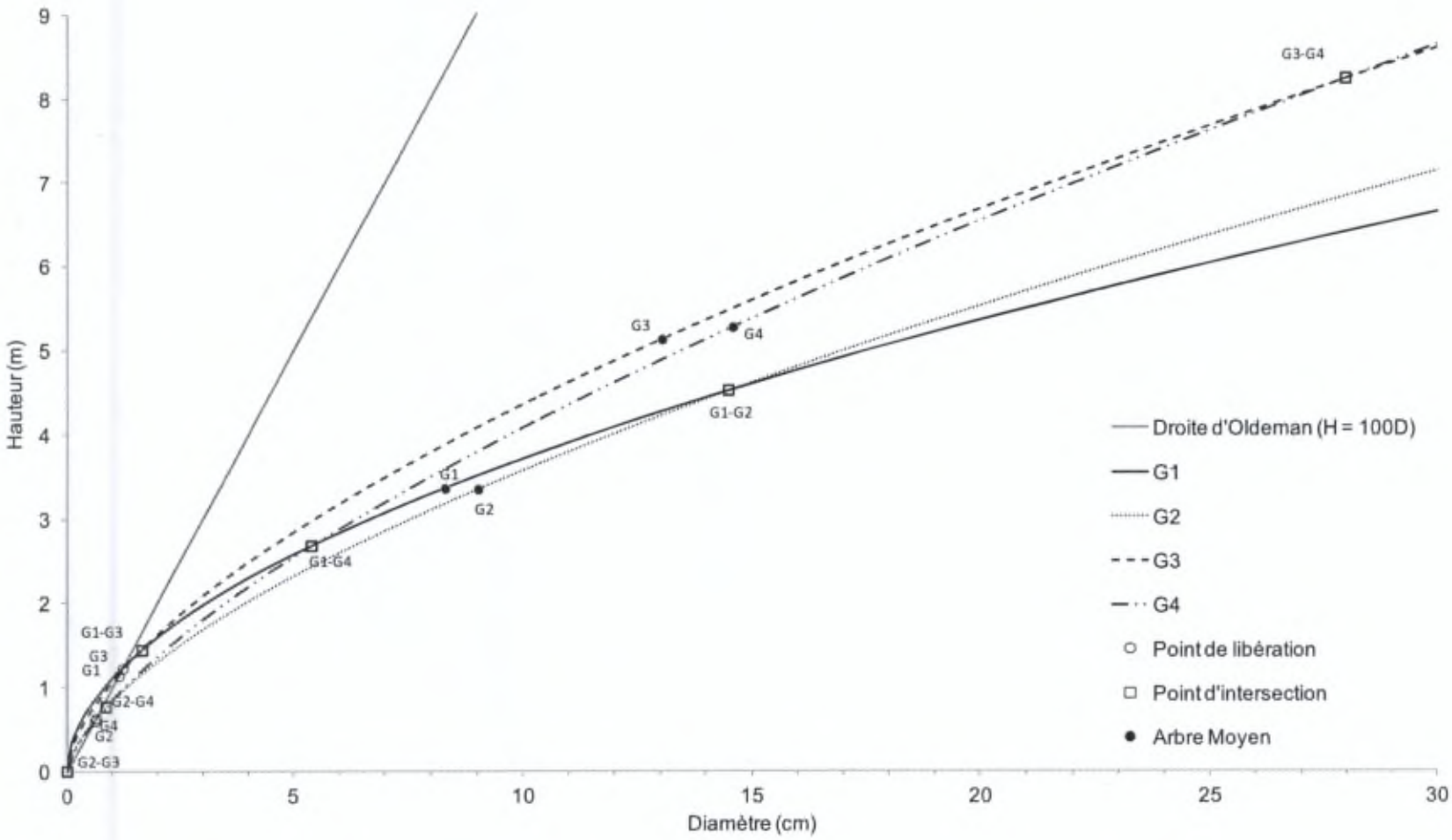

Figure V.38. Courbes d'allométrie Hauteur/Diamètre des quatre communautés identifiées par la méthode d'ordination (ACP) des relevés dendrométriques dans le Parc National du W au Niger, et la droite d'Oldeman (*H=100D*). Le point de libération est représenté par un cercle, l'adulte moyen par un cercle plein, et le point d'intersection (ou de séparation) des communautés par un carré.

Tableau V.14. Régressions linéaires sur les logarithmes népériens de la hauteur H et du diamètre D des quatre communautés. *Dm* et *Hm* correspondent au diamètre et à la hauteur de l'adulte de surface terrière moyenne (arbre moyen), H_{PL} à la hauteur de libération, D_{PI} et H_{PI} au diamètre et à la hauteur des points d'intersection, [IC 95%] les limites de l'intervalle de confiance à 95 % des hauteurs estimées à partir des équations de régression (coefficient d'allométrie a et constante c), et R^2 le coefficient de détermination de la régression

Communautés	G1	G2	G3	G4
Relation d'allométrie ($H=c.D^a$)	$H = 0{,}096\ D^{0{,}5281}$	$H = -0{,}1679\ D^{0{,}6268}$	$H = 0{,}0508\ D^{0{,}6167}$	$H = -0{,}1598\ D^{0{,}6799}$
R^2	0,50	0,64	0,65	0,77
Point de libération				
H_{PL} (en m)	1,23	0,64	1,14	0,61
[IC 95%]	[1,21-1,24]	[0,62-0,66]	[1,12-1,17]	[0,58-0,64]
Adulte moyen				
Dm (en cm)	8,30	9,02	13,04	14,59
Hm (en m)	3,37	3,36	5,13	5,27
[IC 95%]	[3,27-3,47]	[3,24-3,48]	[4,88-5,38]	[5,04-5,50]
Point d'intersection D_{PI} (H_{PI}) [IC 95%]				
G1	-			
G2	14,49 (4,52) [4,33-4,70]	-		
G3	1,67 (1,44) [1,43–1,45]	0 (0) [0–0,03]	-	
G4	5,39 (2,68) [2,63–2,73]	0,86 (0,77) [0,75–0,79]	28 (8,21) [7,74–8,69]	-

Les communautés à feu présentent également les plus faibles valeurs de la constante c, avec une valeur plus élevée pour G1. Cette tendance se confirme au niveau des points de libération où les communautés à feu précoce présentent les plus faibles valeurs. Ce qui expliquerait sans doute les grandes valeurs du diamètre de l'adulte moyen (*Dm*) de ces communautés par rapport à celui des communautés à hauteur relativement égale (G1-G2 et G3-G4).

L'arbre moyen de G1 se caractérise par une valeur de diamètre significativement inférieure à celles des communautés à feu. Au niveau des arbres d'avenir, pour une valeur de diamètre égale, les espèces de la G1 présentent une valeur de hauteur plus élevée que celles des communautés à feu (Figure V.38). Ce qui suppose une certaine influence du feu sur la croissance en hauteur des espèces à cette phase de développement. Mais, cette tendance est inversée avant le stade de l'arbre moyen sauf au niveau de la communauté à feu purement précoce où cette inversion intervient au-delà de ce stade. En effet, les arbres du présent à diamètre supérieur à 15 cm croissent relativement plus vite en hauteur au niveau des communautés soumis au feu qu'au niveau de celle sans feu. Par contre à une hauteur inférieure à la hauteur du point d'intersection des communautés, les arbres du présent des communautés à feu semble croitre relativement plus vite en diamètre que ceux de G1. Les feux précoces semblent donc stimuler plus la croissance en diamètre des arbres du présent. En effet, pour une hauteur relativement égale, le diamètre est plus gros en G2 qu'en G1, et en G4 qu'en G3 (Figure V.38). Par contre, la croissance en hauteur des espèces de G3 est supérieure à celle de G1 durant toute la phase de développement des ligneux. Entre les communautés à feu, une inversion de la tendance de développement des ligneux s'observe au-delà de l'arbre moyen. En effet, les espèces des communautés à feu précoce (G2 à partir de 6,50 m de haut, et 5,80 m pour G4) croissent, pour une même valeur de diamètre, plus en hauteur que les espèces de G3. Cette tendance ne s'observe qu'à partir de 8,20 m de haut dans G2 par rapport à G4.

V.6. DISCUSSION

La complexité des interactions entre les caractéristiques du feu, la structure de la végétation et les propriétés du sol rend difficile l'évaluation de l'influence des feux sur la végétation (Beckage et al. 2009). Toutefois, l'approche d'une classification fonctionnelle de traits structuraux intercorrélés de la végétation tels que la densité, le diamètre, la hauteur et la surface terrière (Pélissier 1995), permet de mieux cerner la question en identifiant des profils structuraux relatifs aux caractéristiques du feu, et de pouvoir déterminer par comparaison de profils, les paramètres structuraux sur lesquels le feu a plus d'impact (Lavorel et Garnier 2002). Quand à la relation d'allométrie, elle traduit en général avec la plus grande fidélité, les modalités de croissance moyenne des individus par comparaison de leurs caractéristiques, et indépendamment de leur âge (Teissier 1948). Les droites d'allométrie donnent ainsi une description dynamique de l'individu et décrivent celui-ci tout au long de sa croissance (Mayrat 1970), tandis que la caractérisation de la structure des communautés permettrait une meilleure compréhension à large échelle de la dynamique forestière (Boucher et al. 2003).

Le passage fréquent des feux réduit significativement la densité totale des ligneux et par conséquent induit une ouverture de la végétation (Staver 2009). Cette action est beaucoup plus accentuée au niveau des communautés à feu précoce. Les communautés à feu tardif sont moins affectées par cette destruction car selon la théorie du "Syndrome de Gulliver" (Higgins et al. 2007), les ligneux de grande taille qui les composent peuvent éviter les flammes et survivre ainsi aux feux.

Malgré une stimulation de la régénération de souche par le feu, la réduction du nombre de tiges par individu découle d'un endommagement des tiges à diamètre inférieur à 2 cm par l'effet cumulé de la fréquence des feux et de l'herbivorie (Hoffmann et Solbrig 2003). Par ailleurs, le taux élevé de régénération induit par une levée de dormance des graines et la stimulation de la régénération végétative par le feu (Luoga et al. 2009) s'oppose à une faible densité des grands individus observée au-delà de l'arbre moyen, confirmant de facto le rôle du feu sur leur établissement sans effet destructeur, en contrôlant la croissance en hauteur des jeunes pousses selon la théorie du « *Demographic Bottleneck* » (Higgins et al. 2000). Ainsi, la prédominance des classes d'individus de taille inférieure à l'arbre moyen confère un aspect bas à la végétation ligneuse, relativement à la théorie du "Syndrome d'Oskar" (voir Higgins et al. 2007).

La réduction significative de la densité des individus de moins de 5 cm de diamètre et de 1,5 m de hauteur totale par les feux pourrait être liée à la présence de graminées pérennes hautes (>2 m) dans les formations végétales soumises à une forte fréquence de feu (Rabeil 2003); mais également aux conditions climatiques et pédologiques du milieu, en ce sens que le taux de survie à la longue saison sèche des jeunes pousses est très faible (Sawadogo 2009). Les caractéristiques de la strate herbacée corrélée au type de végétation (Fournier et al. 1983), expliqueraient probablement les deux phases successives de croissance qui caractérisent la croissance relative des ligneux soumis aux feux. En effet, dans leur première phase de développement, les ligneux favorisent la croissance en diamètre pour mieux résister aux feux

au détriment de la croissance en hauteur qui constitue principalement une conséquence de la compétition pour la lumière (Oldeman 1974, Pélissier 1995). Et leur hauteur croîtrait proportionnellement plus vite que le diamètre quand l'arbre atteint une hauteur lui permettant de protéger ses bourgeons terminaux contre les flammes. Le point de séparation de ces phases de croissance pour les communautés diffère en fonction du régime de feu qui est plus une conséquence qu'une cause du type de végétation (chapitre III, Diouf et al. 2012). Ainsi, les communautés plus ou moins fermées à feu purement tardif privilégie très tôt leur croissance en hauteur (à partir de 1,5 m) grâce à une strate herbacée assez hautes (Rabeil, 2003) mais aussi aux conditions climatiques spécifiques (Wiegand et al. 2006, Sinsin et al. 2004). Par contre au niveau de la communauté à feu mixte plus ou moins ouvert, la présence d'une strate herbacée à graminées pérennes et annuelles expliquerait le point de séparation des deux phases de croissance à environ 2,5 m. La communauté à feu précoce plus ouvert se caractérise en général par une strate continue de graminées pérennes et annuelles (Rabeil 2003) ; ce qui expliquerait la position du point de séparation autour de 3,5 à 4 m.

Les différentes réponses de la strate ligneuse constituent des stratégies de survie des individus dans un environnement fréquemment brûlé. La destruction des graines par le feu serait compensé par la multiplication végétative (racine ou souche) des espèces ligneuses caractérisées, de fait, par un port buissonnant et touffu. Selon Luoga et al. (2004), les espèces ligneuses à régénération végétative résistent mieux au feu grâce à leur croissance rapide. Cette architecture crée, sous leur canopée, des conditions écologiques favorables à l'installation d'autres individus ligneux, et par conséquent une agrégation de leur distribution spatiale (touffes boisées), barrière naturelle à la propagation des feux (Barbier 2006, Diouf et al. 2010).

En définitive, nos résultats mettent en évidence d'une part la capacité des paramètres structuraux à renseigner sur l'influence du régime des feux, et d'autre part l'applicabilité des modèles allométriques, conçus pour les forêts tropicales denses, aux savanes semi-arides. Cependant, une étude de la structure de la strate herbacée apporterait des informations qui étayeront les conclusions de la présente étude. En considérant l'important rôle de la structure globale de la végétation, tributaire des conditions climatiques, pédologiques et topographiques du milieu, dans le déterminisme du régime des feux, nous suggérons aux gestionnaires du Parc la prise en compte du type de végétation et par extension la structure de la strate herbacée pour l'élaboration du calendrier de mise à feu afin de mieux conserver les écosystèmes semi-arides.

Chapitre VI. Caractérisation de la structure spatiale des individus ligneux dans une "brousse tachetée" au sud-ouest du Niger.

VI.1. RESUME

La structure spatiale des végétations périodiques en zones arides est liée, selon des modèles d'auto-organisation, à des processus locaux (facilitation ou compétition). La présente étude visait à vérifier l'importance de ces processus et le rôle du *Combretum micranthum* G.Don à travers une description de la distribution spatiale des ligneux d'une brousse tachetée au sud-ouest du Niger à l'aide de la fonction K de Ripley. L'organisation spatiale des ligneux révèle une structure à deux échelles : *(i)* agrégative (rayon moyen, 9-15 m) et *(ii)* répulsive (vers 35 m), correspondant au patron périodique d'ensemble. Seul le *C. micranthum* présente une distribution similaire, suggérant un rôle d'espèce « clé de voûte », déterminant la structure d'ensemble. Une agrégation locale d'espèces secondaires autour de *C. micranthum* suggère fortement une facilitation de portée (1-3 m) proportionnelle au rayon moyen du houppier des arbustes matures, conformément aux prédictions des modèles et aux études empiriques de la dynamique hydrique du sol. L'absence de relation spatiale entre *C. micranthum* et les autres espèces de la famille des Combretaceae formant entre elles des agrégats, suggère l'existence d'une structure à trois composantes. Ces éléments permettront d'aiguiller les démarches empiriques et d'améliorer les modèles, lesquels s'avèrent indispensables pour la gestion des végétations sahéliennes face aux contraintes d'aridité et d'exploitation.

Mots clés : Brousse tachetée, Structure spatiale, Processus ponctuel, Fonctions K de Ripley et Intertype, Parc W Niger.
Nomenclature : Lebrun J.P. et Stork A. (1991-1997)

VI.2. ABSTRACT

In arid regions, according to self-organization models, the spatial structure of periodic vegetations depends on local processes (facilitation or competition). e current study verified the importance of these processes and the role of *Combretum micranthum* G.Don through a detailed description of the spatial distribution of ligneous species in gapped bush vegetation of southwest Niger, using Ripley's K function.Spatial organization of shrubs reveals a two scale structure: *(i)* aggregative (average radius, 9 to 15 m) and *(ii)* repulsive (at about 35 m) corresponding to the general periodic pattern. Only *C. micranthum* presents a similar distribution, which suggests that it could be the "keystone specie", determining the vegetation structure. A local aggregation of secondary species around *C. micranthum* strongly suggests facilitation at short distance (1-3 m), proportional to the crown's average radius of mature shrub, in accordance with model predictions and empirical studies of the soil hydro dynamics. The absence of spatial relations between *C. micranthum* and the other species of the familly Combretaceae, which tend to cluster together, suggests the existence of a three- component structure. These elements open up new perspectives for field research and for the improvements of models, which are essential for the management of Sahelian vegetations against the exploitation and aridity constraints.

Keywords : Gapped bush, Spatial structure, Point process, Ripley's K and Inter-type functions, Park W Niger.
Nomenclature : Lebrun J.P. et Stork A. (1991-1997)

VI.3. INTRODUCTION

La description précise de la structure spatiale d'un écosystème constitue, en parallèle avec une approche expérimentale, une étape importante dans l'inférence des processus biologiques (*pattern-process paradigm*) (Levin 1992). Idéalement, cette démarche doit s'insérer dans une approche déductive et requiert un cadre théorique et une connaissance biologique solides (McIntire et Fajardo, 2009). L'hétérogénéité spatiale qui caractérise les végétations en zone aride ou semi-aride s'explique en général par une redistribution des ressources limitantes (l'eau surtout), superposée à des mécanismes de rétroaction positive (*feedback*») dans les zones végétalisées (Schlesinger et al. 1990; Ludwig et al. 2005). Ainsi, de nombreuses études ont cherché à inférer des processus, tel que des interactions facilitatrices ou compétitrices entre individus, à partir d'une description de la structure spatiale dans ce type de végétation (Fonteyn et Mahall, 1981; Tirado et Pugnaire, 2003).

Un cas particulier de végétations arides hétérogènes est celui des structures spatialement périodiques. Dans celles-ci, l'organisation du paysage prend des formes étonnement régulières, en taches ou en bandes (Greig-Smith 1979, Ambouta 1997, Couteron 2001). Des modèles d'auto-organisation ont été formulés (Lefever et Lejeune 1997, Rietkerk et al. 2002, Gilad et al. 2004) reproduisant l'émergence de ces structures en conditions limites sur la base de deux mécanismes uniquement : *(i)* une facilitation locale et *(ii)* une compétition de plus grande portée spatiale. Ces modèles constituent un cadre théorique extrêmement riche, tant au niveau des dynamiques des végétations périodiques que pour l'inférence des processus biologiques à l'œuvre. En dépit de leur performance qualitative, ces modèles nécessitent désormais une paramétrisation plus réaliste afin de pouvoir proposer les prédictions quantitatives indispensables à la gestion des écosystèmes fragiles situés en bordure des déserts, en première ligne des changements climatiques et des pressions anthropiques. Or, dans bien des cas, les données même les plus basiques font défaut quant aux espèces en présence et à leur relation avec la structure périodique de la végétation (dénommée ci-après structure d'ensemble) (Couteron 1998).

Devant la généralité du phénomène des végétations périodiques (Deblauwe et al. 2008), l'hypothèse a été faite qu'un nombre limité d'espèces « clés de voûte », ou espèces ingénieurs au sens de Jones et al (1997) et Gilad et al. (2004), déterminant la structure d'ensemble, devait être responsables des interactions facilitatrices et compétitives supposées. En zone sahélienne ouest africaine, l'espèce *Combretum micranthum* G. Don est quasi systématiquement dominante dans les végétations périodiques (Ambouta 1997; Seghieri et Galle 1999, Couteron et al. 2003). Récemment, une étude expérimentale des portées spatiales des interactions facilitatrice et compétitrice du *C. micranthum*, menée au sud-ouest du Niger, a confirmé qu'il incarnait un bon candidat potentiel (Barbier et al. 2008). En effet, des impacts locaux exercés par cette espèce sur le bilan hydrique du sol ont été mis en évidence expérimentalement, à savoir : *(i)* une réduction nette de l'évaporation directe de l'eau du sol, soit un effet positif induit par l'ombrage des houppiers, et *(ii)* une ponction du sol, induite par les systèmes racinaires superficiels et très étendus qui a un effet négatif de plus grande portée spatiale sur le bilan hydrique. Ces effets locaux ont pu clairement être distingués des variations de propriétés

du sol (texture, structure, teneur en matière organique, etc.). De même, la nature endogène de la structure d'ensemble, c'est-à-dire son indépendance vis-à-vis d'hétérogénéités environnementales préexistantes, a été établie (Barbier 2006, Barbier et al. 2006).

La présente contribution, portant sur le même site d'étude, vise à confirmer l'importance des processus supposés et le rôle prépondérant de *C. micranthum* par le biais d'une description détaillée de la distribution spatiale des ligneux. Les questions auxquelles nous allons tenter de répondre sont les suivantes : *(i)* La répartition spatiale du *C. micranthum* est elle compatible avec son rôle supposé d'ingénieur du patron périodique de la structure d'ensemble? *(ii)* Comment se répartissent les autres espèces ligneuses abondantes ? *(iii)* Est-il possible de mettre en évidence une signature directe des mécanismes de facilitation et (ou) de compétition entre plantes qui impliquerait *C. micranthum* à une échelle locale différente de celle du patron périodique d'ensemble ? Pour répondre à ces questions, nous nous baserons sur une méthode éprouvée d'analyse de la structure spatiale d'individus cartographiés, à savoir l'analyse de processus ponctuels à l'aide de la fonction K de Ripley (Lotwick et Silverman 1982, Diggle 1983).

VI.4. METHODES

VI.4.1. Site d'étude

L'étude a été menée dans le parc régional du W, une aire protégée à cheval sur le Bénin, le Burkina Faso et le Niger, plus précisement dans la portion appelée parc national du W du Niger et située entre 11° et 12°35 Nord et 2° et 3°50 Est. Le climat est de type tropical semi-aride, caractéristique de la zone des steppes et savanes. Il est marqué par une courte saison des pluies (juin à septembre) et une longue saison sèche (octobre à mai).

Le site d'étude se situe dans la partie nord du parc régional, soit au sud-ouest du Niger (*Universal Transverse Mercator* (UTM) 31N 1368540 / 0435140). Les moyennes annuelles calculées sur une période de 20 ans (1938-2002) sont d'environ 30°C pour la température et 704,7 mm pour la pluviométrie ; elles ont été établies d'après les données du poste pluviométrique de la Tapoa (à 15 km du site). Le site est donc à la limite la plus humide de la portion du gradient latitudinal d'aridité du Sahel ouest-africain (pluviométries s'étalant de 300 mm au Nord à 700 mm au Sud) selon les valeurs de précipitations données par L'Hôte et Mahé (1996) et englobant les diverses formes de végétations périodiques (Barbier et al. 2006).

Le site d'étude est situé sur un plateau à cuirasse ferrugineuse et, comme les plateaux environnants, présente une végétation d'aspect tacheté, dans laquelle les ligneux à prédominance de combrétacées forment des taches boisées, en alternance avec des taches de sol nu (Photo VI.5). La longueur d'onde dominante (distance moyenne entre les centres de deux taches voisines de même type) de la structure tachetée est de 50 m en moyenne, ce qui correspond aux structures tachetées généralement trouvées dans des contextes similaires, en Afrique occidentale (Burkina Faso, Niger, etc.) (Couteron et Lejeune 2001; Barbier et al. 2006). La discontinuité de la strate herbeuse à dominance thérophytique explique la rareté des feux. Le cortège floristique de cette strate est essentiellement constitué de graminées annuelles

telles *Ctenium elegans* Kunth, *Microchloa indica* (L.f.) P. Beauv., *Pennisetum pedicellatum* Trin. et *Brachiaria villosa* (Lam.) A. Camus.

Le relief, hormis les termitières, est relativement plat. La pente générale de direction Est-Ouest est de 0,2 % (Barbier 2006). Les sols de type ferrugineux tropical peu lessivé et issus de l'altération du socle précambrien du Liptako Gourma (Hiernaux 1999) sont peu profonds (38 cm, en moyenne) et de nature sablo-argileuse avec 25% de charge caillouteuse dans l'horizon superficiel (Barbier 2006). Ce dernier surmonte une carapace modérément indurée qui conditionne la distribution essentiellement superficielle des racines, y compris des ligneux, à l'exception de *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. ex Poir., lequel présente un pivot perforant à même de pénétrer la cuirasse (Barbier 2006).

