



Modélisation de la dynamique de l'allocation des ressources des plantes face aux incendies : cas des arbres en savane

Kouadio Jean-Philippe Akpoue

► To cite this version:

Kouadio Jean-Philippe Akpoue. Modélisation de la dynamique de l'allocation des ressources des plantes face aux incendies : cas des arbres en savane. Sciences de la Terre. Sorbonne Université, 2021. Français. NNT : 2021SORUS240 . tel-03705124

HAL Id: tel-03705124

<https://theses.hal.science/tel-03705124>

Submitted on 27 Jun 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Sorbonne Université

Ecole doctorale 227 MNHN-UPMC « Sciences de la Nature et de l'Homme :
Évolution et écologie »

THESE de Doctorat

*Préparée à l'Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (UMR7618) /
Equipe Ecologie Intégrative : des Mécanismes aux Services Ecosystémiques "EMS"*

Modélisation de la dynamique de l'allocation des ressources des plantes face aux incendies : *Cas des arbres en savane*

Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement le 25 juin 2021 à Paris

Par **Kouadio Jean-Philippe AKPOUE**

Sous la direction de : Dr Jacques Gignoux (Directeur de recherche CNRS), Directeur de Thèse
Dr Sébastien Barot (Directeur de recherche IRD), Co-directeur de Thèse

Devant le jury : Pr Isabelle DAJOZ, Professeure Université Paris Diderot, Présidente du Jury

Pr Christelle HELY, Directrice d'études Ecole Pratique des Hautes Etudes, Rapporteuse

Dr Pierre COUTERON, Directeur de recherches IRD, Rapporteur

Dr Kouadio Ignace KOUASSI, Maître de conférences Université Nangui Abrogoua
(Abidjan), Examineur

Dr Tanguy DAUFRESNE, Chargé de recherches INRAE, Examineur

Sorbonne Université

Ecole doctorale 227 MNHN-UPMC « Sciences de la Nature et de l'Homme :
Évolution et écologie »

THESE de Doctorat

*Préparée à l'Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (UMR7618) /
Equipe Ecologie Intégrative : des Mécanismes aux Services Ecosystémiques "EMS"*

Modélisation de la dynamique de l'allocation des ressources des plantes face aux incendies : *Cas des arbres en savane*

Spécialité : Ecologie

Présentée et soutenue publiquement le 25 juin 2021 à Paris

Par **Kouadio Jean-Philippe AKPOUE**

Sous la direction de : Dr Jacques Gignoux (Directeur de recherche CNRS), Directeur de Thèse
Dr Sébastien Barot (Directeur de recherche IRD), Co-directeur de Thèse

Devant le jury : Pr Isabelle DAJOZ, Professeure Université Paris Diderot, Présidente du Jury

Pr Christelle HELY, Directrice d'études Ecole Pratique des Hautes Etudes, Rapporteuse

Dr Pierre COUTERON, Directeur de recherches IRD, Rapporteur

Dr Kouadio Ignace KOUASSI, Maître de conférences Université Nangui Abrogoua
(Abidjan), Examineur

Dr Tanguy DAUFRESNE, Chargé de recherches INRAE, Examineur



« Tout homme qui dirige et/ou qui fait quelque chose, a contre lui : ceux qui voudraient faire la même chose, ceux qui font précisément le contraire, et surtout la grande armée des gens d'autant plus sévères qu'ils ne font rien ».

Jules Claretie

« Entre feu souterrain et feu céleste, l'un et l'autre sous la dépendance des dieux, le feu terrestre, qui en procède, ne vit que et ne survit qu'avec le concours des plantes ».

Les plantes et le feu.

A mon père Kouassi Blaise Akpoue et ma mère Amino Plomo

Remerciements

C'est avec plaisir et reconnaissance que j'exprime ici ma gratitude envers tous ceux qui ont permis la réalisation de cette thèse.

Ma thèse a été un moment particulièrement agréable, une belle aventure dans ma vie académique et professionnelle. Mais toutes les belles aventures ont une fin. De nombreuses personnes ont joué un rôle important dans celle-ci, de près ou de loin, tant au niveau professionnel que personnel et je tiens aujourd'hui à les remercier !

Je voudrais tout d'abord remercier **Luc Abbadie**, Ancien Directeur de l'Institut d'Écologie et des Sciences de l'Environnement de Paris (iEESParis), et **Martine Maïbèche** la nouvelle Directrice pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire.

Je tiens à remercier les membres du Jury pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Je remercie chaleureusement **Jacques Gignoux**, mon directeur de thèse pour m'avoir confié ce sujet, pour sa confiance et enfin pour m'avoir donné la liberté (souvent trop) de choisir la direction que je voulais donner à cette thèse. J'aimais beaucoup débarquer dans son bureau sans rendez-vous pour lui poser des questions, il m'a toujours reçu avec le sourire avec une solution à mon problème. Merci encore Jacques.

Je tiens également à remercier immensément **Sébastien Barot**, mon co-directeur. Merci pour sa confiance depuis mon stage de master 2. Merci pour ses nombreux conseils lors de nos nombreuses discussions informelles, ton aide et tes réflexions sur les analyses statistiques et sur les questions de la thèse. Et d'avoir toujours répondu à mes mails, mêmes jusque tard dans la soirée ! Je prenais plaisir à lire tes commentaires sur mes articles, il y avait toujours une touche d'humour même quand j'écrivais des choses pas faciles à comprendre du premier coup.

À **Xavier Raynaud**, merci pour tes précieux conseils sur les analyses statistiques (monsieur R), pour les conseils sur la rédaction d'article et les réponses aux reviewers, les livres que tu m'as donnés et qui m'ont beaucoup aidé dans mes recherches. Merci également pour la mise en place du VPN du Labo qui devait nous permettre de « télétravailler » sans problème depuis la maison pendant et après la crise sanitaire de la covid-19.

Un immense merci à **Jean-Christophe Lata**, mon co-directeur non officiel. Merci pour tes conseils et pour ta disponibilité quand j'avais besoin de toi. C'était toujours très agréable d'échanger avec toi et d'apprendre chaque jour sur vos années passées à Lamto et la vie à Abidjan. Merci de ton aide pour la bibliographie sur Lamto que tu m'as donné dès les premiers jours de la thèse. L'ambiance était superbe en Afrique du Sud lors du colloque, tu n'as cessé de m'encourager jusqu'à ma présentation.

Un grand merci à **Guillaume Simioni** et **Franck Jabot** pour leurs précieux conseils lors de mes comités de thèse. Merci