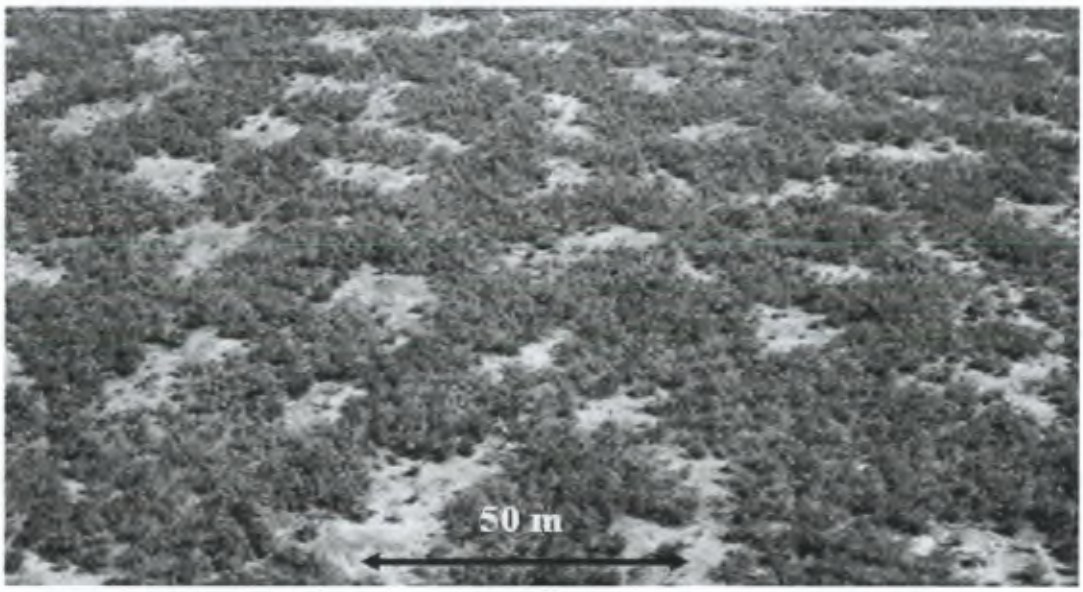

Photo VI.5. Vue aérienne oblique d'une brousse tachetée dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (Photographie par Barbier N., novembre 2004)

VI.4.2. Collecte des données

Une parcelle rectangulaire de 0,44 ha (80 m × 55 m) a été délimitée au sein du paysage tacheté. Dans le cadre des objectifs de la présente étude, seuls les individus végétaux dont la hauteur totale (*H*) dépassait 1,5 m, en novembre 2004, ont été identifiés (nomenclature selon Lebrun & Stork (1991-1997)) et cartographiés à l'aide d'un tachéomètre constitué d'un théodolite optique de chantier MTXO (Metland, Ecuelles, France) sur lequel était fixé un télémètre laser DistoA2 (Leica, Le Pecq, France). En effet, chez les microphanérophytes, la proportion des individus à *H* inférieure au seuil de 1,5 m est généralement utilisée comme indicateur du taux de régénération et de la diminution des risques de broutage du bourgeon terminal (Couteron 1998). L'espèce et la valeur de *H* ont été notées pour chaque individu (Figure VI.39).

VI.4.3. Analyse des structures spatiales

La cartographie exhaustive de la parcelle (semis de points) et le caractère plurispécifique du peuplement justifient une caractérisation des propriétés du second ordre du processus ponctuel par la fonction *L(r)* de Besag (1977) (laquelle dérive de la fonction *K(r)* de Ripley (1977). Cette méthode bien établie consiste à compter le nombre de voisins dans des voisinages de rayons *r* croissants autour de chaque point et à moyenner la fonction ainsi obtenue sur l'ensemble des points. Les hypothèses d'homogénéité et d'isotropie requises pour son application (Cressie 1993) sont garanties par la périodicité et l'isotropie de la structure étudiée ici (Couteron et Kokou 1997). Pour pallier aux effets de bords, la méthode de correction locale proposée par Ripley (1977) a été appliquée pour obtenir un estimateur (moyenne sur l'ensemble du semis) non biaisé de la fonction *K(r)*, quelle que fut la forme de l'aire d'étude (Goreaud et Pélissier 1999, Goreaud, 2000).

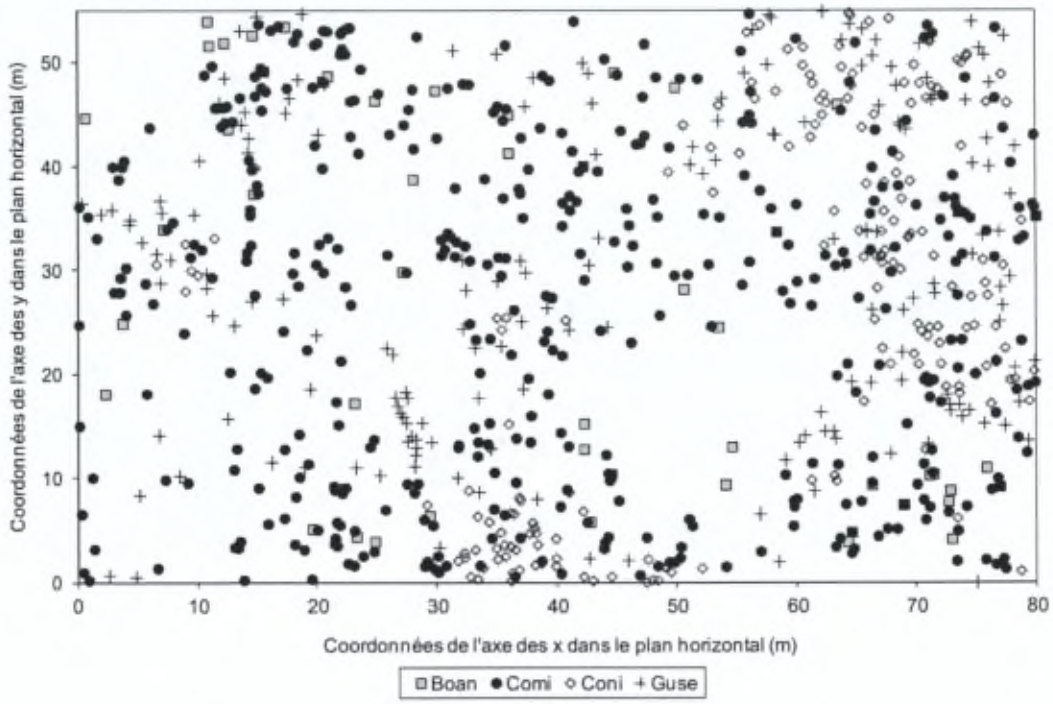

Figure VI.39. Carte de distribution des espèces ligneuses abondantes à l'intérieur de la parcelle étudiée dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (novembre 2004). Boan = *Boscia angustifolia* A. Rich ; Comi = *Combretum micranthum* G. Don ; Coni = *Combretum nigricans* Lepr. ex Guill. & Perr. ; Guse = *Guiera senegalensis* J.F. Gmel.

Pour analyser la significativité statistique des échelles d'agrégation et de répulsion mises en évidence, nous nous sommes basés sur l'hypothèse nulle (H_0) de distribution aléatoire des points (Processus de Poisson) (Cressie 1993; Picard et Bar-Hen 2002; Couteron et al. 2003). Les intervalles de confiance locaux (IC) pour un risque $\alpha = 1\%$, ont été générés par la méthode de Monte Carlo qui consiste à simuler un grand nombre de réalisations (1000 pour la présente étude) du processus ponctuel correspondant au H_0 considéré et de même densité que le semis

réel (Besag et Diggle 1977), chaque point du processus étant simulé par tirage indépendant de ses coordonnées (x, y) selon deux lois uniformes (voir Goreaud et Pélissier 2003).

Les fonctions intertypes L_{ij} (Lotwick et Silverman 1982) ont également été employées pour analyser la relation spatiale entre deux types de points (i et j) distingués sur la base d'une marque qualitative (l'espèce). La distribution spatiale de chaque espèce résulte, a priori, de processus spécifiques de régénération naturelle et de croissance qui varient d'une espèce à l'autre et peuvent donc entraîner des structures spatiales spécifiques très différentes (Goreaud 2000). L'hypothèse nulle H_0 d'indépendance des sous-populations (processus de Poissons simulés indépendamment) a été employée pour mettre en évidence l'existence d'interactions interspécifiques dans l'espace (Goreaud et Pélissier 2003).

Ainsi, en comparant la courbe $L(r)$ ou $L_{ij}(r)$ à l'IC, le degré d'agrégation ou de périodicité de la structure du semis peut être déterminé : les structures périodiques sont caractérisées par des valeurs de $L(r)$ ou $L_{ij}(r)$ inférieures à la borne inférieure de l'IC tandis que celles des structures agrégées sont supérieures à sa borne supérieure, avec un risque de $\alpha = 1\%$ de se tromper. Selon la méthode du « point saillant » (Hanish et Stoyan 1983), un pic positif ou négatif de la courbe de $L(r)$ correspond à la présence d'agrégats (respectivement d'une échelle de périodicité ou de répulsion) dont la taille moyenne est donnée par la valeur de r au point saillant. Pour tenir compte de l'imprécision sur les mesures de position, des intervalles de r de 1 m de distance ont été considérés. Les analyses ont été effectuées à l'aide du module d'Analyse des données spatiales (ADS) du logiciel ADE4 (Pélissier et Goreaud 2000 *in* Thioulouse et al. 1997).

VI.5. RESULTATS

VI.5.1. Caractéristiques du peuplement ligneux

Sur la base des 932 individus ligneux cartographiés, soit une densité globale de 2117 individus/ha, le cortège floristique du site d'étude se composait de sept espèces ligneuses regroupées dans quatre familles avec une prédominance des combrétacées. Ces espèces ligneuses, avec un diamètre moyen du houppier de 1,97 m et une hauteur moyenne de 2,42 m à l'échelle de la parcelle, appartiennent à la subdivision des microphanérophytes (moins de 6 m) sauf le *Gardenia sokotensis* Hutch., lequel est une nanophanérophyte (moins de 2 m). Le *C. micranthum* constituait l'espèce dominante (Tableau VI.15).

VI.5.2. Analyse des courbes L(r)

Si l'on se réfère au critère du point saillant, l'analyse de la courbes $L(r)$ pour tous les ligneux cartographiés de la parcelle fait ressortir une distribution spatiale significativement agrégée, avec des agrégats (fourrés) de 9 à 15 m de rayon moyen (R_m) (Figure VI.40A). Le point d'inflexion de la courbe observé à 20-25 m correspond à la distance moyenne «centre du fourré – centre de la tache nue», tandis que le point saillant dans le sens négatif à 35 m correspond à la distance moyenne «centre du fourré – entrée du fourré suivant», ce qui confirme la périodicité de la structure d'ensemble à une échelle d'environ 50 m (Photo VI.5).

Tableau VI.15. Caractéristiques floristiques de la végétation ligneuse d'une brousse tachetée dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (novembre 2004).

Espèces	*Famille, subdivision*	*Nombre individus (n)*	*Densité (n/ha)*	*Contribution spécifique (%)*	*Hauteur moyenne (m)*	*Diamètre moyen du houppier (m)*
Combretum micranthum G. Don.	Combretaceae, microphanérophyte	428	973	45,92	2,70	2,60
Guiera senegalensis J.F.Gmel.	Combretaceae, microphanérophyte	184	418	19,74	2,28	1,68
Combretum nigricans Lepr. ex Guill. & Perr	Combretaceae, microphanérophyte	180	409	19,31	3,09	1,86
Gardenia sokotensis Hutch.	Rubiaceae, nanophanérophyte	42	95	4,51	1,73	1,41
Boscia angustifolia A.Rich	Capparaceae, microphanérophyte	52	118	5,58	2,59	1,77
Acacia ataxacantha DC.	Mimosaceae, microphanérophyte	33	75	3,54	2,40	2,00
Boscia senegalensis (Pers.) Lam. ex Poir.	Capparaceae, microphanérophyte	13	29	1,40	2,16	2,50
Total au niveau de la parcelle :		932	2117	100	2,42	1,97

Prises individuellement, les espèces suffisamment représentées (i.e. ayant une densité $\geq$ 100 individus/ha) présentent également une structure agrégative à courte distance (Figure VI.40B) sauf chez *Boscia angustifolia* A.Rich., lequel présente une distribution aléatoire. Le caractère périodique de la structure spatiale s'exprime surtout pour les individus du *C. micranthum* avec H $\geq$ 3,0 m, au travers d'une distance moyenne de répulsion de 25-32 m (Figure VI.40C). Le R_m des agrégats varie d'une espèce à l'autre (8 m chez le *C. micranthum*, 7 m chez le *Guiera senegalensis* J.F. Gmel. et 14 m chez le *Combretum nigricans* Lepr. ex Guill. & Perr.) (Tableau VI.16). La distance élevée de la fin du plateau de la fonction K (point saillant) chez le *Combretum nigricans* semble révéler davantage l'inhomogénéité de sa distribution au sein de la parcelle (Figure VI.40) qu'une taille modale d'agrégat. Cependant, il est difficile, de par la taille relativement restreinte de la parcelle, d'établir la significativité de ces différences de tailles d'agrégats.

Tableau VI.16. Synthèse des structures spatiales intraspécifiques de la végétation ligneuse d'une brousse tachetée dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (novembre 2004). Les structures sont décrites par la fonction L(r) de Besag (1977).

Espèces		Structure spatiale	
		Agrégée (*Rm*)	Régulière (*d*)
Combretum micranthum	H $\geq$ 1.5 m	8	*
	H $\geq$ 3 m	9	28
Guiera senegalensis		7	*
Combretum nigricans		14	*
Boscia angustifolia		*	*

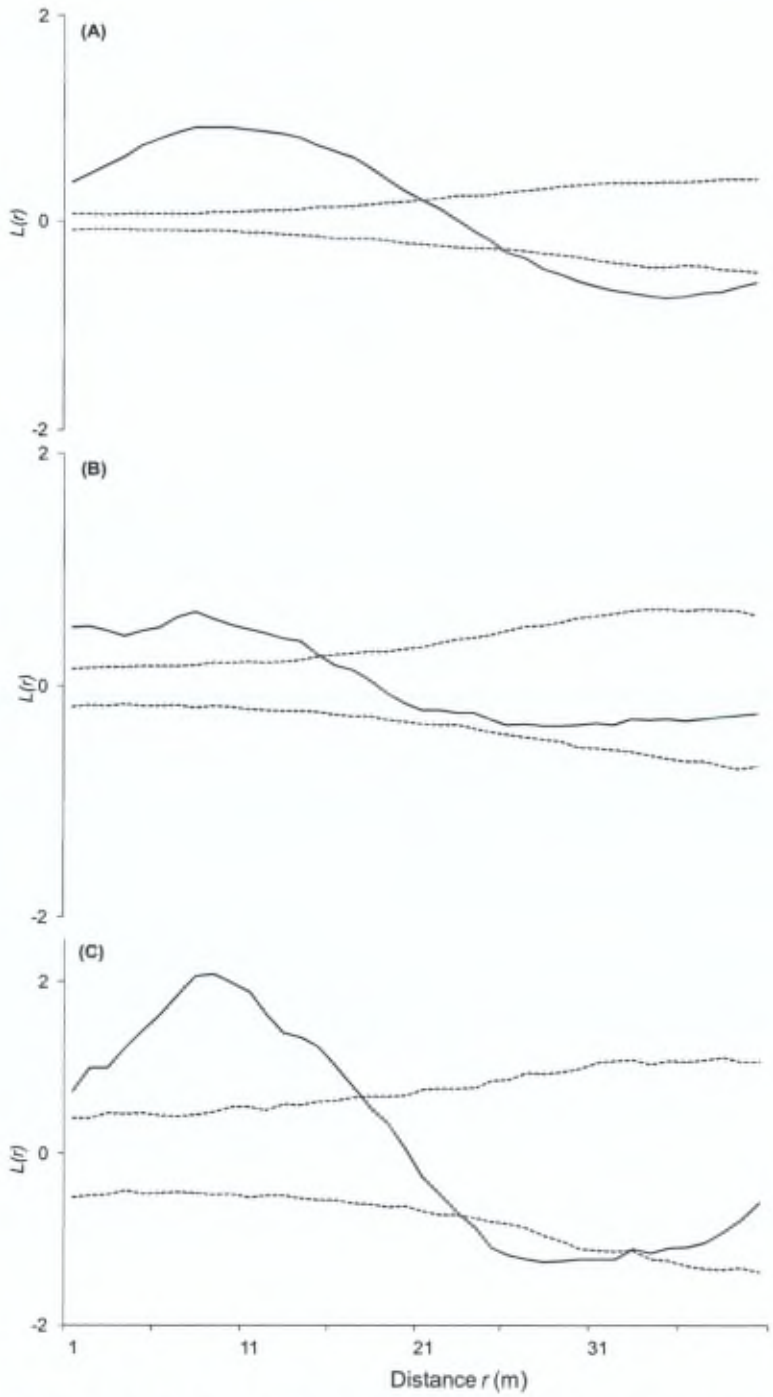

Figure VI.40. Fonctions *L(r)* de Besag (1977) de la distribution spatiale des espèces ligneuses au sein de la parcelle d'étude dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (novembre 2004). (A) Ensemble des espèces. (B) *Combretum micranthum* ($H \geq 1,5$ m). (C) *Combretum micranthum* ($H \geq 3,0$ m). Les lignes brisées représentent l'intervalle de confiance avec un risque d'erreur $\alpha = 1$ %. *H*, hauteur totale individuelle pour l'espèce ligneuse ; *L(r)*, fonction du nombre moyen de voisins de même type à une distance inférieure ou égale au rayon *r* défini autour d'un point quelconque du semis; *r*, rayon du cercle de comptage du nombre de voisin autour d'un individu quelconque.

VI.5.1. Analyse des courbes L_{ij} (r)

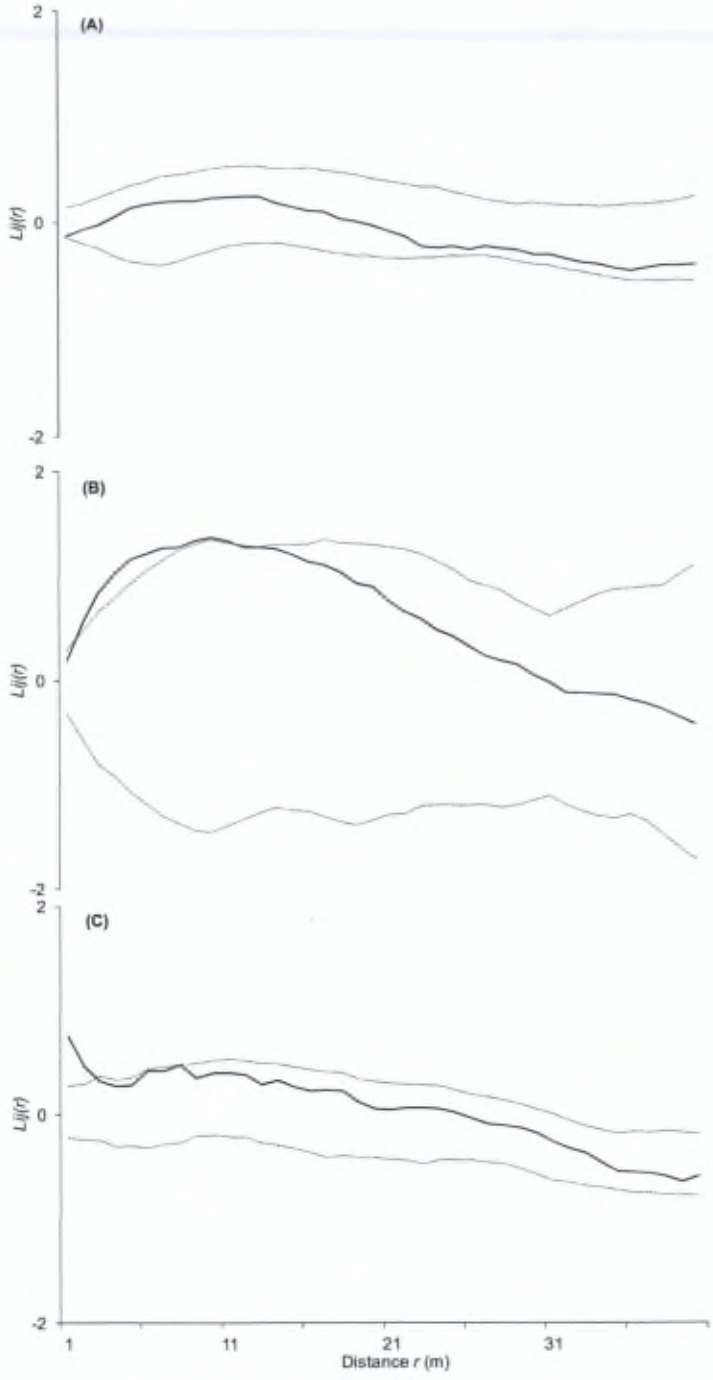

Figure VI.41. Fonctions intertypes $L_{ij}(r)$ de Lotwick et Silverman (1982) de la distribution interspécifique des espèces ligneuses au sein de la parcelle d'étude dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (novembre 2004). (A) *Combretum micranthum* et *Guiera senegalensis*. (B) *Combretum nigricans* et *Guiera senegalensis*. (C) *Combretum micranthum* et *Boscia angustifolia*. Les lignes brisées représentent l'intervalle de confiance avec un risque d'erreur $\alpha = 1$ %. H, hauteur totale individuelle pour l'espèce ligneuse ; $\boldsymbol{L_{ij}(r)}$, fonction du nombre de voisins de type *j* à une distance inférieure ou égale au rayon *r* défini autour d'un point quelconque de type *i*; *r*, rayon du cercle de comptage du nombre de voisin autour d'un individu quelconque.

Un résultat remarquable est que l'analyse intertype conclut à une indépendance des distributions spatiales entre *C. micranthum* et les deux autres espèces de la famille des combretaceae (*Combretum nigricans* et *Guiera senegalensis*) (Figure VI.41A). Ainsi, en dépit de la nature agrégative de leurs distributions intraspécifiques, ces trois espèces ne forment pas nécessairement des fourrés communs (Tableau VI.17). Ce fait est observable sur la vue aérienne du site (Photo VI.5), marquée, en superposition avec le patron sol nu – fourrés, par la différentiation au sein des fourrés de taches de couleurs différentes. Les zones brunâtres, en particulier, correspondent au *C. micranthum* (espèce décidue marcescente). Par contre, le *Guiera senegalensis* présente bien une relation agrégative avec le *Combretum nigricans* (agrégats interspécifiques, R_m = 7–9 m) (Figure VI.41B). Ces deux espèces semblent donc former la base des fourrés apparaissant en vert en photo VI.5.

Un autre fait remarquable concerne la relation des espèces dominantes avec les espèces secondaires (*Gardenia sokotensis, Boscia spp.*, etc.). En effet, seul le *C. micranthum* présente une relation non indépendante avec ces espèces. Il s'agit d'agrégations à très courte portée (1-3m) (Figure VI.41C), correspondant au fait que les individus de ces espèces secondaires sont très souvent trouvés à très courte distance, voire à l'intérieur des cépées de *C micranthum* (Tableau VI.15).

Tableau VI.17. Synthèse des structures spatiales interspécifiques de la végétation ligneuse d'une brousse tachetée dans le parc national du W au sud-ouest du Niger, Afrique de l'Ouest (novembre 2004). Les structures sont décrites par la fonction $L_{ij}(r)$ de Lotwick et Silverman (1982).

	C. micranthum	*Guiera senegalensis*	*C. nigricans*	*Gardenia sokotensis*	*B. angustifolia*
Combretum micranthum					
Guiera senegalensis	Aléatoire				
Combretum nigricans	Aléatoire	Agrégat (R_m = 7-9 m)			
Gardenia sokotensis	Agrégat (R_m = 1m)	Aléatoire	Aléatoire		
Boscia angustifolia	Agrégat (R_m = 1m)	Aléatoire	Aléatoire	Aléatoire	

Nota : $L_{ij}(r)$, fonction du nombre de voisins de type j à une distance inférieure ou égale au rayon r autour d'un point quelconque de type i ; r, rayon du cercle de comptage du nombre de voisins autour d'un individu quelconque ; R_m, rayon moyen des agrégats.

VI.6. DISCUSSION

La richesse floristique des ligneux du site d'étude est étonnement basse, si l'on se réfère à celle observée par Couteron (2001) dans une brousse tachetée au Nord du Burkina Faso (7 espèces ligneuses contre 32), et ce en dépit d'une densité nettement plus forte (plus de 2000 individus/ha contre 298) et d'une pluviosité plus élevée (700 mm contre 482). Les trois espèces dominantes sur notre site (*C. micranthum, Guiera senegalensis* et *Combretum nigricans)* sont cependant généralement abondantes dans les végétations périodiques

d'Afrique de l'Ouest, même en climat plus aride (Couteron et al. 2000). Le *C. micranthum,* en particulier, est dominant au sein des différents types de végétations périodiques en Afrique de l'Ouest avec, pour un site au Burkina Faso, une abondance plus élevée dans la brousse tigrée (70%) que dans la brousse tachetée (26%) (Couteron 2001). Cependant, au sein du même type tacheté, on remarque une abondance plus grande sur les sites étudiés au Niger que sur ceux étudiés au Burkina Faso (Couteron 2001).

Sur la base d'un échantillonnage recouvrant une à deux répétitions du patron d'ensemble d'une brousse tachetée du sud-ouest du Niger, l'analyse des propriétés du second ordre des cartes de points des ligneux nous a permis d'avancer dans la compréhension de l'organisation spatiale multi-spécifique à l'œuvre. En effet, cette structure se caractérise par deux échelles dominantes, à savoir : *(i)* une échelle agrégative (fourrés avec R_m d'environ 9-15 m) et *(ii)* une échelle de répulsion ou de périodicité (vers R_m = 35 m) qui correspond à la distance moyenne entre le centre des fourrés et l'entrée dans le fourré suivant (soit à peu près deux tires de la longueur d'onde). Cette distance est à mettre en relation avec les résultats obtenus par analyse spectrale (Transformée de Fourier) d'images aériennes de la région qui indiquent une longueur d'onde moyenne (distance entre le centre de deux fourrés successifs) d'environ 50 m (Barbier 2006). Il est remarquable de pouvoir mettre en évidence cette échelle de périodicité sur une parcelle de taille réduite (0,44 ha), soit une taille ne pouvant recouvrir qu'une à deux répétitions de la structure périodique. Ce résultat met en évidence la robustesse de la méthode de Ripley, d'une part, et le degré remarquable d'organisation de la végétation, d'autre part.

Au niveau spécifique, seuls les individus les plus grands ($H \geq 3{,}0$ m) de l'espèce dominante, *C. micranthum,* présentent les deux échelles de la structure d'ensemble. Couteron (2001) a également démontré, par analyse spectrale, la forte corrélation de la distribution spatiale de cette espèce à la structure d'ensemble des végétations périodiques (en bandes et en taches) au Nord du Burkina Faso. Ce résultat conforte donc l'hypothèse selon laquelle le *C. micranthum* constituerait l'espèce ingénieur ou clé de voûte (Jones et al. 1997; Gilad et al. 2004) dans les végétations périodiques d'Afrique de l'Ouest. Qui plus est, un certain nombre d'espèces secondaires poussent préférentiellement à proximité directe ou au sein des cépées du *C. micranthum,* avec un rayon moyen des agrégats comparable au rayon moyen du houppier de ce dernier (le diamètre moyen du houppier est présenté au tableau VI.15). Cette agrégation locale sous les houppiers du *C. micranthum* suggère fortement une relation de facilitation à courte portée (1-3 m), comme supposée par les modèles d'auto-organisation (Lefever et Lejeune 1997). Barbier et al. (2008) ont de plus montré, sur le même site, que l'ombrage des houppiers du *C. micranthum* induisait une importante réduction de l'évaporation directe sous ceux-ci, indépendamment des variations du substrat ou de la microtopographie. D'autres effets ont également été mesurés comme une amélioration de la structure du sol ou de la teneur en matière organique (Leprun 1992; Hiernaux et al. 1999; Barbier et al. 2006). Ces différents effets, fréquemment documentés en zones arides (Callaway 1995) ont donné naissance aux concepts de « *nurse plant* » (plante nourricière) et d'îlots de fertilité (Barot et al. 1999). On constate en effet de manière générale dans les zones arides (Schlesinger et al. 1990, Ludwig et al. 2005), et dans les végétations périodiques en particulier (Tongway et Ludwig 1997, Tongway et al. 2001), que les ressources et l'activité biologique du sol, et donc les cycles

biogéochimiques, ainsi que le recrutement de nouveaux individus végétaux, se concentrent sous la végétation.

D'après les modèles, l'émergence de structures spatialement périodiques impose également l'existence d'un mécanisme d'inhibition (compétition) spatiale de portée supérieure au diamètre du houppier. Des deux mécanismes proposés jusqu'à présent, à savoir la redistribution par les eaux de ruissellement (*run-off*) (Rietkerk et al. 2002 ; Ludwig et al. 2005) et la compétition racinaire (Lefever et Lejeune 1997), le second semble le plus probable pour notre site, au vu des données expérimentales de Barbier et al. (2008). Nous n'avons cependant pas pu mettre en évidence de portée de répulsion pouvant être mise en relation directe avec une possible échelle de compétition. Couteron (1998) avait été confronté au même résultat dans une végétation périodique du Burkina Faso. Cette limite des approches par analyse des structures spatiales semble résulter de l'intensité de l'effet de facilitation (et de l'agrégation qui en dérive) qui pourrait occulter un éventuel effet de compétition. Il est cependant intéressant de constater que la seule espèce présentant une répartition intraspécifique aléatoire (au sens poissonien), le *Boscia angustifolia*, possède un système racinaire pivotant. Il se pourrait dès lors que cette espèce, passé un certain stade de développement, puisse jouir d'une certaine indépendance vis-à-vis des interactions des autres ligneux.

Par ailleurs, les deux autres espèces les plus abondantes semblent former ensemble des taches de taille similaire à celles du *C. micranthum*, mais dont la disposition dans l'espace est indépendante de ces dernières. Ce résultat suggère l'existence d'une structure à au moins trois composantes, à savoir : *(i)* le sol nu, *(ii)* les fourrés à *C. micranthum* et espèces secondaires, et *(iii)* les fourrés à *Guiera senegalensis* et *Combretum nigricans*. Le comportement pionnier du *Guiera senegalensis*, et sa propension à dominer des zones distinctes des fourrés à *C. micranthum* avaient déjà été mis en évidence dans le cadre des végétations en bandes parallèles ou brousse tigrée (Ambouta 1997). L'hypothèse avait été avancée qu'en présence d'une pente suffisante pour produire un ruissellement en nappe de l'eau de pluie, le *Guiera senegalensis* colonise les zones amont des fourrés, profitant des apports du ruissellement (Seghieri et Galle 1999). Cependant, aucune forme de ségrégation spatiale n'avait été décrite dans des végétations tachetées, pour lesquelles le rôle du ruissellement reste largement à démontrer (Barbier et al. 2006). On ne peut dès lors exclure la possibilité selon laquelle, tout comme la structure périodique d'ensemble peut être le fruit d'interactions entre individus, l'existence de deux phases au sein des fourrés serait la conséquence d'interactions entre espèces. Une approche multi-temporelle, par exemple à l'aide de données de télédétection optiques à très haute résolution spatiale, devrait permettre de dire si les fourrés à *Guiera senegalensis* constituent des phases de succession secondaire durant les épisodes climatiques favorables, ou s'ils constituent une composante plus permanente du patron périodique, issue des processus d'auto-organisation (facilitation ou compétition).

Ces résultats montrent l'intérêt d'allier un cadre théorique fort, en l'occurrence celui des modèles d'auto-organisation, avec une analyse rigoureuse de la structure spatiale pour inférer

des processus écologiques (McIntire et Fajardo 2009) et guider des approches expérimentales ultérieures.

VI.7. REMERCIEMENTS

Nous remercions la Coopération technique belge (CTB), l'Université Libre de Bruxelles et l'Université ABDOU Moumouni de Niamey (UAM) pour leurs contributions financières et techniques qui ont permis de mener à terme cette étude. Le projet ECOPAS (Ecosystèmes protégés en Afrique sahélienne) - parc régional du W (Union européenne) a fourni l'appui scientifique et technique pour la collecte des données de terrain et de la photographie aérienne. Nous remercions le Dr. Pierre COUTERON, et le Reviewer anonyme, pour leur contribution.

Chapitre VII. Discussion générale, Conclusions et Perspectives

Le Parc National du W du Niger (PNWN) est une aire protégée située dans une zone de transition climatique sahélo-soudanienne, à la limite du front de désertification, caractérisée par une mosaïque complexe de faciès savanicoles imbriqués (Couteron et Kokou 1992). Ce parc représente l'un des derniers refuges de la flore et de la faune sauvage en Afrique de l'Ouest (Lamarque 2004). La mise à feu systématique en saison sèche précoce constitue le principal outil de gestion et de préservation des écosystèmes du parc, malgré les diverses contraintes d'ordre climatique, édaphique et anthropique auxquelles ils sont soumis. Cette politique de gestion par le feu est en réalité appliquée, et surtout intensifiée au cours de ces trois dernières décennies (Lamarque 2004), par extrapolation des connaissances acquises en général par expérimentation du feu dans des paysages de savane tropicale à des échelles locales et dans un contexte écologique le plus souvent différent (par exemple en Australie: Andersen et al. 1998, Williams et al. 2003, Prior et al. 2006 ; Afrique australe: Bond et van Wilgen 2005, Higgins et al. 2007, Furley et al. 2008; Afrique occidentale: Swaine et al. 1992, Louppe et al. 1995, Sawadogo 2009). Or, le phénomène du feu se caractérise par une variabilité spatio-temporelle sous la dépendance de son environnement (Parisien et Moritz 2009), et par des effets écologiques variant selon l'échelle de perception du phénomène et en fonction des paysages voire des biomes liés au climat régional (Agee 1993, Eva et Lambin 2000, Trollope et al. 2002).

Le PNWN n'a jamais fait l'objet d'une étude d'expérimentation du feu et encore moins d'une évaluation des effets du feu sur la végétation à diverses échelles spatio-temporelle; ce qui confère à ce travail un caractère pionnier. En effet, hormis les travaux de Clerici (2006) qui ont pu analyser le rôle des feux dans les processus de fragmentation et de perte d'habitats à l'échelle paysagère sur l'ensemble du Parc régional transfrontalier du W (PRW), les études antérieures sur la végétation du PNWN, ayant trait aux feux, de manière sommaire, se sont plutôt focalisées soit sur la faune sauvage (Poché 1975, Rabeil 2003, Cornelis 2011) qui est le point focal du volet écotouristique de la gestion du PRW (Ecopas 2005), soit sur les aspects botanique, phytogéographique et phytosociologique (Saadou 1990, Mahamane 2005), ou encore cartographique (Couteron et Kokou 1992, De Wispelaere 2004, Barbier 2006). Par ailleurs Muller (2009) a pu révéler un savoir local des populations riveraines à l'égard de la gestion des écosystèmes par le feu, sans aucune référence toutefois aux effets du feu sur la végétation du PNWN. De même, les différents travaux de cartographie des feux (Grégoire et al. 2003, Grégoire et Simonetti 2010) n'ont eu pour but qu'une caractérisation de leur distribution spatio-temporelle et se sont limité à un pas de temps de 1 à 5 ans.

La question centrale de cette thèse a donc porté sur l'efficacité de cette politique de feu précoce systématique dans le PNWN à travers une estimation des effets du feu sur la végétation ligneuse. En effet, les différents travaux présentés dans cette thèse ont eu pour objectif commun de contribuer à une compréhension écologique de l'activité et des effets des feux d'aménagement du PNWN indispensable aux prises de décision pour une gestion adaptée. L'ensemble de ces travaux peut être considéré comme un système de suivi qui évalue les résultats des actions de gestion par le feu à travers des études descriptives et tests d'hypothèses

dans le but de fournir des outils adéquats à la gestion future. En effet, il s'est agi d'analyser selon une approche multi-échelle intégrant diverses disciplines scientifiques, les variations spatio-temporelles de l'activité du feu (chapitre II), puis à les mettre en relation avec les conditions environnementales (chapitre III) pour étudier le rôle du facteur feu dans les mécanismes et processus qui régissent l'évolution à long terme de la végétation ligneuse (chapitres IV, V et VI).

Les apports de ce travail de thèse sont à la fois d'ordre méthodologique, fondamental et pratique. Les apports d'ordre méthodologique consistent en une proposition de méthode de cartographie de l'activité du feu sur la base de ses empreintes (chapitre II), et du transfert d'échelle dans les études d'un phénomène de nature spatio-temporelle comme le feu. Les résultats obtenus ont en effet permis de confirmer le potentiel des séries temporelles d'images de télédétection optique à moyenne résolution spatiale acquises par le capteur MODIS pour caractériser à large échelle l'activité du feu en zone semi-aride; et l'intérêt du transfert d'échelle pour une évaluation globale des effets écologiques du feu.

Comme apports d'ordre fondamental à l'écologie des savanes, les résultats de cette thèse représentent une contribution significative au débat sur les déterminants de la dynamique des savanes, en particulier celles des zones semi-aride à aride. En effet, ils suggèrent que le facteur de détermination principal dans les savanes du PNWN est la géomorphologie qui détermine les propriétés du sol et par extension la structure ligneuse influençant à son tour le régime du feu. Il ne faut pas écarter toutefois la possibilité d'effets de décalage ("*lag-effects*") de la réponse de la végétation au feu qui peuvent être liés à la durée des sept années considérée dans cette thèse.

Les apports d'ordre pratique sont relatifs à la contribution importante des résultats de cette thèse au besoin d'informations fiables nécessaire à la prise des décisions pour une meilleure gestion des écosystèmes du PNWN et de conservation de la biodiversité. En effet ils ont permis d'évaluer les effets du feu sur la distribution spatiale des faciès de savane à l'échelle paysagère à régionale (chapitre III), sur l'adaptation des espèces et sur la structure de la végétation à l'échelle de l'écosystème au peuplement ligneux (chapitres IV et V) et de l'espèce (chapitre VI).

Nous avons choisi de répondre à certaines questions qui nous paraissent essentielles à la problématique du feu dans le PNWN.

VII.1. APPROCHE METHODOLOGIQUE

La problématique des feux d'aménagement impose une analyse pluridisciplinaire où les caractéristiques du milieu biophysique doivent être associées à une approche spatiale et temporelle. C'est pourquoi, ce travail se situe à l'interface entre deux approches de l'analyse de l'activité du feu et de ses effets écologiques : d'une part une approche technique se basant sur la télédétection et le diagnostic statistique et, d'autre part, une approche écologique se

basant essentiellement sur le concept de paysage et le paradigme du patron-processus analysé à partir de données satellitaires et d'un jeu conséquent de données récoltées au terrain.

VII.1.1. Adéquation de l'approche d'évaluation multi-échelle et pluridisciplinaire

La démarche méthodologique dite expérience naturelle ("*natural experiment*": Williams et al. 2003, Laris 2005), adoptée dans cette thèse se démarque de la démarche classique des parcelles d'expérimentation du feu (Swaine 1992, Louppe et al; 1995, Andersen et al. 1998, Sawadogo 2009). Les études expérimentales de terrain se focalisent habituellement sur la restauration immédiate de la végétation après les épisodes de feu et/ou une analyse des changements de structure de la végétation par approche directe ou diachronique. Outre cette limitation à une compréhension des effets du feu sur la végétation à l'échelle locale uniquement, il s'est avéré difficile d'inclure dans ces expériences contrôlées toutes les variables possibles qui pourraient influencer la combustion et la propagation du feu, car ces études sont conduites dans des parcelles isolées de taille relativement modeste; et que ces expériences ne reflètent pas, tout au moins à un certain degré, la réalité des événements du feu de végétation, en général très variés (cf. Laris et Wardell 2006, Furley et al. 2008 pour une synthèse exhaustive). Par contre une expérience naturelle se base sur les différences et interactions survenues naturellement dans les conditions environnementales, les perturbations ou les processus initiaux (Laris 2005), et permet ainsi l'utilisation d'une approche synchronique comme c'est le cas dans ce travail.

Ainsi, cette étude a permis de déterminer de manière objective, sans aucune manipulation des événements du feu, certains paramètres tels que la fréquence, la saisonnalité et l'étendue des surfaces brûlées qui sont fortement corrélés à l'hétérogénéité et à la complexité d'un système écologique comme la savane tropicale. Ces paramètres sont importants dans les estimations des effets multi-échelle du feu (fragmentation du paysage, fonctionnement et dynamique des écosystèmes, réponse des espèces à la perturbation,...). En effet, selon Morgan et al. (2001), la fréquence du feu par exemple permet de relier directement le rôle perturbateur du feu à la grande variabilité spatio-temporelle des effets du feu, et est considérée comme l'un des déterminants importants des processus de succession (reproduction, établissement, colonisation, croissance, extinction,...); permettant ainsi de reconstituer l'histoire plus ou moins longue du feu selon l'échelle temporelle considérée (annuelle à millénaire). Toutefois, il est reconnu que l'échelle spatio-temporelle des effets écologiques du feu est généralement déterminée par la conceptualisation qui a été faite du feu (Parisien et Moritz 2009, Witlock et al. 2010). A cet égard, le concept de régime du feu basé principalement sur la fréquence et la saisonnalité du feu, tel que nous l'avons défini dans ce travail et largement utilisé en zone tropicale à saisons contrastées (Grégoire et al. 1993, Mbow 2000, Parr et al. 2004, Clerici 2006, Laris et Wardell 2006, Sawadogo 2009, Grégoire et Simonetti 2010), permet de mieux appréhender la grande variabilité spatio-temporelle des effets du feu, en particulier sur la végétation (Whelan 1995, Brown 2000, van Wilgen et al. 1990, Higgins et al. 2007, Devineau et al. 2010). L'autre avantage d'une telle définition du régime est qu'elle englobe aussi de façon indirecte l'intensité et la sévérité des feux (cf. chapitre I), deux paramètres importants dans l'estimation des effets du feu à l'échelle locale et à l'échelle de l'individu ligneux, et largement

utilisés dans les études expérimentales des feux de savane mésophile (Swaine 1992, Louppe et al; 1995) ou en forêt tempérée (White et al. 1996, Turner et al. 1999).

L'effet du feu sur la fragmentation du paysage en une mosaïque de taches brûlées, différentes en termes de fréquence et de saisonnalité du feu, inspire une démarche patron-processus c'est-à-dire une analyse des relations entre les phénomènes observés (patrons) et les processus qui les génèrent, soit par approche inductive basée sur la description et quantification des patrons, soit par approche déductive basée sur des tests d'hypothèses sur les processus à partir de fonctions et de distributions théoriques. Les concepts d'échelle et de patrons étant inéluctablement liés (Hutchinson 1953), eu égard à la variation des relations patrons-processus selon l'échelle, il semble pertinent d'aborder l'étude des feux en se basant sur la théorie des systèmes hiérarchiques qui permet de mieux appréhender la complexité de l'environnement. Un niveau hiérarchique est défini comme une portion du spectre des échelles au sein de laquelle les relations patrons-processus traduisent des relations de cause à effet directes (Wiens 1989). Ainsi, placer l'analyse des relations patron-processus dans le cadre de la théorie de la hiérarchie suppose une identification des hiérarchies de taches reposant en général sur le principe de la décomposition spatio-temporelle du système complexe en un nombre limité de sous-systèmes, à travers un partitionnement (arrangement descendant: "*downscaling*") et/ou agrégation (arrangement ascendant: "*upscaling*") des taches (Wu et David 2002). Quant à l'emboitement supposé des échelles dans l'espace comme dans le temps, il offre des possibilités de transposition (ou transfert) des résultats d'une échelle à l'autre par extrapolation, interpolation ou échantillonnage (Finke et al. 2002). Tout ceci permet d'intégrer la dimension multi-scalaire du système étudié, et de mettre l'accent sur les relations fonctionnelles entre différentes échelles d'analyse.

VII.1.2. Télédétection et cartographie des feux

La cartographie des feux repose actuellement sur l'imagerie satellitaire caractérisée par une répétitivité temporelle et une large couverture au sol, et reconnue comme l'outil le mieux adapté au suivi à différentes échelles spatiales de phénomènes dynamiques temporels (Mbow 2003). Elle contribue à la production d'informations à même de résoudre des incertitudes sur les caractéristiques du feu et son impact sur le paysage. Bucini et Lambin (2002) suggèrent toutefois que l'utilisation des surfaces brûlées plutôt que les données de feu actif, permet une meilleure analyse de l'association spatiale entre les attributs du paysage et les épisodes de brûlis. En effet, les caractéristiques du feu telles que la taille du feu, étant fortement corrélées aux conditions environnementales, une cartographie des surfaces brûlées renseignent mieux sur les interrelations entre le feu et les autres composantes du système écologique.

La basse résolution spatiale qui caractérise les données images "surfaces brûlées" actuellement disponibles sur un pas de temps conséquent (Annexe 2) introduit un biais important dans l'estimation des surfaces réellement brûlées (Roy et Boschetti 2009). Ainsi, relativement au rôle déterminant joué par la résolution spatiale des images dans la détection des surfaces brûlées, plusieurs auteurs suggèrent l'utilisation d'images à haute ou moyenne résolution (Laris 2005, Silva et al. 2005, Loboda et al. 2011). Les images moyenne résolution (250 et 500 m) du

capteur MODIS ont été les plus utilisées grâce à leur haute résolution temporelle (journalière), pour caractériser l'activité du feu et détecter les changements de l'occupation des sols à l'échelle paysagère à régionale dans différents biomes mondiaux (Zhan et al. 2002, Justice et al. 2002, Miettinen 2007, Caillault 2011).

L'approche cartographique proposée dans ce travail repose sur les principes fondamentaux de cartographie des surfaces brûlées, en tenant compte des spécificités environnementales du PNWN telles que suggérées par Trigg et Frase (2000). Les données de la réflectance du sol des images MODIS sont largement utilisées pour la cartographie des feux en zones de savanes tropicales (Grégoire et al. 2003, Dempewolf et al. 2007, Jacquin 2010). Celles à moyenne résolution spatiale (pixel de 250 m) présentent l'avantage d'être plus proche de la surface moyenne d'extension des faciès de savanes dans le PNWN (De Wispeleare 2004) permettant ainsi de mieux appréhender les effets du feu sur les écosystèmes, contrairement aux données MODIS de surfaces brûlées (pixels de 500 m) couramment utilisées dans des zones de savane fortement anthropisées (Devineau et al. 2010). Ces données, utilisées auparavant dans la même zone d'étude par Grégoire et al. (2003) selon le même procédé d'extraction des surfaces brûlées pour caractériser la dynamique des feux au pas de temps annuel, présentent une résolution spectrale intégrant la signature spectrale des surfaces brûlées (Martin et al. 2002, Roy et al. 2002, Miettinen 2007). De même, la validation des cartes de feux obtenues (chapitre II) par des méthodes largement éprouvées dans la réduction du biais de l'hétérogénéité interne du pixel (Aplin 2006), et basées sur des points de feux actifs (Devineau 2010, Jacquin 2010, Giglio et al. 2010) et des données images de plus haute résolution spatiale que celles utilisées (Liew et al. 2003, Hudak et Brockett 2004, Chuvieco et al. 2008, Roy et Boschetti 2009, Merino de Miguel et al. 2011), suggèrent une grande capacité et fiabilité des images MODIS 250 m à détecter les empreintes de feu. Par exemple, environ 88 % de surfaces brûlées ont été détectées (voir chapitre II) contre 75% et 30 à 40% pour, respectivement des données de 500 m (Roy et Boschetti 2009) et 1 km de résolution spatiale (Kaufman et al. 1998).

VII.2. CARACTERISTIQUES DE L'ACTIVITE DU FEU

La cartographie de l'historique des feux d'aménagement du PNWN (période 2002 – 2009) fait ressortir une hétérogénéité spatiotemporelle de l'activité du feu, alors qu'une homogénéité était attendue. En effet, trois types de régime du feu (précoce, tardif et non feu) aux caractéristiques différentes (fréquence, saisonnalité et extension des feux) ont été observés en dépit de la politique du feu précoce. Cette hétérogénéité, considérée dans certaines régions tropicales du monde comme une conséquence des pratiques culturales (Eva et Lambin 1998, Andersen et al. 2003, Boschetti et Roy 2008, Laris 2008, Devineau 2010, Caillault 2011), est plutôt liée aux conditions environnementales d'un milieu préservé de toute influence anthropique majeure autre que les feux d'aménagement (agriculture, coupe de bois, élevage,...). En effet, les conditions édaphiques et topographiques ainsi que la structure de la végétation ligneuse sont les principaux déterminants de la dynamique spatio-temporelle des feux dans le PNWN (voir chapitre II).

Toutefois, l'agencement spatial et la disponibilité de la strate herbacée, principal combustible des feux du Parc, qui est liée au climat régional (surtout la pluviométrie: van der Werf et al. 2008) semblent également selon Grégoire et Simonetti (2007) jouer un rôle déterminant dans la distribution spatiale et temporelle des feux du PNWN. L'observation dans ce travail, d'une homogénéité de la distribution spatiale annuelle des surfaces affectées par le feu (72 % de la superficie totale du parc W en moyenne annuelle) et la constance de la saisonnalité des feux (dominance des feux précoces avec 56,54 % de la surface totale brûlée en moyenne annuelle) suggère que les quantités de pluies au Parc W, malgré une relative variabilité observée sur la période d'étude, sont suffisantes pour produire le combustible nécessaire à l'activité du feu. La structure périodique (discontinuité spatiale) des végétations des plateaux du PNWN (photo VI.5), caractérisées par un régime non feu, constitue une preuve concrète du rôle de l'agencement spatial du couvert dans la propagation des feux.

La régularité annuelle de l'activité du feu dans l'espace et dans le temps au niveau du PNWN confirme le rôle prépondérant du feu dans la politique de gestion et de conservation de cette aire protégée (Couteron et Kokou 1992, ECOPAS 2005). Toutefois, la faible proportion de surface affectée chaque année par les feux précoces (1,3% de la superficie du parc) contredit le succès d'une pratique de mise à feu systématique en saison sèche précoce, du moins à l'échelle temporelle de l'étude. L'activité du feu dans le PNWN se caractérise plutôt selon les résultats du chapitre III, par une alternance annuelle à l'échelle locale de régimes du feu précoce, tardif et non feu, corroborée par la forte proportion des surfaces affectées par l'association de ces trois régimes (87,6% de la superficie du parc). Ceci laisse supposer une variabilité de la date de démarrage et de la durée de la campagne annuelle de mise à feu qui, selon Rabeil (2003) est liée aux opportunités du moment. En effet, la fréquence moyenne des feux précoces, observée sur la période d'étude et à l'échelle locale, est d'une mise à feu précoce tous les deux ans. Cela suppose que les feux tardifs (de janvier à Mars), avec une moyenne annuelle de plus de 40% des surfaces brûlées, ne sont peut être pas seulement l'œuvre des activités illégales (pâturage et braconnage) telle que suggérée par Dulieu (2004).

Même si le rôle des activités illégales est admis, un tel pourcentage de feux tardifs ne peut s'expliquer qu'à travers une disponibilité de combustible suffisamment sec pour favoriser la propagation du feu tardif. D'ailleurs la non-significativité de la dominance des feux précoces dans les zones voisines des pistes (500 m autour) confirme cette hypothèse (résultat non présenté ici), dans la mesure où la majorité des feux se font à partir des pistes (Rabeil 2003, Grégoire et Simonetti 2007, chapitre II). La principale raison plausible, à notre avis, est le manque de suivi spatiotemporelle de l'activité du feu, surtout en ce qui concerne le respect du degré d'assèchement du combustible corrélé aux unités géomorphologiques tel que suggéré par le plan de gestion du feu (Tableau I.1). En effet, plusieurs acteurs, mandatés ou non (forestiers, gardes écotouristiques, guides touristiques, villageois,...), interviennent chaque année au cours de la campagne de feu dont la date de démarrage est fonction des moyens logistiques disponibles (Rabeil 2003). Les premiers feux de saison sont l'œuvre des villageois riverains qui sont chargés, en octobre ou novembre, de réhabiliter les pistes. Or à cette période de l'année, le combustible est assez humide et les feux moins intenses. Ces feux, eu égard à leur caractère incontrôlé (tous les feux de gestion d'ailleurs) et au rôle des conditions

environnementales dans la propagation des feux, peuvent s'étendre sur des superficies plus ou moins larges selon l'unité géomorphologique parcourue en créant une mosaïque de taches brûlées et non brûlées (Photo VII.6), susceptible d'être affectée par un feu tardif. Ce caractère du feu précoce expliquerait également le niveau élevé de fragmentation des tâches de feu tardif (dominance des taches de petite taille: chapitre II).

Photo VII.6. Création d'une mosaïque de tâches brûlées et non brûlées par un feu précoce d'octobre 2008 (photo: A. Diouf)

Cet état de fait concerne également les feux "officiels" qui démarrent en général chaque année au cours du mois de novembre, et se font également à partir des pistes (ou tout au plus dans les 200 m autour des pistes) situées le long des cours d'eau ou à proximité des points d'eau des dépressions et bas fonds. Ainsi, l'extension des feux de saison sèche précoce à toutes les unités géomorphologiques du PNWN confirme le rôle secondaire de l'humidité du combustible dans la distribution des feux, suggéré par Grégoire et Simonetti (2007). Par contre, l'intensification des mises à feu au cours du mois de novembre (47,09% de la surface moyenne totale brûlée annuellement) révèle de manière générale un état du combustible et des conditions atmosphériques favorables à une grande extension des feux dans le PNWN. En effet, Grégoire et Simonetti (2010) ont mis en évidence une variation significative du nombre total annuel des feux et de la période d'intensification des feux dans quatre aires protégées situées dans des zones bioclimatiques différents le long d'un gradient latitudinal d'aridité nord-sud : Parcs Patako-Sénégal (sahélien), W-Niger (nord-soudanien), W-Burkina (soudanien), W-Bénin (sud-soudanien), Boulon-Burkina (soudano-guinéen).

VII.3. FEU ET STABILITE DES ECOSYSTEMES SEMI-ARIDES

Le paysage du PNWN est connu pour être une savane à Combrétacées (Mahamane 2005). De fait, les principales espèces ligneuses caractéristiques des différents faciès de savane identifiés tout au long de ce travail, appartiennent à la famille des combrétacées. En outre, la nette prédominance des espèces autochtones (africaines) à affinité soudanienne reflète le statut

d'aire protégée de la zone d'étude, et confirme son appartenance au secteur phytogéographique nord-soudanien (White 1983, Saadou 1990), une zone de transition climatique à la limite du front de désertification. Malgré une longue histoire de la pratique du feu dans cette zone (Muller 2009), ces résultats corroborent la relation étroite entre le phénomène du feu et les écosystèmes de savane tropicale, mise en évidence par des travaux de diverses disciplines (dendrochronologie: Bird et Cali 1998, Falcon-Lang 2000; Paléoécologie: Scott 2000, Pausas et Keely 2009). En effet, selon plusieurs théories sur la dynamique des savanes (voir section I.3.1), le feu serait en tant qu'agent de perturbation, la cause de l'émergence et du maintien des savanes. Beaucoup d'auteurs ont suggéré que la stabilité relative d'une communauté végétale de savane soumise à une perturbation dépend d'une part de sa structure floristique, au sens phytosociologique du terme (richesse spécifique et importance relative des espèces) et d'autre part des caractéristiques de la perturbation (Walker 1995, Silva 1996, Beckage et al. 2009).

VII.3.1. Sélection floristique et Structuration de la végétation ligneuse

Les conditions édaphiques et topographiques sont reconnues comme déterminants primordiaux de la composition et structure de la végétation du PNWN (Couteron et Kokou 1992, Mahamane 2005). Cependant, en se référant aux travaux de Devineau (2001) sur les espèces indicatrices des sols dans une savane soudanienne du Burkina Faso, le présent travail a mis en évidence des tolérances contrastées à différents régimes du feu de ces mêmes espèces caractérisant, sous des conditions édaphiques similaires, les différentes communautés identifiées. Ceci confirme l'existence de fortes corrélations et rétroactions entre feu, sol et végétation (chapitre III) suggérées auparavant par plusieurs auteurs dans des zones bioclimatiques différentes (van Wilgen 2003, Beckage et al. 2009). En effet, chaque unité géomorphologique est caractérisée par un type de régime (Figure II.27) : le feu précoce pour les plaines à sol grossier assez profond; le feu tardif pour les versant et bas fonds avec des sols à texture fine; l'absence de feu pour les plateaux à sol latéritique peu profond; et le régime mixte pour les dépressions et bas de versant.

Le cortège floristique des différentes communautés ligneuses est la conséquence directe et aussi indirecte via les régimes du feu des conditions édaphiques (figure III.26A). L'action directe du feu consiste en une sélection floristique à travers une destruction des semences ou des espèces intolérantes au feu (Sawadogo 2009, Dayamba 2010). Cette influence du feu sur la composition floristique est toutefois fonction des caractéristiques du feu (composantes du régime) (Frost et Robertson 1987, Menaut et al. 1990, Bond et van Wilgen 1996, Gill et Williams 1996), eu égard à la forte dissimilarité floristique observée entre les communautés soumises au feu. Les résultats du chapitre IV fait ressortir une richesse spécifique de la communauté à régime du feu purement précoce plus élevée que celle à feu purement tardif. Cela s'explique d'une part par la capacité de levée de dormance des graines des espèces ligneuses (Lacey et al. 1982, Bond et van Wilgen, 1996, Dayamba 2010) par le régime de feu précoce relativement à sa nature moins intense que le régime du feu tardif. D'autre part, la similarité floristique observée entre la communauté sans feu et les communautés à feu précoce suggère un rôle de la position topographique (plateau *vs* plaine et dépression) qui favoriserait le transfert de semences par les eaux de ruissellement en particulier. Les animaux jouent

également un rôle important dans ce processus de dissémination(de Knegt et al., 2008) lors de leur migration temporaire au sein du PNWN pendant la saison des feux, soit pour fuir les feux, soit par leur attirance pour les jeunes pousses des zones précocement brûlées (Rabeil 2003,Holdo et al. 2009).

La plus grande richesse spécifique, toutes communautés confondues, a été observée au niveau de la communauté à régime mixte caractérisée par une fréquence moyenne des feux telle que stipulée par la théorie de la perturbation intermédiaire (Connel 1978), relativement à la coexistence des espèces tolérantes à la fois au feu précoce et au feu tardif. En effet, la dépendance de la diversité floristique à la fréquence des feux et au régime du feu en général, a permis d'identifier quatre types de tolérance des espèces ligneuses (Figure IV.32) : (i) les intolérantes comme *Boscia angustifolia* A. Rich., *Combretum micranthum* G. Don. ou *Gardenia sokotensis* Hutch. au niveau des plateaux; les tolérantes aux feux précoces fréquents (ou pyrophytes précoces stricts) telles que *Combretum glutinosum* Perr. ex DC., *Strychnos spinosa* Lam., *Combretum collinum* Fresen. ou *Terminalia avicennioides* G. et Perr. au niveau des plaines; (ii) les pyrophytes tardifs stricts comme *Acacia macrostachya* DC., *Dichrostachys cinerea* L. Wight et Arn. ou *Combretum nigricans* Lepr. ex Guill. et Perr. sur les versants; et (iii) les tolérantes à la fois aux deux principaux régimes du feu (précoce et tardif) (pyrophytes typiques) au niveau des bas versant et dépression. Pour ce dernier cas, le niveau de tolérance des espèces dépend de la fréquence du régime de feu considéré. Ainsi, les pyrophytes comme *Flueggea virosa* (Roxb. ex Willd.) Voigt., *Feretia apodanthera* Del. ou *Crossopteryx febrifuga* (Afz. ex G. Don.) Benth. présentent des optimums correspondant aux fréquences modérées aux deux types saisonniers du feu (Figure IV.32), tandis que *Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell. Ou *Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn. sont inféodées aux grandes fréquences de feu précoce tout en supportant quelques rares feux tardifs. Quant aux espèces telles que *Xeroderris stuhlmannii* (Taub.) M. et E.P. Sousa ou *Stereospermum kunthianum* Cham., elles ont des optimums situés dans les grandes fréquences de feu tardif. Ceci confirme les suggestions de Williams et al. (2003) selon lesquelles, d'une part la sensibilité des espèces varie selon les composantes des régimes du feu (ici la fréquence du feu), et d'autre part une espèce peut être tolérante à un ou plusieurs régimes du feu.

La fréquence des feux agit également sur le nombre des espèces abondantes (ou équitabilité) dans la communauté ligneuse (Andersen et al. 2005, Sawadogo 2009). Ainsi, les communautés avec une fréquence de feux moyenne à élevée (régime unique) et composées essentiellement de pyrophytes stricts, présentent peu d'espèces à forte dominance (faible équitabilité); tandis que la communauté à régime mixte (fréquence faible à moyenne), favorise une répartition plus équitable des pyrophytes typiques (codominance), donnant lieu à une végétation relativement plurispécifique. Sur la base des relations conceptuelles entre les deux composantes (résistance et résilience) de la stabilité relative des communautés par la diversité, et l'équitabilité et richesse spécifique (respectivement), suggérées par Hillebrand et al. 2008, plus la richesse spécifique et le niveau d'équitabilité sont élevés, plus la communauté présente une grande stabilité relative (Petraitis et al. 1989, Silva 1996, Molino et Sabatier 2001). Ainsi, la communauté ci-dessus citée présenterait la plus grande stabilité relative face à la perturbation. Toutefois, la forte dominance des espèces tolérantes et la rareté des espèces

sensibles dans les communautés à régime unique suggèrent également une stabilité relative face au feu. Par contre, la forte dominance des espèces sensibles au feu et la faible richesse caractérisant la communauté sans feu, induisent une faible stabilité.

Sur le plan structural, les conditions édaphiques constituent également la cause directe et indirecte via les régimes du feu (Figure III.26B). Les effets du feu sur la structure ligneuse varient généralement, tant à l'échelle de l'écosystème qu'à l'échelle de l'individu ligneux, en fonction du régime considéré (Whelan 1995, Bond et van Wilgen 1996), ou plus précisément la fréquence des feux (Hochberg et al. 1994, Higgins et al. 2007). Ainsi, le passage fréquent des feux induit une ouverture de la végétation ligneuse (Mourik et al. 2007, Staver 2009) et un maintien de sa structure verticale à un niveau relativement bas ou syndrome d'Oskar (au sens de Higgins et al. 2007). Ces effets sont une conséquence du processus de destruction de la biomasse aérienne ("*Topkill*") dont la répétition conduit au piège de feu ("*Firetrap*" au sens de Bell 1984) (Hoffmann et Solbrig 2003, Breece et al. 2008, Hochberg et al. 2009). *Topkill* et *Firetrap* réduisent en effet la densité des ligneux adultes (> 3 m) en exerçant un contrôle sur les croissances primaire et secondaire des jeunes pousses (chapitre V), tel que suggéré par Higgins et al. (2000) dans leur théorie du "*Demographic Bottleneck*". Les dimensions de l'arbre moyen (i.e. de surface terrière moyenne, au sens de Pardé et Bouchon 1988) diffèrent entre les communautés à feu selon le régime du feu. Ainsi, la forte fréquence des feux expliquerait la grande taille de l'arbre moyen des communautés à feu tardif par rapport à celui des communautés à feu précoce.

Quant à la taille des houppiers, elle acquiert une forme géométrique fuselée suite à leur destruction régulière par les feux, conduisant ainsi à une réduction de la compétition pour la lumière et par voie de conséquence à un développement de la strate herbacée (Scholes et Archer 1997). Ceci expliquerait sans doute la réduction significative de la densité des individus jeunes (< 1,5 m). Ces effets du feu sont beaucoup plus accentués au niveau des communautés à feu précoce malgré le taux élevé de régénération induit par une levée de dormance des graines (Gignoux et al. 1997, Dayamba 2010) et une stimulation de la régénération végétative par le feu (Andersen et al. 1998, Luoga et al. 2009). En effet, la fréquence des feux, en synergie avec l'herbivorie telle que suggérée par Hoffmann et Solbrig (2003), endommage les tiges à diamètre inférieur à 2 cm, réduisant ainsi le nombre de tiges par individu ligneux (chapitre III). De même, Sawadogo (2009) met en évidence un taux de survie faible des jeunes pousses à la longue saison sèche.

VII.3.2. Stratégies des ligneux face aux feux

Dans leur ensemble, les ligneux du PNWN mettent en place des stratégies d'ordre morphologiques et physiologiques afin de mieux s'établir et se maintenir dans des écosystèmes régulièrement soumis à différents régimes du feu. Ainsi au cours de leur vie (de la germination à la sénescence), les stratégies de croissance mises en œuvre consistent en une allocation préférentielle en faveur soit de la croissance en hauteur, soit de celle en diamètre. Ces stratégies sont à lier aux processus d'évitement et de résistance des ligneux aux flammes (Gignoux et al. 1997, Higgins et al. 2007) qui dépendent probablement des caractéristiques de

la strate herbacée corrélée au type de végétation (Fournier et al. 1983, Rabeil 2003). En effet, les modèles de croissance des ligneux qui ont été élaborés (chapitre V), se caractérisent par une allométrie H/D globalement minorante i.e. favorisant la croissance en diamètre au détriment de la hauteur, contrairement aux ligneux des forêts tropicales humides (Pélissier 1995, Madeleine-Antin 2009). Ceci se justifie du fait que la lumière ne constitue pas en réalité un facteur limitant primordial pour la croissance des ligneux dans le PNWN.

Bien qu'une compétition pour la lumière et les nutriments du sol pourrait très probablement exister entre herbacées et jeunes ligneux (Frost et Robertson 1985), le passage fréquent du feu serait le principal facteur contrôlant la croissance des ligneux. En effet, sur la base des observations des auteurs comme Couteron et Kokou (1992) et Rabeil (2003) sur la structure de la strate herbacée du PNWN, le rehaussement de l'allocation des ressources à la croissance en hauteur est fonction de la taille des graminées de la strate herbacée : plus la strate herbacée est haute, plus la croissance en hauteur est ralentie. Par exemple les ligneux soumis aux feux précoces fréquents et par conséquent au phénomène du "piège de feu" relatif à la grande taille des graminées pérennes et la continuité spatiale de la strate herbacée, ne privilégient la croissance en hauteur qu'au-delà de la taille de l'arbre moyen. Cette stratégie ou syndrome de Gulliver (Higgins et al. 2007) permet aux ligneux de protéger leurs bourgeons terminaux contre les flammes, et ainsi se maintenir dans le milieu. Par contre chez les communautés sans feu ou à feu tardif et moins fréquent, le caractère discontinu et bas de la strate herbacée induit par une végétation ligneuse plus ou moins fermée, la croissance en hauteur démarre beaucoup plus tôt avant le stade arbre adulte (Figure V.39). Ce phénomène est à lier d'une part à la compétition biologique (Scholes et Walker 1993, Barbier 2006) et d'autre part aux conditions spécifiques du milieu comme la disponibilité de l'eau, des nutriments du sol, etc. (Sinsin et al. 2004, Wiegand et al. 2006).

En se référant aux travaux antérieurs sur les feux de savane tropicale (Trollope 1982, Bullock 1995, Gignoux et al. 1997), cette stratégie de croissance en diamètre se matérialise par un épaississement de l'écorce pour protéger le cambium contre la chaleur des flammes (Hedge et al. 1998). L'étude comparative, menée par Gignoux et al. (1997), sur la résistance aux feux de deux espèces ligneuses des savanes d'Afrique de l'Ouest (*Crossopteryx febrifuga* et *Piliostigma thoningii*), est très illustrative. En effet, un individu de 2 mm de diamètre de l'espèce *Crossopteryx febrifuga* (caractéristique des communautés à feux fréquents) peut survivre à une température de 650°C à cause d'un ratio écorce/tige élevé, contre 4 mm de diamètre pour celui de l'espèce *Piliostigma thoningii* inféodée aux unités géomorphologiques humides à faible fréquence de feu comme les dépressions et bas de versant. Ceci justifie sans doute la présence de *Crossopteryx frebrifuga* comme espèce pyrophyte typique de la communauté à régime mixte (chapitre IV). Quant à l'espèce *Piliostigma thoningii,* elle illustre mieux la stratégie de croissance en hauteur avec un taux de croissance 2,6 fois supérieur à celui de *Crossopteryx febrifuga* entre deux feux successifs (Gignoux et al. 1997), corroborant ainsi le processus d'évitement des flammes (syndrôme de Gulliver : Higgins et al. 2007).

L'autre stratégie de résistance des ligneux du PNWN est leur grande capacité de régénération post brûlis par drageonnage et/ou rejets de souche (Hochberg et al. 1994, Andersen et al. 2003,

Wigley et al. 2009). Elle est induite par une mobilisation par le choc thermique des réserves de nutriments des racines ou la base du tronc qui ont bénéficié d'une allocation de biomasse en réponse à la destruction régulière de la partie apicale (Menaut et al 1995, Bond et van Wilgen 1996, Hoffmann 1998). Ce mécanisme de reproduction, en concomitance avec les conditions édapho-climatiques (Couteron et Kokou 1992), expliquerait la nature multicaule des principales espèces ligneuses rencontrées dans le PNWN, particulièrement au niveau des communautés où la fréquence des feux est nulle ou réduite. En effet, une réduction de la fréquence voire une suppression des feux permet aux jeunes tiges d'atteindre les dimensions adéquates pour résister aux feux (Gignoux et al. 1997, Higgins et al. 2000), avec toutefois un risque d'embroussaillement de la végétation lié à une tendance agrégative des ligneux (Hoffmann 1998) qui crée sous la canopée, des conditions édaphiques et microclimatiques favorables à la dissémination ("ilots de fertilité" au sens de Barot 1999, Barbier 2006).

Les résultats de ce travail suggèrent également que les espèces ligneuses du PNWN, à travers leurs interactions biologiques (compétition et facilitation), agissent comme des espèces "ingénieurs de l'écosystème" ou espèces "clé de voûte" de la structure de l'écosystème. Plusieurs études ont en effet montré que les interactions biologiques déterminent la coexistence et l'organisation spatiale des espèces au sein des communautés (Callaway 1995, Rietkerk et al. 2002, Barbier 2006, Baudena et al. 2010), et par voie de conséquence modifient les caractéristiques des régimes du feu (Figure III.26B), particulièrement la fréquence des feux (Beckage et al. 2009). Le taux élevé d'espèces rares observé dans les communautés à faible indice d'équitabilité (Figure IV.35) confirme la corrélation des interactions intra- et interspécifiques au degré de dominance suggéré par Hillebrand et al. (2008) et à l'identité de l'espèce dominante (Couteron et Kokou 1997, Barbier et al. 2008).
L'étude de cas de la structure spatiale périodique de la communauté sans feu a permis de mettre en évidence l'importance des interactions intraspécifiques dans le processus d'agrégation des espèces dominantes (*Combretum micranthum, C. nigricans et Guiera senegalensis*) voire de la structure périodique d'ensemble fortement corrélée à celle de l'espèce *C. micranthum*. Selon le modèle de Lefever et Lejeune (1997), les principales interactions qui sous-tendent une telle organisation spatiale sont : une facilitation à courte portée sous les effets de la canopée et de la capacité de multiplication végétative des individus, et une compétition à longue portée corrélée à la distance d'extension des racines latérales (Barbier et al. 2006). Selon Farik et al. (2005), une compétition locale intraspécifique se manifeste en général par une auto-inhibition ("*self inhibition*") du développement racinaire basée sur la sensibilité des racines à leurs propres sécrétions allélopathiques. De même, plusieurs études font cas de la capacité des plantes à détecter et à éviter leurs voisins en redirigeant la croissance des racines et des pousses dans une autre direction (Couteron 1998, Callaway 2002).
Quant à la compétition interspécifique, l'hypothèse de la différenciation des niches (MacArthur 1972, Connell 1978) semble être l'explication la plus plausible. En effet, selon Smith et al. (2004), la compétition interspécifique réduirait le degré d'invasion dans une communauté à forte équitabilité. Ainsi, l'existence des espèces rares comme *Boscia angustifolia* ou *B. senegalensis* à distribution spatiale aléatoire serait probablement liée à un système racinaire pivotant leur permettant d'exploiter les ressources des horizons inférieurs du

sol, tel que stipulé par la théorie de la séparation de la niche d'enracinement (Walter 1971). Par ailleurs l'absence de compétition locale entre les espèces dominantes eu égard à l'existence de deux phases dans une même tache (chapitre IV) et l'exploitation commune des ressources de l'horizon supérieur du sol, laisse supposer une différenciation des niches écologiques des espèces protagonistes. Car selon Goldberg (1990) la coexistence de plusieurs espèces dans un même habitat implique un partage des ressources, et conduit *a priori* à des interactions compétitives.

VII.4. IMPLICATIONS POUR LA GESTION

La base de données ainsi constituée du régime des feux entre 2002 et 2009 à l'échelle du PNWN, permet de pallier d'une part l'absence ou le manque de fiabilité des informations sur les feux à cette échelle d'analyse, et d'autre part de clarifier l'ambigüité quant à l'usage des feux, i.e. la localisation des surfaces brûlées, des périodes de mises à feu et de la fréquence de retour du feu.

L'accès à une information spatialisée sur le régime du feu répond précisément au besoin de disposer d'informations sur les surfaces brûlées dans les aires protégées dans l'objectif d'élaborer une stratégie de gestion des feux intégrée au niveau régional pour adapter les actions à la réalité. Par exemple, une première lecture de la carte de l'historique des feux fait ressortir un étalement de la campagne annuelle de brûlis sur toute la période des six mois habituellement considérés comme saison de feu (Grégoire et Simonetti 2007); ceci en contradiction avec une mise à feu systématique en saison sèche précoce hautement prônée (Ecopas 2005). En outre, la détection de feux précoces dans toutes les unités géomorphologiques suggèrent un non respect du plan de brûlis (Tableau I.1), ou tout au plus les feux sont mis de façon aléatoire et sans suivi dans le temps et l'espace. Par contre, cette étude suggère que la variabilité des régimes du feu observée a contribué fortement à la diversification des habitats aboutissant à un niveau assez élevé de biodiversité et une stabilité relative des écosystèmes (Laris et Wardell 2006). Dans le cadre du volet surveillance de la gestion des écosystèmes du PNWN, les cartes de suivi de la dynamique temporelle des feux donnant une zonation des fortes fréquences de feu, constituent un outil pour mieux localiser les activités pyromanes illégales.

L'identification des espèces ligneuses tolérantes à l'un ou l'autre régime du feu ou aux deux à la fois, permet de mieux cibler à l'avenir les sites de mise à feu pour une meilleure conservation de la biodiversité, tout en tenant compte des besoins alimentaires des herbivores (paiseurs et brouteurs) tels que recommandés par des études antérieurs (Rabeil 2003, Cornelis 2011). En effet, les proportions élevées de brûlis dans le PRWN diminue le volume de fourrage sec sur pied, au détriment des paiseurs, en particulier les buffles (Cornelis 2011). Il est donc recommandé des études complémentaires sur les processus de dessèchement et de repousse des végétaux (herbacés et ligneux) afin que chaque année certains sites soient préservés des feux, aboutissant *de facto* à une réduction de l'étendue annuelle et de la fréquence des feux (par exemple la généralisation d'un feu tous les deux ans, et une rotation entre les deux types de régime), et par voie de conséquence à un rehaussement probable de la

biodiversité. Etant donné le rôle prépondérant des espèces intolérantes dans l'organisation spatiale des habitats et le risque d'extinction par le feu qui les caractérisent, ces espèces voire leurs habitats doivent faire l'objet d'une protection totale de la part des gestionnaires du PRWN pour un maintien de la biodiversité tel que suggéré par Andersen et al. (2003) pour les savanes du Nord de l'Australie.

VII.5. LIMITES DE L'ETUDE ET PERSPECTIVES

Cette thèse n'est pas un produit fini, mais plutôt l'amorce d'un cheminement de recherche qui devrait s'élargir aussi bien sur le plan géographique que sur le plan de la thématique et des compartiments explorés. En effet, à travers les différentes limites détectées au cours de ce travail, de nombreuses pistes mériteraient d'être exploitées dans le cadre des recherches futures sur les feux d'aménagement au PNWN.

Sur le plan géographique, le champ d'investigation devrait s'étendre à toutes les composantes du Parc Régional du W (PRW: Bénin, Burkina Faso et Niger) voire du complexe WAP (PRW-Arly-Pendjari). La nature des données utilisées (télédétection et terrain) et les méthodes proposées offrent la possibilité de traiter de manière homogène toutes les aires protégées du PRW ou du complexe WAP, et de produire à terme, une carte globale de l'historique des feux, support incontournable dans un contexte de gestion intégrée régionale (Ecopas 2005). Il est à noter toutefois, qu'une automatisation de la méthode d'extraction des surfaces brûlées, à l'image de celle des produits MODIS "*Burned Areas*" (Roy et al. 2005) permettrait de contourner la difficulté d'appliquer de manière routinière la méthode proposée (par exemple le coût élevé en terme de temps). Cette extension spatiale de l'étude permettrait également de rehausser le nombre de sites d'observation, de pouvoir réaliser des comparaisons entre aires protégées et d'augmenter la fiabilité des résultats. Elle contribuerait ainsi à l'évaluation de l'impact du climat régional, en particulier la variabilité pluviométrique qui n'a pas pu être mis en évidence de manière significative dans le PNWN (chapitre II), sur l'hétérogénéité de l'activité des feux d'aménagement grâce à l'important gradient latitudinal entre les extrémités Nord et Sud du PRW (200 mm en moyenne annuelle de différence entre Kandi (Bénin) et la Tapoa (Niger): Cornelis 2011).

La présente thèse illustre comment l'accessibilité de données à larges échelles temporelle et spatiale permise par les outils de télédétection modernes peut rapidement contribuer à l'étude des déterminants de la structure de savane, en particulier le facteur feu. Cependant, une limitation claire de l'approche synchrone adoptée ici pour l'évaluation des effets du feu sur la composition et la structure de végétation, est son incapacité à évaluer si ces relations sont temporellement stables ou transitoires. Une étude de la dynamique de la végétation à l'échelle paysagère, autrement dit une évaluation des tendances temporelles de réflectance et des indices phénologiques sur une période d'étude plus longue (au moins 10 ans), est nécessaire pour répondre à cette question. Quant à la dynamique de la végétation soumise aux feux à l'échelle locale, un suivi de parcelles permanentes, sans expérimentation du feu, semble la meilleure approche pour déterminer de manière exacte le régime du feu auquel les ligneux sont soumis, et ainsi apprécier efficacement leurs stratégies de résistance aux feux. En fait, le

caractère rampant des feux (Caillault 2011) aboutissant à une mosaïque de taches brûlées et non brûléesà l'échelle locale (Photo VII.6) i.e. à l'intérieur du pixel de 250 m, et le caractère imbriqué des écosystèmes de savane du PNWN ainsi que leur faible étendue spatiale (Couteron et Kokou 1992, De Wispeleare 2004) laisse supposer un biais quant à l'estimation de la fréquence du feu dans la parcelle échantillonnée dans cette étude. L'utilisation de données satellitaires de haute résolution spatiale comme Landsat 30 m demeure cependant en déphasage avec l'activité naturelle du feu à cause de sa faible résolution temporelle. Pour la période d'occurrence du feu (saisonnalité), il serait intéressant d'estimer la durée de persistance des taches brûlées dans le PNWN afin de mieux identifier les pixels qui ont fait l'objet d'un passage multiple du feu au cours d'une même saison, et d'améliorer encore les cartes de feu. Car, eu égard au caractère fragmentaire de la propagation du feu et la chute de litière importante intervenant en seconde moitié de la saison de feu, un pixel pourrait faire l'objet d'au moins deux passages du feu au cours de la même saison de feu (Tansley et al. 2004). Ainsi, une bonne maitrise des régimes du feu serait essentielle à la compréhension des relations écologiques entre les feux de végétation et le paysage (structure, composition, fonction) (Rollins et al. 2004).

De manière générale, cette étude a permis de mettre en évidence la complexité des interactions entre le feu et les conditions environnementales. Toutefois, l'absence dans cette étude de données sur la strate herbacée comme la biomasse, la composition et l'arrangement spatial, a constitué l'une des limites majeures dans l'interprétation des résultats. En effet, compte tenu de l'hétérogénéité de la distribution spatiale du combustible à diverses échelles spatiales, une description spatiale des caractéristiques du combustible ou modèle de combustible (*"fuel model"*) constitue le meilleur outil pour prévoir les risques et le comportement du feu aux échelles locale à paysagère (Keane et al. 2001). Cette limite n'a donc pas permis d'appréhender explicitement l'impact sur l'activité des feux des facteurs climatiques locaux tels que l'humidité relative et la température de l'air qui influencent indirectement la baisse du taux d'humidité du combustible par évaporation (Trollope et al. 2002), et par voie de conséquence l'intensité et l'étendue spatiale des feux. Par ailleurs, en considérant la régularité des valeurs moyennes mensuelles des paramètres climatiques caractérisant la zone d'étude, un suivi par télédétection de la propagation des feux permettrait d'approfondir les connaissances sur les déterminants environnementaux principaux de la dynamique des feux à l'échelle locale (topographie, vitesse et direction des vents, structure de la végétation, etc...) (Frost et Robertson 1985, Archibald et al. 2005, Cochrane 2009, Caillault 2011). Cette évaluation précise de la zone d'expansion du feu et la direction de propagation de feu est une information importante pour la gestion des feux. En outre, l'hétérogénéité spatiale qui caractérise en général les systèmes écologiques pourrait être représentée de façon précise, tel que suggéré par McGarigal et Cushman (2005). L'élaboration d'une carte de végétation fiable mettant en relief les divers faciès savanicoles du PNWN est également nécessaire pour étayer davantage les corrélations détectées entre la structure de la végétation et les différents régimes du feu.

Par rapport aux stratégies adaptatives des ligneux, l'approche des allométries moyennes i.e. toutes espèces confondues, considérée dans ce travail n'intègre pas la "plasticité morphologique" dont font preuve les ligneux des milieux où la disponibilité des ressources est

hétérogène (Bell et Galloway 2007), à l'image du paysage savane du PNWN. En effet, les ligneux sont habituellement différents dans leur croissance et patrons de reproduction, leur localisation, taille et comportement face au stress environnemental. De même, les impacts de chaque individu ligneux sur ses voisins et les effets des voisins sur un individu focal varient (Huston et al. 1988). Cette variabilité architecturale et morphologique tant au niveau des individus d'une espèce qu'entre espèces, est liée dans une large mesure aux différences de dimensions (Collins et al. 1992, Gourlet-Fleury et al. 2005, Madeleine-Antin 2009). Dès lors, une étude des relations allométriques pour chacune des espèces ligneuses, ou du moins des espèces ligneuses caractéristiques des faciès savanicoles, contribuerait à mieux comprendre la structure et dynamique des communautés ligneuses ainsi que les interactions intra- et interspécifiques sous-jacentes. Une étude du système racinaire,relativement au rôle joué par la compétition racinaire dans la structuration de la végétation (Lefever et Lejeune 1997), couplée à une estimation du ratio écorce/diamètre déterminant la capacité de survie des principales espèces ligneuses, offrirait une possibilité de comparer efficacement l'écologie de différentes espèces, leur rôle dans la communauté et leurs interactions (facilitation / compétition) dont la nature et la portée varient selon les espèces (O'Brien et al. 1995, Couteron 1998, Barbier 2006, Barbier et al. 2010).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Accatino F., De Michele C., Vezzoli R., Donzelli D. & Scholes R.J. 2010. Tree-grass co-existence in savanna: interactions of rain and fire. *Journal of Theoretical Biology* 267: 235-242.

Adler P.B., Raff D.A. & Lauenroth W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia,* 128: 465-479.

Agee J. 1993. Fire ecology of pacific northwest forests. Island Press, Washington, DC, 493 p.

Alard D., Poudevigne I., Dutoit T. & Decaëns T. 1998. Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation: le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine. *Acta Oecologica*, 19: 275-284.

Allen H.D. 2008. Fire: plant functional types and patch mosaic burning in fire-prone ecosystems. *Progress in Physical Geography,* 32: 421–37.

Allen T.F.H. 1987. Hierarchical complexity in ecology: a noneuclidean conception of the data space. *Vegetatio* 69:17-26.

Ambouta J.M.K. 1997. Définition et caractérisation des structures de végétation contractée au Sahel: cas de la brousse tigrée de l'Oust nigérien. In. d'Herbès J.M., Ambouta J.M.K. & Peltier, R., (eds). *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens.* John Libbey Eurotext, Paris: 41-57.

Andersen A.N., Braithwaite R.W., Cook G.D., Corbett L.K. et al. 1998. Fire research for conservation management in tropical savannas: introducing the Kapalga fire experiment. *Australian Journal of Ecology*, 23: 95–110.

Andersen A.N., Cook G.D. & Williams R.J. 2003. *Fire in tropical savannas: the Kapalga Experiment*. Springer, New York.

Andersen A.N., Cook G.D., Corbett L.K., Douglas M.M. et al. 2005. Fire frequency and biodiversity conservation in Australian tropical savannas: implications from the Kapalga fire experiment. *Austral Ecology,* 30: 155–167.

Andreae MO, Rosenfeld D., Artaxo P., Costa A. A. et al. 2004. Smoking rain clouds over the Amazon. *Science*, 303 (5662): 1337.

Arbonnier M. 2004. *Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest*, 2nd ed. Quae–MNHN, Paris, 573 p.

Arbuckle J. L. & Wothke W. 1999. *AMOS 4.0 user's guide*. Chicago: SPSS.

Archibald S., Roy D.P, van Wilgen B.W. & Scholes R.J. 2008. What limits fire? an examination of drivers of burnt area in southern Africa. *Global Change Biology*, 15: 613-630.

Ariori S. L. & Ozer P. 2005. Évolution des ressources forestières en Afrique de l'Ouest soudano-sahélienne au cours des 50 dernières années. *Geo-Eco-Trop*, 29: 61-68.

Arvor D., Dubreuil V., Ronchail J. & Simões Penello Meirelles M. 2008. Apport des données TRMM 3B42 à l'étude des précipitations au Mato Grosso. *Climatologie*, 5: 49-69.

Aubert M., Alard D. & Bureau F. 2003. Diversity of plant assemblages in managed temperate forests: a case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management*, 175: 321-337.

Aubertin C. & Rodary E., 2008. *Aires protégées, espaces durables ?* Objectifs Sud, IRD Editions, Marseille, 276 p.

Aubreville A. 1949. *Climat, forets et désertification de l'Afrique*. Société des Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, 351 p.

Aubreville A. 1957. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Bois et Forêts des Tropiques*, 51: 23–27.

Aubreville, A. 1953. Les expériences de reconstruction de la savane boisée en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* 32: 4-10.

Baker W.L. 1995. Long-term response of disturbance landscapes to human intervention and global change. *Landscape Ecology,* 10: 143–159.

Barbier N. 2006. *Interactions spatiales et auto-organisation des végétations semi-arides*. Thèse de Doctorat, Université Libre, Bruxelles, 125 p.

Barbier N., Couteron P., Lefever R., Deblauwe V. & Lejeune O. 2008. Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns. *Ecology* 89: 1521-1531.

Barbier N., Couteron P., Lejoly J., Deblauwe V. & Lejeune O. 2006. Self-organised vegetation patterning as fingerprint of climate and human impact on semiarid ecosystems. *Journal of Ecology* 94: 537-547.

Barbosa P.M., Grégoire J-M., & Pereira J.M.C. 1999. An algorithm for extracting burned areas from time series of AVHRR GAC data applied at a continental scale. *Remote sensing of environment, 69*: 253-263.

Barbosa P.M., Pereira J.M.C. & Grégoire J.-M. 1998. Compositing criteria for burned area assessment using multitemporal low resolution satellite data. *Remote Sensing of Environment,* 65: 38-49.

Barkman J.J. 1979. The investigation of vegetation texture and structure. In: Werger, M.J.A. (ed.) *The study of vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 125-160.

Barot S., Gignoux J. & Menaut J.C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology,* 80: 1987-2005.

Baudry J. & Burel F. 2000. *Ecologie du paysage : outils méthodes et concepts*, Lavoisier, Paris.

Beals E.W. 1973. Ordination: mathematical elegance and ecological naivete. *Journal of Ecology,* 61: 23-35.

Beckage B., Platt W.J. & Gross L.J. 2009. Vegetation, fire and feedbacks: a disturbance-mediated model of savannas. *American Naturalist*, 174: 805-818.

Bellingham P.J. & Sparrow A.D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.

Bendix J. & Cowell C. M. 2010. Impacts of Wildfire on the Composition and Structure of Riparian Forests in Southern California. *Ecosystems*, 13: 99-107.

Benoit M. 1998. Statut et usage du sol en périphérie du parc national du "W" du Niger. Tome 1 : *Contribution à l'étude du milieu naturel et des ressources végétales du canton de Tamou et du Parc du "W". ORSTOM,* Niamey, 32 p.

Bertrand A. & Sourdat M. 1998. *Feux et Déforestation à Madagascar: revues bibliographiques*. CIRAD/ORSTOM/CITE, Antananarivo.

Besag J. & Diggle P.J., 1977. Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 26: 327–333.

Besag J. 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society*, B 39: 193-195.

Bierkens M. F. P., Finke P. A. & de Willigen P. 2000. *Upscaling and downscaling methods for environmental research*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Bird M. I. & Cali J. A. 1998. A million-year record of fire in sub-Suharan Africa. (Cover story). *Nature*, *394*(6695): 767-769.

Blanc L., Florès O., Molino J.-F., Gourlet-Fleury S. & Sabatier D., 2003. Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Revue Forestière Française,* 55 : 131-146.

Bloesch U. 1999. Fire as a tool in the management of a savanna-dry forest reserve in Madagascar. *Applied vegetation Science*, 2: 117-124.

Bogaert J. & Hong S.-K. 2004. Landscape ecology: monitoring landscape dynamics using spatial pattern metrics. In: Hong S.-K., Lee J.A., Ihm B.-S., Farina A., Son Y., Kim E.-S. & Choe J.C. (eds) *Ecological Issues in a Changing World: Status, Response and Strategy*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 109-131.

Bogaert J. & Mahamane A., 2005. Ecologie du paysage: cibler la configuration et l'échelle spatiale. *Annales des Sciences Agronomiques du Bénin*, **7**: 39-68.

Bogaert J. 2000. *Quantifying habitat fragmentation as a spatial process in a patchcorridor-matrix landscape model*. PhD dissertation, University of Antwerp, Antwerp.

Bollen K.A. 1989. *Structural equations with latent variables*. John Wiley & Sons, New York.

Bolliger J., Lischke H. & Green D.G. 2005. Simulating the spatial and temporal dynamics of landscapes using generic and complex models. *Ecology Complexity*, 2: 107–116.

Bond W. J. & Midgley G.F. 1995. Kill thy neighbor: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73:79–85.

Bond W.J. & Archibald S. 2003. Confronting complexity: fire policy choices in South African savanna parks. *International Journal of Wildland Fire* 12: 381–389

Bond W.J. & van Wilgen B.W. 1996. *Fire and plants*. 1st ed. Chapman & Hall, London, 263 p.

Bond W.J., Woodward F.I. & Midgley G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165: 525–38.

Borcard D., Legendre P. & Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.

Boschetti L. & Roy D. P. 2008. Defining a fire year for reporting and analysis of global interannual fire variability. *Journal of Geophysical Research*, 113, G03020.

Boucher D., De Grandpré L. & Gauthier S. 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle*, 79: 318-328.

Boulain N. 2004 *Effet des facteurs climatiques et anthropiques dans l'évolution récente des écosystèmes tropicaux, modélisation spatialisée du bilan hydrique d'un petit bassin versant sahélien*. Thèse de doctorat, Université Paris VI.

Bourlière F. and Hadley M. 1970. The Ecology of tropical Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 125-152.

Bouxin G. 1975 Action des feux saisonniers sur la strate ligneuse dans le Parc National de l'Akagera (Rwanda, Afrique Centrale). *Plant Ecology* 30: 189-196.

Bowman D. M., Balch JK., Artaxo P., Bond W.J. *et al.* 2009. Fire in the earth system. *Science* 324: 481–484.

Bowman D.M.J.S., Zhang Y., Walsh A., & Williams R.J. 2003. Experimental comparison of four remote sensing techniques to map tropical savanna fire-scars using Landsat-TM imagery. *International Journal of Wildland Fire, 12*: 341-348.

Brahim N., Blavet D., Gallali T. & Bernoux M. 2011. Application of structural equation modeling for assessing relationships between organic carbon and soil properties in semiarid Mediterranean region. *International Journal of Environmental Science and Technology* 8: 305-320.

Breece C. R., Kolb T. E., Dickson B. G., McMillin J. D. & Clancy K. M. 2008. Prescribed fire effects on bark beetle activity and tree mortality in southwestern ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management*, 255:119-128.

Breshears D.D. & Barnes F.J. 1999. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscape within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology* 14: 465-478.

Brose U., Martinez N. D. & Williams R.J. 2003. Estimating Species Richness: Sensitivity to Sample Coverage and Insensitivity to Spatial Patterns. *Ecology*, 84: 2364-2377.

Brown J.H. 1999. Macroecology: progress and prospect. *Oikos* 87: 3-14.

Brown J.K. & Smith J.K. 2000. *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on flora.* Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol. 2. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 257 p.

Bucini G. & Lambin E. F. 2002. Fire impacts on vegetation in Central Africa: a remote-sensing-based statistical analysis. *Applied Geography* 22: 27-48.

Bullock S.H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. In Bullock S.H., Mooney H.A., & Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*, p 277–303. Cambridge University Press: Cambridge.

Burel F. & Baudry J. 1999. *Ecologie du paysage : concepts, méthodes et applications.* TEC & DOC, Paris, France.

Burel F. & Baudry J. 2003. *Landscape ecology: concepts, methods, and applications.* Science Publishers, Enfield, N.H.; Plymouth.

Burnham K. P. & Overton W. S. 1979. Robust Estimation of Population Size When Capture Probabilities Vary Among Animals. *Ecology,* 60: 927–936.

Buzas M.A. & Hayek L.-A.C. 2005. On richness and evenness within and between communities. *Paleobiology,* 31: 199-220.

C.S.A. 1956. - *Conseil scientifique pour l'Afrique au sud du Sahara.* Réunion des spécialistes du C.S.A. en matière de phytogéographie, Yangambi du 28 juill. au 3 août 1956. C.C.T.A./CTA Publ., n° 53. Londres, 33 p. (publ. C.S.A. no 22).

Caillault S 2011, *Le feu, la brousse et la savane. Modélisation spatiale de la dynamique des paysages soudaniens (Burkina Faso).* Thèse de doctorat, Université de Caen Basse Normandie.

Callaway R. M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review,* 61: 306-349.

Caloz R. & Collet C. 2001. *Précis de Télédétection. Vol. III. Traitements Numériques d'Images de Télédétection.* Presses Universitaires du Québec-Agence Universitaire de la Francophonie, 386 pp.

Chao A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian. Journal of Statistics,* 11: 265-270.

Chao A., Chazdon R.L., Colwell R.K. & Shen T.-J. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics,* 62: 361-371.

Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M. A. et al. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145:87-99.

Chen D. & Stow D. 2002. The effect of training strategies on supervised classification at different spatial resolutions. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 68: 1155–1161.

Chessel D. 1978. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In: Legay J. M. & Tomassone R. (éd.) *Biométrie et Ecologie*, pp. 45-135. Soc. fr. Biométrie, Paris.

Chesson P.L. & Case T.J. 1986. Nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. In: Diamond J. & Case T (eds.), *Community Ecology*, pp. 229-239, Harper and Row, New York.

Chiarucci A., Maccherini S. & De Dominicis V. 2001. Evaluation and monitoring of the flora in a nature reserve by estimation methods. *Biological Conservation* 101:305–314.

Chuvieco E. & Martin M.P. 1994. A simple method for fire growth mapping using AVHRR channel 3 data. *International Journal of Remote Sensing* 15: 3141-3146.

Chuvieco E., Allgöwer B. & Salas F.J. 2003. Integration of physical and human factors in fire danger assessment. In: Chuvieco E. (éd.), *Wildland Fire Danger Estimation and*

Mapping: the role of remote sensing data, pp. 197–218. World Scientific Publishing, Singapore.

Chuvieco E., M. P. Martin & A. Palacios 2002. Assessment of different spectral indices in the red-near-infrared spectral domain for burned land discrimination, *International Journal of Remote Sensing*, 23: 5103– 5110.

Chuvieco E., Opazo S., Sione W., Del Valle H. et al. 2008. Global burned-land estimation in Latin America using Modis composite data. *Ecological Applications*, 18: 64-79.

Clements F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation.* Washington.

Clerici N 2006. *Monitoring and assessing fire impacts and land-cover change in tropical and subtropical ecosystems using satellite remote sensing and GIS techniques*. PhD thesis; University of Parma, Italy, EUR 22462 EN.

Cochrane M. A. 2009. *Tropical Fire Ecology: Climate Change, Land Use, and Ecosystem Dynamics*. Springer Praxis Books, New York.

Coetsee C., Bond W.J. & February E.C. 2010. Frequent fire affects soil nitrogen and carbon in an African savanna by changing woody cover. *Oecologia,* 162: 1027-1034.

Cole K.L., Klick K.F. & Pavlovic N.B. 1992. Fire temperature monitoring during experimental burns at Indiana Dunes National Lakeshore. *Natural Areas Journal*, 12:177–183.

Colwell R. K. 2009. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 8.2. User's Guide and application published at: http://purl.oclc.org/estimates.

Colwell R.K. & Coddington, J.A. 1994, Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation, *Philosophical Transactions of the Royal Society* (Series B) 345: 101-118.

Condit R., Hubbell S.P. & Foster R.B. 1993. Identifying fast-growing native trees from the neotropics using data from a large, permanent census plot. *Forest Ecology and Management*, 62: 123-143.

Connell J. H., Tracey J. G. et al. 1984. Compensatory Recruitment, Growth, and Mortality as Factors Maintaining Rain Forest Tree Diversity. *Ecological Monographs*, 54: 142-164.

Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science,* 199: 1302–1310.

Cook G.D. 1994. The fate of nutrients during fires in a tropical savanna. *Australian Journal of Ecology*, 19: 359–365.

Cook G.D., Hurst D. & Griffith D. 1995. Atmospheric trace gas emissions from tropical Australian savanna fires of a *CALM Science Supplement,* 4: 123–128.

Cormack R. M. 1979. Models for capture-recapture. In: Cormack R. M., Patil G. P. & Robson D. S. (eds). *Sampling Biological Populations*, pp. 217-55. Fairland: International Co-operative Publishing House.

Cornelis D. 2011 *Ecologie du déplacement du buffle de savane ouest-africain* (*Syncerus caffer brachyceros*). Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.

Couteron P. & Kokou K. 1992. *Parc National du "W" (Niger): Typologie et cartographie de la Végétation du Parc National et de la réserve de faune de Tamou.* ENGREF-UNESCO, Montpellier, 106 p.

Couteron P. & Kokou K. 1997. Woody vegetation spatial pattern in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecology,* 132: 211-227

Couteron P. & Lejeune O, 2001. Periodic spotted patterns in semi-arid vegetation explained by a propagation-inhibition model. *Journal of Ecology*, 89:616-628.

Couteron P. 2001. Using spectral analysis to confront distribution of individual species with an overall pattern. *Plant Ecology*, 156: 229–243.

Couteron P., Seghieri J. & Chadoeuf J. 2003. A test for spatial relationships between neighbouring plants in plots of heterogeneous plant density. *Journal of Vegetation Science,* 14: 163-172

Couteron, P. 1998. *Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-saheliens au nord-ouest du Burkina-Faso.* Thèse Doctorat Option Ecologie Tropicale, Université Paul Sabatier - Toulouse III ; 223p. +Annexes.

Coutinho L.M. 1982. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. In: Huntley BJ, Walker BH, (eds.) *Ecology of Tropical Savannas,* pp. 273-291. Ecological Studies, 42. Berlin, Germany: Springer Verlag.

Cressie N.A.C. 1993. *Statistics for spatial data.* Wiley, New York: Chichester, 900 p.

Crutzen P.J. & Andreae M. O. 1990. Biomass burning in the Tropics: impact on atmospheric chemical and biogeochemical cycles. *Science*, 250: 1669-1678.

Cunningham A.B. 2001. *Applied ethnobotany: people, wild plant use and conservation.* People and Plants Conservation Manuals. Earthscan Publications Ltd, London, 300 p.

Curtet L. 1993 : *Méthodes d'études des structures spatiales des forêts. Méthodes basées sur les mesures de distance.* Rapport bibliographique de DEA, Lyon I. 30 p.

Curtis R.O. 1967. Height-diameter and height-diameter-age equations for second-growth Douglas-fir, *Forest Science*, 13: 365–375.

Cushman S.A. & McGarigal K. 2002. Hierarchical, Multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology,* 17: 637-646.

Cusset G. 1980. Sur les paramètres intervenant dans la croissance des arbres: la relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea*, 35:231-255.

Daget P. & Godron M. 1982. *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Collection d'écologie. 18, Masson, Paris, 163 p.

Dale H.V., Offerman H., Frohn R. & Gardner R.H. 1995. Landscape characterization and biodiversity research. In: Boyle T.J. & Boontawe B. (eds), *Measuring and Monitoring Biodiversity in tropical and Temperate Forests*, pp. 47-65. Proceedings of the IUFAO Symposium, 27 August-02 September 1994, Chiang Mai, Thailand.

Dayamba S.D. 2010. *Fire, Plant-derived Smoke and Grazing Effects on Regeneration, Productivity and Diversity of the Sudanian Savanna woodland Ecosystem*. PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.

De Knegt H.J., Groen T.A., Van de Vijver C.A.D.M., Prins H.H.T. & Van Langevelde F., 2008. Herbivores as architects of savannas: inducing and modifying spatial vegetation patterning. *Oikos,* 117: 543–554.

De Luis M., Raventos J. & Gonzalez-Hidalgo J.C., 2005. Factors controlling seedling germination after fire in Mediterranean gorse shrublands. Implications for fire prescription. *Journal of Environmental Management*, 76: 159-166.

De Wispelaere, G. 2004. *Cartographie de la végétation du complexe du "W"*. CIRAD, Montpellier.

DeBano L.F., Neary D.G. & Ffolliott P.F. 1998. *Fire's effects on ecosystems*. John Wiley & Sons, New York, 333 p.

Deblauwe V., Barbier N., Couteron P. & Bogaert J., 2008. The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography,* 17: 715-728.

Delcourt H.R., Delcourt P. A. & Webb III T. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quaternary Science Reviews,* 1:153-175.

Descoings B. 1978. Les formations herbeuses dans la classification phytogéographique de Yangambi, *Adansonia,* ser. 2, 18 (2) : 243-256.

Devineau J.L., Fournier A. & Nignan S. 2010. Savanna fire regimes assessment with MODIS fire data: their relationship to land cover and plant species distribution in western Burkina Faso (West Africa). *Journal of Arid Environment,* 74: 1092-1101.

Devineau J-L. 2001. Les espèces ligneuses indicatrices des sols dans des savanes et jachères de l'Ouest du Burkina Faso. *Phytocoenologia*, 31: 325-351.

Devineau L., Fournier A. & Nignan S. 2009. "Ordinary biodiversity" in western Burkina Faso (West Africa): what vegetation do the state forests conserve? *Biodiversity and Conservation*, 18: 2075-2099.

Diggle P.J. 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press London:148 p.

Diouf A., Barbier N., Lykke A.M., Couteron P., Deblauwe V., Mahamane A., Saadou M. & Bogaert J. 2012. Relationships between fire history, edaphic factor and woody vegetation structure and composition in a semi-arid savanna landscape (Niger, West Africa). *Applied Vegetation Science*, 15: 488-500.

Diouf A., Barbier N., Mahamane A., Lejoly J., Saadou M., & Bogaert J. 2010. Caractérisation de la structure spatiale des individus ligneux dans une brousse tachetée au sud-ouest du Niger. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 827-835.

Dolidon H. 2007. La multiplicité des échelles dans l'analyse d'un phénomène d'interface nature/société. L'exemple des feux de brousse en Afrique de l'ouest. *Cybergeo*, 8. www.cybergeo.eu/pdf/4805.

Dorado F.C., Anta M.B., Parresol B.R. & Alvarez Gonzàlez J.G., 2005. A stochastic height-diameter model for maritime pine ecoregions in Galicia (northwestern Spain). *Annals of Forest Science*, 65: 455-465.

Dudley N. 2008. *Lignes directrices pour l'application des catégories de gestion aux aires protégées.* UICN, Gland, Suisse.

Dufrêne M. & Legendre L. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.

Dulieu, D. 2004. La vegetation du Complexe WAP. In: Lamarque F. (ed) *Les grands mammifères du complexe WAP*. ECOPAS, Ouagadougou. pp. 16-24.

Dungan J.L., Perry J.N., Dale M.R.T., Legendre P. et al. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, 25: 626–640.

Dunn O.J. 1961. Multiple comparisons among means. *Journal of the American Statistical Association*, 56: 52-64.

Dwyer E., Gregoire J-M. & Malingreau J-P. 1998. A Global Analysis of Vegetation Fires Using Satellite Images: Spatial and Temporal dynamics. *Ambio*, 27: 175-181.

Dwyer E., Pereira J. M. C., Gregoire J-M. & DaCamara C.C. 2000. Characterization of the spatio-temporal patterns of global fire activity using satellite imagery for the period April 1992 to March 1993. *Journal of Biogeography*, 27: 57-69.

Ecopas, 2005. *Plan d'aménagement et de Gestion de la Réserve de Biosphère transfrontalière W 2006-2010: Synthèse*. Programme Régional Parc W/ECOPAS (Ecosystèmes Protégés en Afrique Soudano-Sahélienne) 7 ACP RPR 742, 21p.

Eva H. & Lambin E.F. 1998. Remote sensing of biomass burning in tropical regions: sampling issues and multisensor approach. *Remote Sensing of Environment* 64: 292-315.

Eva H. & Lambin E.F. 2000. Fires and Land-Cover Change in the Tropics: A Remote Sensing Analysis at the Landscape Scale. *Journal of Biogeography*, 27: 765-776.

Eva H., Grégoire J-M. & Mayaux PH. 2004. *Support for fire management in Africa's protected areas - The contribution of the European Commission's Joint Research Centre.*, JRC/European Commission, Luxembourg. Rapport EUR 21296 EN

Falcon-Lang H.J. 2000. Fire ecology of the Carboniferous tropical zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 164: 339–355.

Falik O., Reides P., Gersani M., & Novoplansky A. 2005. Root navigation by self-inhibition. *Plant Cell and Environment* 28: 562-569.

Falk D.A., Miller C., McKenzie D. & Black A.E. (2007). Cross-Scale Analysis of Fire Regimes. *Ecosystems,* 10: 809-823.

Farr T.G., Rosen P.A., Caro E., Crippen R., Duren R. et al. 2007. The Shuttle Radar Topography Mission. *Review of Geophysics*, 45, RG2004.

Fensham R.J., Fairfax R.J., Bowman D.M.J.S. & Butler D.W. 2003. Effects of fire and drought in a tropical eucalypt savanna colonised by rain forest. *Journal of Biogeography*, 30: 1405-1414.

Fensholt R., Anyamba A., Stisen S., Sandholt I., Ed Pak & Small J., 2007. Comparisons of compositing period length for vegetation index data from polar-orbiting and geostationary satellites for the cloud-prone region of West Africa. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing,* 73: 297–309.

Fernandez-Illescas C. P. & I. Rodriguez-Iturbe 2003. "Hydrologically driven hierarchical competition-colonization models: the impact of interannual climate fluctuations. *Ecological Monographs*, 73: 207-222.

Fonteyn P. J. & Mahall B. E. 1981. An experimental analysis of structure in a desert plant community. *Journal of Ecology*, 69: 883-896.

Foody G. 1992. Status of land cover classification accuracy assessment. *Remote Sensing of Environment,* 80: 185–201.

Fordyce I.R., Eamus D., Duff G.A. & Williams R.J. 1997. The role of seedling age and size in the recovery of Allosyncarpia ternata following fire. *Australian Journal of Ecology,* 22: 262-269.

Forman R.T.T. & Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. Wiley & Sons, New York. 619 p.

Fortin M.J. & Dale M.R.T. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge Univ. Press.

Fournier A. 1983. Contribution à l'étude de la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire), les grands traits de la phénologie et de la structure. *Candollea*, 38: 237-265.

Franklin J., Phinn S.R., Woodcock C.E. & Rogan J. 2003. Rationale and conceptual framework for classification approaches to assess forest resources and properties. In: Wulder M. & Franklin S.E. (eds.) *Methods and Applications for Remote Sensing of Forests: Concepts and Case Studies,* pp. 279–300. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Frontier S., Pichod-Viale D., Leprêtre A., Davoult D. & Luczak C. 2008. *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. 4ème édition, Dunod Paris, 558 p.

Frost P.G.H. & Robertson F. 1985. The ecological effects of fi re in savannas. In Walker B.H. (ed.), *Determinants of savannas*, pp: 93 – 140. Oxford: IRL Press.

Furley P.A., Rees M.R., Ryan C.M. & Saiz G. 2008. Savanna burning and the assessment of long-term fire experiments with particular reference to Zimbabwe. *Progress in Physical Geography* 32: 611-634.

Gardner R. H., Kemp W. M., Kennedy V. S. & Petersen J. E. 2001. *Scaling Relations in Experimental Ecology*. Columbia University Press, New York.

Gardner RH 1999. RULE: A program for the generation of random maps and the analysis of spatial patterns. In: Klopatek J.M. & Gardner R.H. (eds) *Landscape ecological analysis: issues and applications,* pp 280–303. Springer-Verlag, New York.

Gause G. F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore

Gavaud M. 1975. *Les grands traits de la pédogénèse au Niger méridional*. Travaux et Documents ORSTOM 7, Paris, 102 p.

Geldenhuys C.J. 1996. Options for Sustainable Harvesting of Timber Products from Woodlands: Examples from Southern Africa. In: *Proceedings of Conference Sustainable Management of Indigenous Forests in the Dry Tropics*, Forestry Commission, Harare, Kadoma, Zimbabwe, pp.124–142.

Germaine M.A. & Puissant A. 2008. Extraction d'indices paysagers et analyse quantitative des paysages de «vallées ordinaires» à partir de données images : L'exemple de la Seulles (Calvados, France) ». *Cybergeo.*

Giglio L., Descloitres J., Justice C. O. & Kaufman Y. 2003. An enhanced contextual fire detection algorithm for MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 87:273-282.

Giglio L., Loboda T., Roy D.P., Quayle B. & Justice C.O. 2009. An active-fire based burned area mapping algorithm for the MODIS sensor. *Remote Sensing of Environment*, 113: 408-420.

Gignoux J., Clobert J. & Menaut, J.C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia,* 110: 576-583.

Gilad E., Von Hardenberg J., Provenzale A., Shachak M. & Meron E. 2004. Ecosystem engineers: from pattern formation to habitat creation. *Physical Review Letters,* 93-098105: 1-4.

Gill A. M., Hoare J.R.L. & Cheney N. P. 1990. Fires and their effects in the wet–dry tropics of Australia. In: Goldammer J. G (ed.) *Fire in the Tropical Biota. Ecosystem Processes and Global Challenges*, pp. 159–78. Springer-Verlag, Berlin.

Gill A.M. & Williams J.E. 1996. Fire regimes and biodiversity: the effects of fragmentation of southeastern Australian eucalypt forests by urbanisation, agriculture and pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 85:261-275

Gitay H. & Noble I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? In: Smith T.M., Shugart H.H., Woodward F.I. (eds). *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*, pp 3-19. Cambridge: Cambridge University Press.

Gitay H., Noble I.R. & Connell J.H. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science*, 10: 641–650.

Glèlè Kakaï R. & Sinsin B., 2009. Structural description of two *Isoberlinia* dominated vegetation types in the Wari-Maro Forest Reserve (Benin). *South African Journal of Botany*, 75: 43-51.

Goldammer J. G. 1990. *Fire in the Tropical Biota: Ecosystem Processes and Global Challenges*. Berlin: Springer-Verlag

Goldberg D. E. 1990. Components of ressource competition in plant communities. In: Grace J. B. & Tilman D. G. (eds) *Perspectives on Plant Competition*, pp. 27-49. Academic Press, San Diego, London.

González-Alonso F., Merino-De-Miguel S., Roldán-Zamarrón A., García-Gigorro S. et al. 2007. MERIS Full Resolution data for mapping level-of-damage caused by forest fires: the Valencia de Alcántara event in August 2003. *International Journal of Remote Sensing*, 28: 797-809.

Goodall D.W. 1954. Objective methods for the classification of vegetation: III – An essay in the use of factors analysis. *Australian Journal of Botany*, 2: 304-324.

Goreaud F. & Pélissier R. 1999. On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K-function. *Journal of Vegetation Science*, 10: 433-438.

Goreaud F. & Pélissier R. 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs. random labeling hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 14: 681-692.

Goreaud F., 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. Thèse Doctorat Sciences Forestières, ENGREF Nancy; 525 p.

Goreaud F. & Pélissier R. 2000. *Module intertype*. Notice d'ADS in ADE-4, Université Claude Bernard, Lyon, France. URL: http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html.

Gotelli N. & Colwell R.K. 2001, Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness, *Ecology Letters,* 4: 379-391.

Gounot M. 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris. 314 pp.

Gourlet-Fleury S., Blanc L., Picard N., Sist P., Dick J., Nasi R., Swaine M. D. & Forni E. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forests dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forestry Science*, 62:785-796.

Govaerts Y., Pereira J. -M., Pinty B. & Mota B. 2002. Impact of fires on surface albedo dynamics over the African Continent. *Journal of Geophysical Research*, 107: 4629–4633.

Govender N., Trollope W.S.W. & van Wilgen B.W. 2006: The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 43: 748–58

Grace J.B. 2006. *Structural equation modeling and natural systems.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Gregoire J.-M. 1993. Description quantitative des régimes de feu en zone soudanienne d'Afrique de l'Ouest. *Secheresse*, 4, 37-45.

Grégoire J.-M., Fournier A., Eva H. & Sawadogo L. 2003a. *Caractérisation de la dynamique des feux et de l'évolution du couvert dans le Parc du W. Burkina Faso, Bénin et Niger*. CRC/Commission Européenne, Luxembourg. Rapport EUR 20687.

Grégoire J.-M., Tansey K. & Silva J.M.N. 2003b. The GBA2000 initiative: Developing a global burned area database from SPOTVEGETATION imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 24: 1369–1376.

Grégoire J-M. & Simonetti D. 2007. *Dynamique des brûlis dans le Parc Régional du W, le Parc National de La Boucle de la Pendjari et la Réserve d'Arly - Implications pour la gestion de ces aires protégées. JRC40526,* European Commission, Luxembourg.

Grégoire J-M. & Simonetti D. 2010. Interannual changes of fire activity in the protected areas of the SUN network and other parks and reserves of the West and Central Africa Region derived from MODIS observations. *Remote Sensing* 2: 446-463.

Greig-Smith P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology,* 67: 755-779

Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation process*. John Wiley & Sons. Chichester.

Grimm V., Revilla E., Berger U., Jeltsch F., Mooij W.M. et al. 2005. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science*, 310: 987–991.

Grinnell J. 1924. Geography and Evolution. *Ecology*, 5: 225-229.

Groom M. J. & Schumaker N. 1993. Evaluating landscape change: patterns of worldwide deforestation and local fragmentation. In: Kareiva P. M., King-solver J. G. & Huey R. B. (eds.) *Biotic interactions and global change*, pp. 24-44. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

Grubb T.C.JR. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52: 107-145.

Gustafon E.J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, 1: 143-156.

Hacker S. D. & Gaines S. D. 1997. Some Implications of Direct Positive Interactions for Community Species Diversity. *Ecology,* 78, 1990-2003.

Haila Y. 2002. A Conceptual Genealogy of Fragmentation Research: From Island Biogeography to Landscape Ecology. *Ecological Applications*, 12: 321-334.

Haines-Young R. & Chopping M. 1996. Quantifying landscape structure: a review of landscape indices and their application to forested landscapes. *Progress in Physical Geography*, 20: 418-445.

Hamilton A.J. 2005, Species diversity or biodiversity? *Journal of Environment Management*, 75: 89–92.

Hanisch K.H. & Stoyan D. 1983. Remarks on statistical inference and prediction for a hard-core clustering model. *Statistics,* 14: 559-567.

Hardy C.C., Schmidt K., Menakis J. & Sampson R., 2001. Spatial data for national fire planning and fuel management. *International Journal of Wildland Fire*, 10: 353–372.

Hargis C.D., Bissonette J.A. & David J.L. 1998. The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape Ecology*, 13: 167-186.

Harrison S. & Bruna E. 1999. Habitat Fragmentation and Large-Scale Conservation: What Do We Know for Sure? *Ecography*, 22: 225-232.

Hedge V., Chandran M.D.S. & Gadgil M. 1998. Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India. *Functionnal Ecology*, 12: 313–318.

Henry M.C. 2008. Comparison of Single-and Multi-date Landsat Data for Mapping Wildfire Scars in Ocala National Forest, Florida. *Photogrammetric engineering and remote sensing, 74*: 881- 892.

Heyerdahl EK, Brubaker LB & Agee JK. 2001. Spatial controls of historical fire regimes: a multiscale example from the Interior West, USA. *Ecology*, 82:660-678.

Hibert F 2007. *Déterminants écologiques et anthropiques de la structuration des peuplements d'ongulés sauvages en Afrique de l'Ouest : cas du Parc Régional du W du fleuve Niger*. Phd thesis. Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Rennes.

Hiernaux P., Bielders C.L., Valentin C., Bationo A. & Fernandez-Rivera S. 1999. Effects of livestock grazing on physical and chemical properties of sandy soils in Sahelian rangelands. *Journal of Arid Environments,* 41: 231-245.

Higgins S.I., Bond W.J. & Rollope W.S.W. 2000. Fire, resprounding and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecolology*, 88: 213-229.

Higgins S.I., Bond W.J., February E.C., Bronn A. et al. 2007: Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology,* 88: 1119–1125.

Hill M.O. & Gauch H.G. 1980, Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio,* 42: 57-58.

Hillebrand H., Bennett D. M. & Cadotte M.W. 2008. Consequences of Dominance: A Review of Evenness Effects on Local and Regional Ecosystem Processes. *Ecology*, 89: 1510-1520.

Hochberg ME, Menaut J.C. & Gignoux J. 1994. The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African savannah. *Journal of Ecology*, 82: 217-226.

Hoffman W.A. & Moreira A.G. 2002: The role of fire in population dynamics of woody plants. In: Oliveira P.S. & Oliveira R.J. (eds), *The cerrados of Brazil*, pp. 159–77. New York: Columbia University Press.

Hoffman W.A. 1999: Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology,* 80: 1354–69.

Hoffmann W.A. & Solbrig O.T. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management,* 180: 273-286.

Hoffmann W.A. 1996. The effects of fire and cover on seedling establishment in a neotropical savanna. *Journal of Ecology,* 84: 383–393.

Hoffmann W.A. 1998. Post-burn reproduction of woody plants in neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology,* 80: 1354-1369.

Hoffmann W.A., Adasme R., Haridasan M., de Carvalho M.T. et al. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna–forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology,* 90: 1326-1337.

Holdo R. M., Holt R. D. & Fryxell J. M. 2009. Grazers, browsers, and fire influence the extent and spatial pattern of tree cover in the Serengeti. *Ecological Applications*, 19: 95-109.

Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hector A. et al. 2005, Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs*, 75: 3-35.

House J. I., Archer S., Breshears D. D., Scholes R. J. & NCEAS Tree–Grass Interactions Participants, 2003. Conundrums in mixed woody–herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography*, 30: 1763–1777.

Hoyle R.H. 1995. *Structural Equation Modeling*. SAGE Publications, Thousand Oaks, CA.

Huang S., Price D. & Titus S.J. 2000. Development of ecoregion-based height-diameter models for white spruce in boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 129: 125–141.

Hubbell S.P., Foster R.B., O'Brien S., Wechsler B., Condit R. et al. 1999. Light gaps, recruitment limitation and tree diversity in a Neotropical forest. *Science*, 283: 554-557.

Hudak A.T. & Brockett B.H. 2004. Mapping fi re scars in a southern African savannah using Landsat imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 25: 3231-3243.

Huffman G.J., Adler R.F., Bolvin D.T., Nelkin E.J. et al. 2007. The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): Quasi-Global, Multiyear, Combined-Sensor Precipitation Estimates at Fine Scales. *Journal of Hydrometorology*, 8: 38-55.

Hurlbert S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology,* 52: 577-586.

Huston M.A. 1994. *Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, New York.

Hutchinson G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many species. *American Naturalist*, 93: 145-159.

Ice G.G., Neary D.G. & Adams P.W. 2004. Effects of wildfire on soils and watershed processes. *Journal of Forestry*, 102: 16-20.

Jacquin A. 2010. *Dynamique de la végétation des savanes en lien avec l'usage des feux à Madagascar: Analyse par série temporelle d'images de télédétection.* Thèse de Doctorat, ENSAT, Toulouse, 146 p.

Jeltsch F., Milton S.J., Dean W.R.J. & Van Rooyen N. 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology,* 84: 583-595.

Jeon B. & Landgrebe D. A. 1999. Decision fusion approach for multitemporal classification. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 37: 1227–1233.

Jia G., Peng P., Zhao Q. & Jian Z. 2003. Changes in terrestrial ecosystem since 30 Ma in East Asia: stable isotopes from black carbon in the South China Sea. *Geology*, 31: 1093–1096.

Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946-1957.

Jongman R.H.G., ter Braak, C.J.F. & van Tongeren O.F.R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen, NL. Reissued in 1995 by Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Jöreskog K.G. & Sörbom D. 1996. *LISREL 8 user's reference guide*. Uppsala, Sweden: Scientific Software International.

Jung V., Violle C., Mondy C., Hoffmann L. & Muller S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98: 1134-1140.

Justice C.O., Giglio L., Korontzi S., Owens J. et al. 2002. The MODIS fire products. *Remote Sensing of Environment*, 83: 244-262.

Kaufman Y.J., Justice C.O., Flynn L.P., Kendall J.D. et al. 1998). Potential global fire monitoring from EOS-MODIS. *Journal of Geophysical Research*, 103: 32215–32238.

Keane R.E., Burgan R. & van Wagtendonk J.W. 2001. Mapping wildland fuels for fire management across multiple scales: Integrating remote sensing, GIS, and biophysical modeling. *International Journal of Wildland Fire,* 10: 301–319.

Keeley J.E. & Rundel P.H. 2005. Fire and the Miocene expansion of C_4 grasslands. *Ecology Letters*, 8: 683–690.

Keeley J.E., Baer-Keeley M. & Fotheringham C.J. 2005. Alien plant dynamics following fire in Mediterranean-climate California shrublands. *Ecological Applications*, 15: 2109–2125.

Kennard D.K., Gould K., Putz F.E., Fredericksen T.S. & Morales F. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 162: 197-208.

King A.W. 1999. Hierarchy theory and the landscape. level? Or: words do matter. In: Wiens J.A. & Moss M.R. (eds), *Issues in Landscape Ecology,* pp. 6-10. Pioneer Press of Greeley, Inc., Greeley (CO) USA.

King D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology*, 4:27-32.

King D.A. 2005. Linking tree form, allocation and growth with an allometrically explicit model. *Ecological Modelling*, 185:77-91.

Krawchuk M.A., Moritz M.A., Parisien M.A., Van Dorn J. & Hayhoe K. 2009. Global pyrogeography: the current and future distribution of wildfire. *PLoS ONE* 4: e5102.

Lacey C.J., Walker J. & Noble I.R., 1982. *Fire in Australian tropical savannas*. In: Huntley, B.J., Walker, B.H. (Eds.), *Ecology of Tropical Savannas*. pp. 246–272.Springer-Verlag, Berlin.

Lam N.S.N. & Quattrochi D.A. 1992. On the issues of scale, resolution, and fractal analysis in the mapping sciences. *Professional Geographer,* 44: 88-98.

Lamarque F. 2004. *Les grands mammifères du complexe "WAP" (W, Arly, Pendjari)*. Cirad-Ecopas, Montpellier,

Lance G.N. & Williams W.T. 1967. A general theory of classification sorting strategies. II. Clustering systems. *Computer Journal*, 9: 373-380.

Langner A. & Siegert F. 2009. Spatiotemporal fire occurrence in Borneo over a period of 10 years. *Global Change Biology*, 15: 48–62.

Laris P. & Wardell D.A. 2006. Good, bad or 'necessary evil'? Reinterpreting the colonial burning experiments in the savanna landscapes of West Africa. *Geographical Journal,* 172: 271-290.

Laris P. 2002. Burning the seasonal mosaic: Preventative burning strategies in the wooded savanna of Southern Mali. *Human Ecology,* 30: 155-186.

Laris P. 2005. Spatiotemporal problems with detecting seasonal mosaic fire regimes with coarse-resolution satellite data in savannas. *Remote Sensing of Environment,* 99: 412–424.

Laris P. 2008. An anthropogenic escape route from the "gulliver syndrome" in the West African Savanna. *Human Ecology,* 36: 789-805.

Laughlin D.C., Scott R.A. & Grace J.B. 2007. Species richness and soil properties in *Pinus ponderosa* forests: A structural equation modelling analysis. *Journal of Vegetation Science,* 18: 231-242.

Lavorel S. & Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.

Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. & Forbes T. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474-478.

Lavorel S., Touzard B., Lebreton J.-D. & Clément B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*, 19: 227-240.

Lebrun J.P. & Stork A. 1991-1997. *Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale, Tome I à IV*. Conservatoire et Jardin botaniques de la ville, Genève.

Lefever R. & Lejeune O. 1997. On the origin of tiger bush. *Bulletin of Mathematical Biology*, 59: 263-294.

Legendre P. & Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. 2nd ed. Elsevier Science, Amsterdam.

Lentile L.B., Holden Z.A., Smith A.M.S., Falkowski M.J. et al. 2006. Remote sensing techniques to assess active fire characteristics and post-fire effects. *International Journal ofWildland Fire*, 15: 319–345.

Leprun J.C. 1992. Etude de quelques brousses tigrées sahéliennes: structure, dynamique, écologie. In : Le Floc'h E., Grouzis M., Cornet A.F., Bille J.C. (eds.) *L'aridité, une contrainte au développement*, pp. 221-244. ORSTOM, Paris.

Leps J. & Smilauer P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lertzman K.P., Fall J. & Dorner B. 1998. Three kinds of heterogeneity in fire regimes: at the crossroads of fire history and landscape ecology. *Northwest Science*, 72: 4–23.

Lesne A. 1996. *Méthode de renormalisation - Phénomènes critiques, chaos, structures fractales*, Paris, Eyrolles Sciences, 388 p.

Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.

Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomology Society of America*, 71: 237-240.

L'Hôte Y. & Mahé G. 1996. *Carte d'Afrique de l'Ouest et centrale: précipitations moyennes annuelles (période 1951-1989, 1 : 6 000 000)*. ORSTOM, Paris.

Liew S.C., Shen C., Low J., Lim A. & Kwoh L.K. 2003. Validation of MODIS fire product over Sumatra and Borneo using high resolution SPOT imagery, *Proceedings of the 24th Asian Conference on Remote Sensing, vol. I*, pp. 671-673.

Lillesand T.M., Kiefer R.W. & Chipman J.W. 2008. *Remote sensing and image interpretation*. Wiley, Hoboken.

Lobert J.M., Scharffe D.H., Hao W.M. & Crutzen P.J. 1990. Importance of biomass burning in the atmospheric budgets of nitrogen-containing gasses. *Nature*, 346: 552–554.

Loboda T.V., Hoy E.E., Giglio L. &. Kasischke E.S. 2011. Mapping burned area in Alaska using MODIS data: a data limitations-driven modification to the regional burned area algorithm. *International Journal of Wildland Fire*, 20(4): 487-496

Loboda, T. V., Hoy, E. E.,Giglio L. et Kasischke E. S., 2011. Mapping burned area in Alaska using MODIS data: a data limitations-driven modification to the regional burned area algorithm. *International Journal of Wildland Fire*, 20: 487-496.

Lotwick H.W. & Silverman B.W. 1982. Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society*, B44: 403-413.

Louppe D., Ouattara N. & Coulibaly A. 1995: The effects of brush fi res on vegetation: the Aubreville fi re plots after 60 years. *Commonwealth Forestry Review*, 74: 288–292.

Ludwig J.A., Wilcox B.P., Breshears D.D., Tongway D.J. & Imeson, A.C. 2005. Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semiarid landscapes. *Ecology*, 86: 288-297

Lungren C.G. 2003. Gestion du feu. In : *Schéma général d'aménagement*. Programme Régional Parc W - ECOPAS (Ecosystèmes Protégés en Afrique Soudano-Sahélienne), Ouagadougou, 44 pp.

Luoga E.J., Witkowski E.T.F. & Balkwill K. 2004. Regeneration by coppicing (resprouting) of miombo (African savanna) trees in relation to land use. *Forest Ecology and. Management*, 189: 23–35.

Lykke A. M. & Sambou B. 1998. Structure, floristic composition, and vegetation forming factors of three vegetation types in Senegal. *Nordic Journal of Botany*, 18: 129-140.

MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

MacArthur R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row, New York.

Madeleine-Antin C. 2009. *Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes: variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente, dans les Ghâts occidentaux de l'Inde*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 202 p.

Magurran A. E. 2004, *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd., 247 p.

Mahamane A. 2005. *Etude floristique, phytosociologique et phytogéographique de la végétation du Parc Régional du W du Niger*. Thèse de Doctorat, Université Libre, Bruxelles, 520 p.

Mahamane A., Saadou M. & Lejoly J. 2007. Phénologie de quelques espèces ligneuses du parc national du W (Niger). *Secheresse,* 18: 354-358.

Mayrat A. 1970. Allométrie et taxinomie. *Revue de Statistique Appliquée*, 18: 47-58.

Mbow C., Goïta K. & Bénié G.B. 2004. Spectral indices and fire behavior simulation for fire risk assessment in savanna ecosystems." *Remote Sensing of Environment*, 91: 1-13.

Mbow C., Nielsen T.T. & Rasmussen K. 2000. Savanna fires in east central Senegal: Distribution patterns, resource management and perceptions. *Human Ecology,* 28: 561-580.

Mbow C., Sambou B., Tidiane Ba A. & Goudiaby A. 2003. Vegetation and fire readiness in main morphological units of Niokolo Koba National Park (southeast Senegal). *Danish Journal of Geography,* 103: 55-62.

McCune B. & Grace J.B., 2002, *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, 300 p.

McCune B. & Mefford M.J. 1999. *PC-ORD: Multivariate analysis of Ecological Data. Version 5.0.* MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.

McGarigal K. & Cushman S. A. 2005. The gradient concept of landscape structure. In: Wiens J. A. & Moss M. (eds.) *Issues and perspectives in landscape ecology*, pp. 112–119 *in*. Cambridge University Press, Cambridge.

McGarigal K. & Cushman S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications,* 12: 335-345.

McGarigal K. & Marks B.J. 1995. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. General technical repport PNW-GTR-351. US Department of Agriculture, Forest Service, USA.

McGarigal K. 2002. Landscape pattern metrics. In: El-Shaarawi A.H. & Piegorsch W.W. (eds.), *Encyclopedia of Environmentrics*, Volume 2, pp. 1135-1142. John Wiley & Sons, Sussex, England.

McGarigal,K., Tagil S. et al. 2009. Surface metrics: an alternative to patch metrics for the quantification of landscape structure. *Landscape Ecology*, 24: 433-450.

McGill B. J. Enquist B.J., Weiher E. & Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolutionary*, 21: 178-184.

McIntire E.J.B. & Fajardo A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90: 46-56.

McNaughton S. J. 1983. Serengeti Grassland Ecology: The Role of Composite Environmental Factors and Contingency in Community Organization. *Ecological Monographs*, 53: 291-320.

McNaughton S.J. 1992. The propagation of disturbance in savannas through food webs. *Journal of Vegetation Science,* 3: 301-314.

Menard P. & Clergeau P. 2001. La notion de zone de connexion biologique. Son application en aménagement du territoire. *Mappemonde*, 64: 24-28.

Menaut J.C., Gignoux J., Prado C. & Clobert J. 1990. Tree community dynamics in a humid savanna of the Côte d'Ivoire: modeling the effects of fire and competition with grass and neighbors. *Journal of Biogeography,* 17: 471-481.

Menaut J-C, Abbadie L., lavenu F., Loudjani P. and Polaire A. 1991. Biomass burning in West African savannas. In Levine J.S (éd.), Seasonally Dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Menaut J.C., Lepage M. & Abbadie L. 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. In Bullock S.H., Mooney H.A. & Medina E. (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 64–92. Cambridge University Press: Cambridge, MA.

Merganič J. & Sterba H. 2006. Characterisation of diameter distribution using the Weibull function: method of moments.European Journal of Forest Research, 125: 427-439.

Merino-de-Miguel S., González-Alonso F., Huesca M., Armenteras D. & Franco C. 2011. MODIS Reflectance and Active Fire Data for Burn Mapping in Colombia. *Earth Interactions*, 15: 1–17.

Mielke P.W.Jr., Berry K.J. & Johnson E.S. 1976. Multiresponse permutation procedures for a priori classifications. *Communications in Statistics,* A5: 1409-1424.

Miettinen J. 2007. *Burnt area mapping in insular Southeast Asia using medium resolution satellite imagery*. DissertationesForestales, *45* [en ligne], 45 p. Disponible auprès de http://www.metla.fi/dissertationes/df45.htm (cité le 16 septembre 2011)

Mills A.J. & Fey M.V. 2004. Frequent fires intensity soil crusting: physicochemical feedback in the pedoderm of long-term burn experiments in South Africa. *Geoderm*a, 121: 45-64.

Mistry J. 2000. *World Savannas: Ecology and human use*. Pearson Education Limited, Edinburg.

Molino J.-F. & Sabatier D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science,* 294, 1702-1704.

Morgan P., Hardy C.C., Swetnam T.W., Rollins M.G. & Long D.G. 2001. Mapping fire regimes across time and space: Understanding coarse and fine-scale fire patterns. *International Journal of Wildland Fire,* 10: 329–342.

Muller J. 2009. *Including local voices in global discourse in biodiversity: An ethnobotanical study in Boumba, Niger (Park W)*. PhD thesis, Tufts University.

Murphy B.P., Paron P., Prior L.D., Boggs G.S., Franklin D.C. & Bowman D.M.J.S. 2010. Using generalized autoregressive error models to understand fire-vegetation-soil feedbacks in a mulga-spinifex landscape mosaic. *Journal of Biogeography,* 37: 2169-2182.

Mutch R.W. 1970. Wildland fires and ecosystems: a hypothesis. *Ecology*, 51: 1046–1051.

Nanos N., Calama R., Montero G. & Gil L. 2004. Geostatistical prediction of height/diameter models. *Forest Ecology and Management*, 195: 221-235.

Navalgund R.R. 2007. Remote sensing applications: An overview. *Current science*, 93: 1747-1766.

Nelder J. A. & Mead R. 1965. A Simplex Method for Function Minimization. *Computer Journal*, 7: 308-313.

Nicholson S. E., Some B., McCollum J., Nelkin E. et al. 2003. Validation of TRMM and other rainfall estimates with a high-density gauge dataset for West Africa. Part II: Validation of TRMM Rainfall Products. *Journal of Applied Meteorology*, 42: 1355-1368.

Nielsen T.T., Rasmussen K., Mbow C. & Touré A. 2003. The fire regime of Senegal and its determinants. *Danish Journal of Geography,* 103: 43-53.

Noble I.R. & Slatyer R.O. 1981. Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fires. In: Gill A.M., Groves R.H., Noble I.R. (eds) *Fire and the Australian biota*, pp. 311–335. Australian Academy of Science, Canberra ACT.

Nobre A.D., Cuartas L.A., Hodnett M., Rennó C.D et al. 2011. Height Above the Nearest Drainage – a hydrologically relevant new terrain model. *Journal of Hydrology*, 404: 13–29.

O'Neill R.V., Gardner R.H., Milne B.T., Turner M.G. & Jackson B. 1991. Heterogeneity and Spatial Hierarchies. In: Kolasa J. & Pickett S.T.A. (eds) *Ecological Heterogeneity*, pp. 85-96. Springer-Verlag, New York.

O'Neill R.V., Krummel J., Gadner R., Sugihara G. et al. 1988. Indices of landscape patterns. *Landscape Ecology*, 1: 153–162.

O'Brien S.T., Hubbell S.P., Spiro P., Condit R. & Foster R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76:1926-1939.

Økland R.H. & Eilertsen O. 1994. Canonical correspondence analysis with variation partitioning: some comments and an application. *Journal of Vegetation Science,* 5: 117-126

Økland R.H. 1999. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *Journal of Vegetation Science,* 10: 131-136.

Oldeman R.A.A. 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoires ORSTOM no. 73: ORSTOM, Paris, 204p.

O'Neill R.V. & King A.W. 1998. Homage to St. Michael; or, why are there so many books on scale? In: Peterson D.L. & V.T. Parker (eds), *Ecological Scale: Theory and Applications*, pp. 3-15. Columbia University Press, New York.

O'Neill R.V., DeAngelis D.L., Waide J.B. & Allen T.F.H. 1986. *A hierarchical concept of eco-systems*. Princeton (NJ): Princeton Univer-sity Press.

Parde J. & Bouchon J. 1988. *Dendrométrie*. 2ème édition, ENGREF Nancy, France, 328p.

Parisien M.A. & Moritz M.A. 2009. Environmental controls on the distribution of wildfire at multiple spatial scales. *Ecological Monographs,* 79: 127–154.

Parr C.L. & Andersen A.N. 2006. Patch mosaic burning for biodiversity conservation: a critique of the pyrodiversity paradigm. *Conservation Biology,* 20: 1610-1619.

Parr C.L. & Brockett B.H. 1999. Patch-mosaic burning: a new paradigm for savanna fire management in protected areas? *Koedoe,* 42: 117-130.

Parresol B.R. 1992. Baldcypress height–diameter equations and their confidence intervals. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1429–1434.

Pausas J. G. & Keeley J. E. 2009. A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience,* 59: 593–601.

Pausas J.G., Bradstock R.A., Keith D.A., Keely J.E. & the GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) Fire Network 2004. Plant functional traits in relation to fi re in crown-fi re ecosystems. *Ecology,* 85: 1085–1100.

Pélissier R. 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala - Ghâts occidentaux de l'Inde)*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon, France, 236 p.

Pélissier R., Couteron P., Dray S. & Sabatier D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements: Two strategies for species occurrence data. *Ecology,* 84: 242-251.

Pereira J.M.C. 2003. Remote sensing of burned areas in tropical savannas. *International Journal of Wildland Fire*, 12: 259-270.

Peterson D.W. & Reich P.B. 2001. Prescribed fire in oak savanna: fire frequency effects on stand structure and dynamics. *Ecological Applications,* 11: 914–927.

Peterson G, Allen CR, & Holling CS. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1 : 6-18.

Petraitis P.S., Latham R.E. & Niesenbaum R.A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, 64 : 393-418.

Picard N. & Bar-Hen A. 2002. La corrélation spatiale entre la surface terrière des arbres et leur accroissement est-elle un bon indicateur de la compétition? *Annals of Forest Science*, 59: 41-51.

Pickett S.T.A. & White P.S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando, 472 pp.

Plummer S., Arino O., Simon M. & Steffen W. 2006. Establishing a earth observation product service for the terrestrial carbon community: the GLOBCARBON initiative. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11: 97-111.

Poché R.M. 1975. The bats of National Park W, Niger, Africa. *Mammalia*, 39: 39-50.

Poilecot P. 1991. *Un écosystème de savane soudanienne : le Parc National de la Comoé (Côte-d'Ivoire)*. Unesco, Paris. 346 p.

Power M.J., Marlon J., Ortiz N., Bartlein P.J. et al. 2008. Changes in fire regimes since the Last Glacial Maximum: An assessment based on a global synthesis and analysis of charcoal data. *Climate Dynamics*, 30: 887–907.

Pratt D.J., Greenway P.J. & Gwynne M.D. 1966. A Classification of East African Rangeland, with an Appendix on Terminology. *Journal of Applied Ecology,* 3: 369-382.

Pyne S. J. 2001 *Fire: A Brief History*. Seattle, WA: University of Washington Press.

Quintano C., Fernandez-Manso A., Fernandez-Manso O. & Shi-mabukuro Y.E. 2006. Mapping burned areas in mediterranean countries using spectral mixture analysis from a uni-temporal perspective. *International Journal of Remote Sensing,* 27 : 645-662.

Rabeil T. 2003. *Distribution potentielle des grands mammifères dans le Parc du W au Niger*. Thèse de Doctorat, Université VII, Paris, 463 p.

Rattray J.M. 1960. The grass cover of Africa. FAO Agriculture Studies, 49. 168 p.

Raunkiaer C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon, Oxford

Reich P. B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M. et al. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science*, 164: 143-164.

Rennó C. D., Nobre A. D., Cuartas L. A., Soares J. V. et al. 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment*, 112: 3469–3481.

Reynolds J.F., Maestre F.T., Kemp P.R., Stafford-Smith D.M. & Lambin E. 2007. Natural and human dimensions of land degradation in drylands: Causes and Consequences. In: Canadell J.G., Pataki D.E. & Pitelka L.F. (eds), *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, pp. 247-257. Berlin Heidelberg (Germany): Springer

Ricotta C., Avena G. & Chiarucci A. 2002. An index of divergence from species to life-form diversity based on the notion of intrinsic diversity ordering. *Plant Ecology*, 165: 217-222.

Rietkerk M. & J. van de Koppel 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 169-175.

Rietkerk M., Boerlijst M.C., van Langevelde F., HilleRisLambers R. et al. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *American Naturalist,* 160: 524-530.

Ripley B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society,* B 39: 172-212.

Risser P.G., Karr J.R. & Forman R.T.T. 1984. Landscape ecology: directions and approaches. Special Publ. No. 2, Ill. Natural Hist. Surv., Champaign.

Rodriguez E., Morris C.S. & Belz J.E. 2006. A global assessment of the SRTM performance. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing,* 72: 249-260.

Rogan J. & Chen D.M. 2004. Remote sensing technology for mapping and monitoring land-cover and land-use change. *Progress in Planning*, 61: 301-325.

Rollins M.G., Keane R.E. & Parsons R.A. 2004. Mapping fuels and fire regimes using remote sensing, ecosystem simulation, and gradient modeling. *Ecological Applications*, 14: 75-95.

Roy D. P. & Boschetti L. 2009. Southern Africa Validation of the MODIS, L3JRC and GlobCarbon Burned-Area Products. *IEEE Transations on Geoscience and Remote Sensing*, 47: 1032–1044

Roy D. P., Ju J., Lewis P., Schaaf C., Gao F., Hansen M. & Lindquist E. 2008. Multi-temporal MODIS–Landsat data fusion for relative radiometric normalization, gap filling, and prediction of Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 112: 3112–3130.

Roy D.P. & Landmann T. 2005. Characterizing the surface heterogeneity of fire effects using multi-temporal reflective wavelength data. *International Journal of Remote Sensing*, 26: 4197–4218

Roy D.P., Boschetti L., Justice C.O. & Ju J. 2008. The Collection 5 MODIS Burned Area Product - Global Evaluation by Comparison with the MODIS Active Fire Product. *Remote sensing of environment*, 112: 3690-3707.

Roy D.P., Giglio L., Kendall J.D. & Justice C.O. 1999. Multi-temporal active-fire based burn scar detection algorithm. *International Journal of Remote Sensing,* 20: 1031- 1038.

Roy D.P., Jin Y., Lewis P.E. & Justice C.O. 2005. Prototyping a global algorithm for systematic fire-affected area mapping using MODIS time series data. *Remote Sensing of Environment,* 97: 137-162.

Roy D.P., Lewis P.E. & Justice C.O. 2002. Burned area mapping using multi-temporal moderate spatial resolution data: a bi-directional reflectance model-based expectation approach. *Remote sensing of environment, 83*, 263–286.

Russell-Smith J., Lucas D., Gapindi M., Gunbunuka B. et al. 1997. Aboriginal resource utilization and fire management practice in western Arnhem Land, monsoonal northern Australia: notes for prehistory, lessons for the future. *Human Ecology*, 25: 159-195.

Russell-Smith J., Yates C., Edwards A., Cook G.D. et al. 2003. Contemporary fire regimes of northern Australia, 1997–2001: change since Aboriginal occupancy, challenges for sustainable development. *International Journal of Wildland Fire,* 12: 283–297.

Ryan K.C. 2002. Dynamic interactions between forest structure and fi re behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica*, 36: 13–39.

Ryniker K. A., Bush J. K. & Van Aukenal O.W. 2006. Structure of Quercus gambelii communities in the Lincoln National Forest, New Mexico, USA. *Forest Ecology and Management*, 233: 69-77.

Saadou M. 1990. *La végétation des milieux drainés nigériens à l'est du fleuve Niger*. Thèse de Doctorat, Université de Niamey, Niamey, 393 p.

Salvador R., Valeriano J., Pons X. & Diaz-Delgado R. 2000. A semiautomatic methodology to detect fire scars in shrubs and evergreen forest with Landsat MSS time series. *International Journal of Remote Sensing,* 21: 655–671.

Sankaran M., Hanan N.P., Scholes R.J., Ratnam J. et al. 2005, Determinants of woody cover in African savannas. *Nature,* 438, 846-849.

Sankaran M., Ratnam J. & Hanan N. P. 2004. Tree grass coexistence in savannas revisited - insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecological Letters*, 7: 480-490.

Saunders D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation - a Review. *Conservation Biology,* 5: 18-32.

Savadogo P., Sawadogo L. & Tiveau D. 2007. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 118: 80-92.

Sawadogo L. 2009. *Influence des facteurs anthropiques sur la dynamique de la vegetation des forêts classées de Laba et de Tiogo en zone soudanienne du Burkina Faso*. Thèse de doctorat, Université de Ouagadougou, Ouagadougou, 197 p.

Scheffer M. & Carpenter S. R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 648-656.

Schenk H. J., Holzapfel C., Hamilton J.G. & Mahall B.E. 2003. Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates. *Journal of Ecology*, 91: 383-395.

Schermann N. & Baudry J. 2002. Analyse descriptive multi-échelle de la structure d'un paysage: Application à la mosaïque d'occupation du sol d'un territoire agricole dans le bocage breton. *Revue Internationale de Géomatique*, 12 : 1-18.

Scherrer B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Boucherville, Quebec, 850 p.

Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huenneke F.L. et al. 2005. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, New series 247 (4946): 1043-1048.

Scholes R.J. & Archer S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematic,* 28: 517-544.

Scholes R.J. & Walker B.H 1993. *An African savanna: Synthesis of the Nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 360 p.

Schowengerdt R.A. 2007. *Remote sensing: models and methods for image processing*. Elsevier/Academic Press, Oxford.

Schroder B. & Seppelt R. 2006. Analysis of pattern-process interactions based on landscape models--Overview, general concepts, and methodological issues. *Ecological Modeling*, 199: 505-516

Schröder B. 2006. Pattern, process, and function in landscape ecology and catchment hydrology - how can quantitative landscape ecology support predictions in ungauged basins? *Hydrology and Earth System Sciences*, 10: 967-979.

Schüle W 1990. Landscapes and climate in pre-history: interaction of wildlife, man, and fire. In: Goldammer J.G. (ed.) *Fire in the tropical biota*: *ecosystem processes and global challenges*, pp. 273-318. Springer Verlag, Berlin.

Scott A. C. 2000. The Pre-Quaternary history of fire. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 164: 281–329.

Scott A.C. & Glasspool I.J. 2006. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 10861–10865.

Sefe F., Ringrose S. & Matheson W. 1996. Desertification in north-central Botswana: causes, processes and impacts. *Journal of Soil and Water Conservation*, 51: 241-248.

Seghieri J. & Galle S. 1999. Run-on contribution to a sahelian two-phase mosaic system: soil water regime and vegetation life cycles. *Acta Oecologica*, 20: 209-217

Setterfield S.A. 2002. Seedling establishment in an Australian tropical savanna: effects of seed supply, soil disturbance and fire. *Journal of Applied Ecology*, 39: 949–959.

Shannon C.E. & Weaver W. 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press.

Shorrocks B 2007. The Biology of African Savannahs. Oxford University Press, Oxford, 268 p.

Sileshi G.W., Arshad M.A., Konate S. & Nkunika P.O.Y. 2010. Termite-induced heterogeneity in African savanna vegetation: mechanisms and patterns. *Journal of Vegetation Science*, 21: 923-937.

Silva J. 2005. Comparison of burned area estimates derived from SPOT-VEGETATION and Landsat ETM data in Africa: Influence of spatial pattern and vegetation type. *Remote sensing of environment*, 96: 188-201.

Silva J., Sa A.C.L. & Pereira J.M.C. 2005. Comparison of burned area estimates derived from SPOT-VEGETATION and Landsat ETM data in Africa: Influence of spatial pattern and vegetation type. *Remote sensing of environment*, 96: 188-201.

Silva J.F. 1996. Biodiversity and stability in tropical savannas In: Solbrig O.T., Medina E. & Silva J.F. (eds) *Biodiversity and savanna ecosystem processes: a global perspective*, pp 161–174. Springer-Verlag, Berlin.

Silva J.F., Zambrano A. & Fariñas M.R. 2001. Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography*, 28: 977 – 983.

Simon M., Plummer S., Fierens F., Hoelzemann J. J. & Arino O. (2004). Burnt area detection at global scale using ATSR-2: The GLOBSCAR products and their qualification. *Journal of Geophysical Research*, 109 (D14): D14S02.

Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.

Sinsin B., Eyog Matig O., Assogbadjo A.E., Gaoué O.G. & Sinadouwirou T., 2004. Dendrometric characteristics as indicators of pressure of *Afzelia africana* Sm. dynamic changes in trees found in different climatic zones of Benin. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1555–1570.

Skarpe C. 1992. Dynamics of Savanna Ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 3: 293-300.

Skinner C.N. & Chang C., 1996. Fire regimes, past and present. In: *Sierra Nevada Ecosystem Project: Final report to Congress, vol. II: Assessments and Scientific Basis for Management Options*. Centers for Water and Wildland Resources, University of California, Davis, Water Resources Center Report No. 37, pp. 1041-1069.

Smith B. & Wilson J. B. 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. *Oikos*, 76: 70-82.

Smith E.P. & Van Belle G. (1984). Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40 : 119-129.

Smith M.D., Wilcox J.C., Kelly T. & Knapp A.K. 2004. Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos*, 106: 253-262.

Soberon M. & Llorente J.B. 1993. The use of species-accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.

Song H., Yu Q., Shang K.K., Yang T. & Da L.J. 2011. The spatio-temporal pattern of historical disturbances of an evergreen broadleaved forest in East China: a dendrological analysis. *Plant Ecology*, 212: 1313-1325.

Southey D. 2009. *Wildfires in the Cape Floristic Region: Exploring vegetation and weather as drivers of fire frequency*. Master dissertation, University of Cape Town, South Africa.

Spencer C.N., Gabel K.O. & Hauer F.R. 2003. Wildfire effects on stream food webs and nutrient dynamics in Glacier National Park, USA. *Forest Ecology and Management,* 178: 141–153.

Stauffer D. 1985. *Introduction to percolation theory*. Taylor and Francis Publishers, London.

Staver A. C., Bond W. J., Stock W. D., van Rensburg S. J. & Waldram M. S. 2009. Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications*, 19: 1909-1919

Steiger J. 1995. SEPATH structural equation modeling. *Statistica, 3:* 3539-3689.

Steiger J. 1999. *STATISTICA power analysis.* StatSoft. Tulsa, Oklahoma, US.

Strahler A. H., Woodcock, C. E. & Smith J. A. 1986. On the nature of models in remote sensing. *Remote sensing of environment*, 20:121-139.

Stroppiana D., Pinnock S., Pereira J.M.C. & Grégoire J.-M. 2002. Radiometric analysis of SPOT-VEGETATION images for burnt area detection in Northern Australia. *Remote Sensing of Environment*, 82: 21-37.

Swaine M.D., Hawthornen W.D. & Orgle T.K. 1992. Effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica,* 24: 166-172.

Tansey K., Gregoire J –M., Stroppiana D. , Sousa A., Silva J. et al. 2004. Vegetation burning in the year2000: global burned area estimates from SPOT VEGETATION data. *Journal of Geophysical Research*, 109, D14S03.

Tansey K., Grégoire J.-M., Defourny P., Leigh R., Pekel J. F., van Bogaert E. et al. 2008. A new, global, multi-annual (2000–2007) burnt area product at 1 km resolution and daily intervals. *Geophysical Research Letters*, 35, L01401.

Tansley A.G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology*, 16: 284-307.

Taylor A. H. & Skinner C. N. 1998. Fire history and landscape dynamics in a late-successional reserve, Klamath Mountains, California, USA. *Forest Ecology and Management*, 111: 285-301.

Teissier G. 1948. La Relation d'Allométrie : sa Signification Statistique et Biologique. *Biometrics*, 4: 14-53.

ter Braak C.J.F. & Smilaeur P. 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide*: Software for canonical community Ordination (Version 4.5) Ithaca, New York.

ter Braak C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.

ter Braak C.J.F. 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Ecoscience*, 1: 127-140.

Thioulouse J. & Chessel D. 1992. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, 73: 670-680.

Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S. & Olivier J.M. 1997. ADE 4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7: 75-83

Thonicke K., Venevsky S., Sitch S. & Cramer W. 2001. The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a dynamic global vegetation model. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 661-677.

Tilman D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58: 3-15.

Tirado R. & Pugnaire F. I. 2003. Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia*, 136: 296-301.

Tongway D. J. & Ludwig J. A. 1997. The conservation of water and nutrients within landscapes. In: Ludwig J.A., Tongway D.J., Freudenberger D.O., Noble J.C. &

Hodgkinson K.C. (eds) *Lanscape ecology, function and management : principles from Australia's rangelands*, pp. 13-22. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia.

Toutain B., Compaore A., Ouadba J.M., Kagone H. & Diallo S. 2001. *Mission d'appui scientifique « transhumance »*. Rapport provisoire de mission, 11-31 mai 2001. Montpellier : Cirad-Emvt, Cirad-Emvt n° 01-43. 74 p.

Trigg S. & Flasse S. 2000. Characterizing the spectral-temporal response of burned savannah using in situ spectroradiometry and infrared thermometry. *International Journal of Remote Sensing*, 21: 3161-3168.

Trollope W.S.W. 1982. Ecological effects of fire in South African savannas. In: Huntley B.J. & Walker B.H. (eds.) *Ecology of Tropical Savannas*, pp. 292–306. Springer-Verlag: New York.

Trollope W.S.W., Trollope L.A. & Hartnett D.C. 2002. Fire behavior: a key factor in the fire ecology of African grasslands and savannas. In: *IV International Conference on Forest Fire Research / Wildland Fire Safety Summit*. pp. 1–15. Millpress, Rotterdam, the Netherlands.

Turner M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 20: 171-197.

Turner M.D. 1999. No space for participation: pastoralist narratives and the etiology of park-herder conflict in southeastern Niger. *Land Degradation & Development*, 10: 345-363.

Turner M.G., Gardner R.H. & O'Neill R.V. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. New York: Springer-Verlag. 401 pp.

Turner M.G., O'Neill R.V., Gardner R. H. & Milne B. T. 1989. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 3: 153-162.

Turner M.G., Romme W.H., Gardner R.H., O'Neill R.V. & Kratz T.K. 1993. A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology*, 8: 213-227.

Ullman J.B. 1996. Structural equation modeling In: Tabachnick B.G. & Fidell L.S. (eds) *Using Multivariate Statistics*, 3rd Edition, pp. 709-819. Harper Collins College Publishers, New York.

UNESCO Standing Comittee on Classification and Mapping Vegetation on a world scale, 1969. A framework for a classification of world vegetation. Rep. Meet. At washington, Seattje, August 1969. UNESCO Mimeographed doc. SC/WS/269. 26p.

Urban D.L., O'Neill R.V. & Shugart Jr.H.H. 1987. Landscape ecology: A hierarchical perspective can help scientist understand spatial patterns. *BioScience*, 37:119-127.

van der Maarel E. 2005). Vegetation ecology- an overview. In van der Maarel E.(ed) *Vegetation Ecology*, pp. 1-51. Blackwell Publishing.

van der Werf G.R., Randerson J.T., Giglio L., Gobron N. & Dolman A.J. 2008. Climate controls on the variability of fires in the tropics and subtropics. Global Biochemical Cycles, 22, GB3028.

van Langevelde F., van de Vijver C.A.D.M., Kumar L., van de Koppel J. *et al.* 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84: 337-350.

van Wilgen B.W., Biggs H.C., O'regan S.P. & Marè N. 2000. A fire history of the savanna ecosystems in the Kruger National Park, South Africa, between 1941 and 1996. *South African Journal of Science*, 96: 167-178.

van Wilgen B.W., Everson C.S. & Trollope W.S.W. 1990. Fire management in Southern Africa: some examples of current objectives, practices, and problems. In: Goldammer, J. (ed.) *Fire in the tropical biota: Ecosystem processes and global changes*. Ecological studies 84, pp. 179-215. Springer Verlag, Berlin.

van Wilgen B.W., Trollope W.S.W., Biggs H.C., Potgieter A.L.F. & Brockett B.H. 2003. Fire as a driver of ecosystem variability. In: Du Toit, J.T., Rogers, K.H. & Biggs, H.C. (eds.) *The Kruger experience: ecology and management of savanna heterogeneity*, pp.149-170. Island Press, Washington DC, US.

Verlinden A. & Laamanen R. 2006. Long term fire scar monitoring with remote sensing in northern Namibia: relations between fire frequency, rainfall, land cover, fire management and trees. *Environment Monitoring and Assessment*, 112: 231-253.

Vermote E.F., Kotchenova S.Y. & Ray J.P. 2008. *MODIS Land Surface Reflectance Science ComputingFacility, User Guide Version 1.2* [en ligne]. Disponible auprès de http://modis-sr.ltdri.org/products/MOD09_UserGuide_v1_3.pdf (consulté le 20 octobre 2011).

Vigilante T. & Bowman D.M.J.S. 2004. Effects of fire history on the structure and floristic composition of woody vegetation around Kalumburu, North Kimberley, Australia: a landscape-scale natural experiment. *Australian Journal of Botany*, 52: 381–404.

Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E.A., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E 2007. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos*, 116: 882-892.

Vogel M. & Strohbach M. 2009. Monitoring of Savanna degradation in Namibia using landsat TM/ETM+ data. International Geosciences and Remote Sensing (IGARSS) Cape Town, South Africa, 13-17 July, 2009. http://hdl.handle.net/10204/3574.

Von Holle B., Delcourt H.R. & Simberloff D. 2003. The Importance of Biological Inertia in Plant Community Resistance to Invasion. *Journal of Vegetation Science,* 14: 425-432.

Wald L. 1999, Some terms of reference in data fusion. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 37: 1190-1193.

Walker B.H. & Noy-Meir I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In : Huntley J.B. & Walker B.H. (eds) *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin.

Walker B.H. 1987. *Determinants of tropical savannas*. Oxford, UK: IRL. 156 p.

Walker B.H. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 9: 9-15.

Walker J. & Peet R. K. 1984. Composition and Species Diversity of Pine-Wiregrass Savannas of the Green Swamp, North Carolina. *Vegetatio*, 55: 163-179.

Walter H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.

Walters M., Midgley J.J. & Somers M.J. 2004. Effects of fire and fire intensity on the germination and establishment of *Acacia karroo, Acacia nilotica, Acacia luederitzii* and *Dichrostachys cinerea* in the field. *BioMed Central Ecology,* 4 (3).

Wardell D.A., Nielsen T.T., Rasmussen K. & Mbow C. 2004. Fire history, fire regimes and fire management in West Africa : an overview. *In :* Goldammer J. G. & de Ronde C. (eds) *Wildland Fire Management Handbook for Sub-Sahara Africa*, pp. 350-381. One World Books, Freiburg, Allemagne.

Warton D. I., Wright I. J., Flaster D.S. & Westoby M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, **81**: 259-291.

Weber M.G. & Flannigan M.D. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Environment Review*, 5: 145-166.

Weibull W. 1951. A statistical distribution function of wide applicability. *Journal of Applied Mechanics -Transactions ASME,* 18: 293–297.

Whelan R.J. 1995. *The Ecology of Fire*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

White F. 1983. The vegetation map of Africa - A description memoire accompany the UNESCO/AETFAT/ UNSO Vegetation Map of Africa. *Natural Resources Research,* 20. UNESCO, Paris, 356 p.

White P.S. & Pickett S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics. *Biological conservation*, 13: 27-37.

Whitlock C., Higuera P.E., McWethy D.B. & Briles C.E. 2010. Paleoecological Perspectives on Fire Ecology: Revisiting the Fire-Regime concept. *The Open Ecology Journal,* 3: 6-23.

Whittaker R.H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Journal of Evolutionary Biology*, 10: 1-67.

Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.

Wickham J.D., O'Neill R.V. & Jones K.B., 2000. Forest fragmentation as an economic indicator. *Landscape Ecology*, 15: 171–179.

Wiegand K., Saltz D. & Ward D. 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment – Insights from an arid-savanna. *Perspectives Plant Ecology and Systematic*, 7: 229-242.

Wiens J.A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology,* 3: 385-397.

Wigley B.J., Cramer M.D. & Bond W.J. 2009. Sapling Survival in a Frequently Burnt Savanna: Mobilisation of Carbon Reserves in Acacia karroo. *Plant Ecology*, 203: 1-11.

Williams B. K. 1983. Some Observations of the Use of Discriminant Analysis in Ecology. *Ecology*, 64: 1283-1291.

Williams R.J., Cook G.D., Gill A.M. & Moore P.H.R. 1999. Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 24: 50-59.

Williams R.J., Woinarski C.J.Z. & Andersen A.N. 2003: Fire experiments in northern Australia: contributions to ecological understanding and biodiversity conservation in tropical savannas. *International Journal of Wildland Fire,* 12: 391–402.

Wolda H. 1981. Similarity Indices, Sample Size and Diversity. *Oecologia*, 50: 296-302.

Woodward S.L. 2008. *Grassland Biomes*. Greenwood Press, London, UK.

Woodward F. I. & Cramer W. 1996. Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7: 306-308.

Wu H. & Li Z.-L. 2009. Scale issues in remote sensing: A review on analysis, processing and modeling. *Sensors*, 9: 1768-1793.

Wu J. & David J. L. 2002. A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: theory and applications. *Ecological Modeling*, 153: 7-26.

Wu J. & Li H. 2006. Concepts of scale and scaling. In: Wu J., Jones K.B., Li H. & Loucks O.L. (eds) *Scaling and uncertainty analysis in ecology: methods and applications*, p. 3-15. Springer, Dordrecht, Netherlands.

Wu J. 1999. Hierarchy and scaling: Extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 25: 367–380.

Wu J. 2004. Effects of changing scale in landscape pattern analysis: scaling relations. *Landscape Ecology*, 19:125–138.

Zehm A., Nobis M. & Schwabe A. 2003. Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. *Flora*, 198: 142-160.

Zida D., Sawadogo L., Tigabu M., Tiveau D. & Oden P.C. 2007. Dynamics of sapling population in savanna woodlands of Burkina Faso subjected to grazing, early fire and selective tree cutting for a decade. *Forest Ecology and Management*, 243: 102–115.

ANNEXES

Annexe 1. Caractéristiques de quelques capteurs en télédétection optique dont les données sont couramment utilisées dans diverses études du phénomène du feu. VIS (0,40 – 0,75); PIR (0,75 - 1,3); IRCL (1,3 – 3,0); IRM (3,0 – 6,0); IRT (6,0 -15,0) (*Source: BEOP - Belgian Earth Observation Platform*. Site web: http://eo.belspo.be/Directory/Sensors.aspx, consulté le 10/06/2012).

Satellite (Site web)	Capteurs	Résolution spatiale (m)	Résolution temporelle	Date de lancement	Orbite (altitude en km) Fauchée (km)	Références
NOAA (http://www.class.ncdc.noaa.gov/)	AVHRR	500 - 1000	journalier	1979	Polaire, Héliosynchrone (833 – 870 km) 2940 km	Kaufman et al. 1990, Barbosa et al. 1999, Kant et al. 2000
SPOT (http://www.spot-vegetation.com/)	VEGETATION	1000	5 – 26 jours	1998	Polaire, Circulaire, Héliosynchrone (822) 60 – 80	Stroppiana et al. 2002, Grégoire et al. 2003
	HRV/HRVIR/XS	10 - 20				
	HRG/HRS	2,5 - 5				
ENVISAT (http://envisat.esa.int/)	AATSR/MERIS	300 - 1000	2 jours	2002	Circulaire, Héliosynchrone (790) 500 – 1150	Arino et al. 2001, Huang et Siegert 2004
EOS Terra/Aqua (http://www.gsfc.nasa.gov/)	MODIS	250 ; 500 et 1000	4/jour	2000	Circulaire, Héliosynchrone (705) 2330	Kaufman et Justice 1998, Roy et al. 2008, Devineau et al. 2010
	ASTER	15	16 jours	2000	Circulaire, Héliosynchrone (705) 60	Morisette et al. 2005, Giglio et al. 2008
Landsat (http://landsat.gsfc.nasa.gov/)	TM/ETM+	15 - 30	16	1984	Polaire, Héliosynchrone (705) 185	Pereira 1993, Silva et al. 2005, Roy et Boschetti 2009,
IRS P6 (http://www.isro.org/)	LISS-3 et 4	5 – 71	22 – 24 jours	2003	Héliosynchrone (817) 141	Venkataraman et al. 2006, Prasad et al. 2008
ALOS (http://www.satimagingcorp.com/)	AVNIR-2	1 - 10	Journalier	2006	Circulaire, Héliosynchrone (692) 70	Corbane et al. 2011 Bernhard et al. 2011
TRMM (http://trmm.gsfc.nasa.gov/)	VIRS	2400	1 – 2 heures	1997	Héliosynchrone (403) 833	Giglio et al. 2000 Cochrane 2003 Van der Werf et al. 2006
METEOSAT (http://www.eumetsat.int/)	SEVIRI	2500 - 5000	15 mn	1977	Géostationnaire (42000)	Roberts et Wooster 2008
ERS (https://earth.esa.int/)	SAR/ATSR IRR	1000	Journalier	1991	Polaire, Héliosynchrone (780) 500	Siegert et Hoffmann 2000, Wooster et al. 2000, Arino et al. 2012

Annexe 2. Exemple de quelques produits de feu actuellement disponibles.

Type de produit	Nom du produit	Période de détection (Résolution spatiale/temporelle)	Satellite-*Capteur* Résolution spatiale/temporelle	Couverture au sol	Périoded'opération	Source	Reférences
Feuxactifs	IGBP-GFP	Jour (1 km/Journalière et décadaire)	NOAA-*AVHRR* 1 km/Journalière	Globale	1992 à 1993	JRC http://www-tem.jrc.it/	Dwyer *et al.* 2000
	World Fire Atlas (WFA - algo1/Algo2)	Nuit (1 km/Journalière)	ERS2-*ATSR2* ENVISAT-*AATSR* 1 km/Journalière	Globale	Depuis 1995	ESA http://dup.esrin.esa.int/ionia/wfa/	Mota *et al.* 2005
	TRMM	Jour et Nuit (20 km/Mensuelle)	TRMM-*VIRS* 2 km/Journalière	40°N et 40°S	Depuis 1998	NASA http://earthobservatory.nasa.gov/	Giglio*et. al.* 2000
	MODIS Active Fire	Jour et Nuit (1km/journalière)	AQUA,TERRA-*MODIS* 1 km/Journalière	Globale	Depuis 2001	NASA MODIS team http://rapidfire.sci.gsfc.nasa.gov/	Giglio et al. 2003
	Active Fire Monitoring (FIR)	Jour et Nuit (3 km/15 mn)	METEOSAT MSG-*SEVIRI*	Afrique Europe	Depuis 1997	www.eumetsat.int/	Sfakis et al. 2011
Surfacesbrûlées	GBS (Global Burnt Surface)	(8 km /hebdomadaire)	NOAA-*AVHRR* 5 km/ Journalière	Globale	1982 à 1999	JRC http://www.gvm.jrc.it/	Carmona-Moreno *et al.*, 2005
	Global Burnt Areas (L3JRC)	1 km/Journalière	SPOT VGT 1 km /Journalière	Globale	2000 à 2007	JRC UCL, Leicester, TRI www-tem.jrc.it/	Tansey et al. 2008
	GBA2000	(1 km/Mensuelle)	SPOT-*VGT* 1 km /Journalière	Globale	1999 à 2000	JRC http://www.gvm.jrc.it/	Grégoire et al. 2003, Tansey et *al.* 2004
	GLOBSCAR	(1 km/Mensuelle)	ERS-*AATSR* 1 km /Journalière	Globale	Depuis 2000	ESA http://shark1.esrin.esa.it/iona	Simon *et al.*, 2004
	GLOBCARBON	(8 km/Mensuelle)	ERS ENVISAT SPOT - *ATSR, AATSR, MERIS-VGT* 1 km/Journalière	Globale	1998 à 2003	ESA http://dup.esrin.esa.it/	Plummer et al. 2006
	VGT4Africa	(1 km/Décadaire)	SPOT-*Vegetation* 1 km/Journalière	Afrique	Depuis 2005	JRC http://www-gvm.jrc.it/	Grégoire et al. 2003; Tansey et al. 2004
	MODIS Burned Area	(500 m/Mensuelle)	TERRA AQUA-MODIS 500 m/Journalière	Globale	Depuis 2000	NASA http://modis-fire.umd.edu/	Roy et al. 2005

Annexe 3. Liste floristique de la végétation ligneuse des savanes semi-arides soumises aux feux dans le Parc National du W du Niger. GC = affinité Guinéo-congolaise, SZ = affinité Soudano-zambézienne, Sah.S = affinité Saharo-sindienne; A= espèce africaine; AM= espèce afro-malgache; Pal = espèce paléotropicale; Pan = espèce pantropicale; TB = Types biologique; MP = microphanérophyte; L = liane; MSP = mésophanérophyte; NP = nanophanérophyte.

	Espèce	Famille	Chorologie		TB
			Monde	Afrique	
1	*Lannea acida* A. Rich.	Anacardiaceae	A	GC-SZ	MP
2	*Lannea microcarpa* Engl. & K. Krauze	Anacardiaceae	A	SZ	MP
3	*Ozoroa insignis* Delile	Anacardiaceae	A	SZ	MP
4	*Sclerocarya birrea* (A.Rich.) Hochst	Anacardiaceae	AM	GC-SZ	MP
5	*Annona senegalensis* Pers.	Annonaceae	A	SZ	NP
6	*Hexalobus monopetalus* (A. Rich.) Engl. & Diels var. *monopetalus*	Annonaceae	A	SZ	MP
7	*Leptadenia hastata* (Pers.) Decne	Apocynaceae	A	SZ-Sah.S	LMP
8	*Kigelia africana* (Lam.) Benth.	Bignoniaceae	Pan	GC-SZ	MsP
9	*Stereospermum kunthianum* Cham.	Bignoniaceae	A	SZ	MP
10	*Commiphora africana* (A. Rich.) Engl.	Burseraceae	A	SZ-Sah.S	MP
11	*Boscia angustifolia* A. Rich.	Capparaceae	A	SZ	MP
12	*Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. ex Poiret	Capparaceae	A	SZ-Sah.S	MP
13	*Cadaba farinosa* Forssk.	Capparaceae	Pal	SZ-Sah.S	MP
14	*Capparis sepiaria* var. *fisheri* (Pax) DeWolf	Capparaceae	Pal	SZ	MP
15	*Capparis tomentosa* Lam.	Capparaceae	A	SZ	MP
16	*Maerua angolensis* DC. subsp. *angolensis*	Capparaceae	A	GC-SZ	MP
17	*Maerua crassifolia* Forssk.	Capparaceae	A	SZ-SahS	MP
18	*Loeseneriella africana* (Willd.) N. Hallé var. *africana*	Celastraceae	Pal	GC-SZ	LMP
19	*Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell.	Celastraceae	AM	GC-SZ	NP
20	*Parinari curatellifolia* Planch. ex Banth.	Chrysobalanaceae	AM	GC-SZ	MP
21	*Anogeissus leiocarpa* (DC.) Guill. et Perr.	Combretaceae	A	SZ-Sah.S	MP
22	*Combretum aculeatum* Vent.	Combretaceae	A	SZ-SahS	MP
23	*Combretum collinum* Fresen. subsp. *collinum*	Combretaceae	A	SZ	MP
24	*Combretum adenogonium* Steud. ex A.Rich.	Combretaceae	Pal	SZ	MP
25	*Combretum glutinosum* Perr. ex DC.	Combretaceae	A	SZ-Sah.S	MP
26	*Combretum micranthum* G. Don.	Combretaceae	A	SZ	MP
27	*Combretum molle* R. Br.ex G. Don.	Combretaceae	A	SZ	MP
28	*Combretum nigricans* Lepr.ex Guill & Perr.	Combretaceae	A	SZ	MP
29	*Guiera senegalensis* J.F.Gmel.	Combretaceae	A	SZ	MP
30	*Pteleopsis suberosa* Engl. et Diels.	Combretaceae	A	SZ	MP
31	*Terminalia avicennioides* Guill. et Perr.	Combretaceae	A	SZ	MP
32	*Diospyros mespiliformis* Hochst.ex A.DC.	Ebenaceae	A	GC-SZ	MP
33	*Acacia ataxacantha* DC.	Fabaceae	A	SZ	LMP
34	*Acacia erythrocalyx* Brenan	Fabaceae	A	GC-SZ	LMP

35	*Acacia macrostachya* DC.	Fabaceae	A	SZ	MP
36	*Acacia sieberiana* DC.	Fabaceae	A	SZ	MP
37	*Afzelia africana* Pers.	Fabaceae	A	GC-SZ	MSP
38	*Albizia chevalieri* Harms	Fabaceae	A	SZ	MP
39	*Burkea africana* Hook.	Fabaceae	A	SZ	MP
40	*Cassia sieberiana* DC.	Fabaceae	A	GC-SZ	MP
41	*Daniellia oliveri* (Rolf.) Hutch. & Dalz.	Fabaceae	A	GC-SZ	MP
42	*Detarium microcarpum* Guill. & Perr.	Fabaceae	A	SZ	MP
43	*Dichrostachys cinerea* L. Wight & Arn.	Fabaceae	A	GC-SZ-Sah.S	NP
44	*Entada africana* Guill. & Perr.	Fabaceae	A	SZ	MP
45	*Pericopsis laxiflora* (Benth) Meeuwen	Fabaceae	A	GC-SZ	MsP
46	*Philenoptera laxiflora* (Guill. & Perr.) Roberty	Fabaceae	A	GC-SZ	MP
47	*Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst	Fabaceae	A	SZ-Sah.S	MP
48	*Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redhead	Fabaceae	A	GC-SZ	MP
49	*Prosopis africana* (Guill. et Perr.) Taub.	Fabaceae	A	SZ	MsP
50	*Pterocarpus erinaceus* Poir.	Fabaceae	A	SZ	MsP
51	*Bobgunnia madagascariensis* (Desv.) J.H.Kirkbr. & Wiersema	Fabaceae	AM	SZ	MP
52	*Tamarindus indica* L.	Fabaceae	Pan	GC-SZ-Sah.S	MsP
53	*Xeroderris stuhlmannii* (Taub.) Mendonça & E.P.Sousa	Fabaceae	A	SZ	MsP
54	*Vitex doniana* Sweet.	Lamiaceae	A	GC-SZ	MP
55	*Vitex madiensis*Oliv.	Lamiaceae	A	SZ	NP
56	*Strychnos spinosa* Lam.	Loganiaceae	AM	SZ	MP
57	*Strychnos innocua* Del.	Loganiaceae	A	SZ	MP
58	*Bombax costatum* Pell. et Vuill.	Malvaceae	A	SZ	MP
59	*Grewia bicolor* Juss.	Malvaceae	Pal	SZ-Sah.S	MP
60	*Grewia flavescens* Juss.	Malvaceae	Pal	SZ-Sah.S	NP
61	*Sterculia setigera* Del.	Malvaceae	A	SZ	MsP
62	*Bridelia ferruginea* Benth.	Phyllanthaceae	A	GC-SZ	MP
63	*Bridelia scleroneura* Müll. Arg. subsp. *scleroneura*	Phyllanthaceae	A	GC-SZ	MP
64	*Flueggea virosa* (Roxb. ex Willd.) Voigt subsp. *virosa*	Phyllanthaceae	Pal	GC-SZ	MP
65	*Hymenocardia acida* Tul.	Phyllanthaceae	A	GC-SZ	MP
66	*Securidaca longipedunculata* Fresen	Polygalaceae	A	SZ	NP
67	*Ziziphus mauritiana* Lam.	Rhamnaceae	Pan	SZ-Sah.S	MP
68	*Ziziphus mucronata* Willd.	Rhamnaceae	AM	SZ	LMP
69	*Crossopteryx febrifuga* (Afz.ex G.Don.) Benth	Rubiaceae	A	SZ	MP
70	*Feretia apodanthera* Del.	Rubiaceae	A	SZ	NP
71	*Gardenia erubescens* Stapf. et Hutch.	Rubiaceae	A	GC-SZ	NP
72	*Gardenia sokotensis* Hutch.	Rubiaceae	A	SZ	NP
73	*Gardenia ternifolia* Schum. et Thonn.	Rubiaceae	A	GC-SZ	NP
74	*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn.	Sapotaceae	A	SZ	MP
75	*Ximenia americana* L.	Ximeniaceae	Pan	GC-SZ	NP
76	*Balanites aegyptiacus* (L.) Delile	Zygophyllaceae	A	SZ-Sah.S	MP

Annexe 4. Valeurs indicatrices des espèces ligneuses dans les 4 communautés floristiques identifiés selon la similarité floristiques des relevés et des régimes de feu (G1=groupe à non feu ; G2= groupe à feu précoce ; G3= groupe à feu tardif et G4= groupe à feu précoce et tardif). *=p<0,05 ; **=p<0,001 et ***=p<0,0001.

	Groupe floristique	Valeur Indicatrice observée	Valeur indicatrice moyenne estimée par groupe	Ecart type	Significativité
Acacia ataxacantha DC.	G1	13,6	6,6	2,85	*
Acacia erythrocalyx Brenan	G1	23,9	12,2	3,35	**
Boscia angustifolia A. Rich.	G1	43,5	12,1	3,38	***
Combretum micranthum G. Don.	G1	37,4	14,4	3,78	***
Gardenia sokotensis Hutch.	G1	28,4	6,7	2,81	***
Guiera senegalensis J.F.Gmel.	G1	73	28,1	3,61	***
Combretum collinum Fresen.	G2	40,2	27,2	3,02	**
Combretum glutinosum Perr. ex DC.	G2	48,9	27,9	2,36	***
Pteleopsis suberosa Engl. et Diels.	G2	27,1	11,6	3,92	**
Strychnos spinosa Lam.	G2	39,7	20,1	4,05	***
Terminalia avicennioides G. et Perr.	G2	60,5	22,6	5,13	***
Feretia apodanthera Del.	G3	42,7	23,6	3,63	***
Flueggea virosa (Roxb. ex Willd.) Voigt subsp. *virosa*	G3	65,2	22,7	3,89	***
Gardenia ternifolia Schum. et Thonn.	G3	24,7	15,3	3,77	*
Maytenus senegalensis (Lam.) Exell.	G3	40	12	4,06	***
Piliostigma reticulatum (DC.) Hochst	G3	24,3	12,3	3,51	**
Piliostigma thonningii (Schum.) Milne-Redhead	G3	14,7	7,4	2,91	*
Sclerocarya birrea (A.Rich.) Hochst	G3	17,9	11,8	3,17	*
Vitellaria paradoxa C.F. Gaertn.	G3	36,1	10,7	3,78	***
Ziziphus mauritiana lam.	G3	15,5	5,4	2,69	**
Acacia macrostachya DC.	G4	62,1	22,1	3,85	***
Albizia chevalieri Harms	G4	13,9	5,6	2,62	**
Anogeissus leiocarpus (DC.) Guill. et Perr.	G4	40,1	12,5	3,73	***
Boscia senegalensis (Pers.) Lam. ex Poiret	G4	34,2	13,2	3,73	***
Cassia sieberiana DC.	G4	23,1	9,6	3,2	**
Combretum molle R. Br.ex G. Don.	G4	15,4	8,4	3,64	*
Combretum nigricans Lepr.ex Guill & Perr.	G4	52,7	29,8	3,03	***
Crossopteryx febrifuga (Afz.ex G.Don.) Benth	G4	33,7	19,8	4,63	*
Dichrostachys cinerea L. Wight & Arn.	G4	56,5	20,1	4,4	***
Stereospermum kunthianum Cham.	G4	32,1	12	3,38	***
Xeroderris stuhlmannii (Taub.) M. & E.P.Sousa	G4	32,9	12,4	3,99	***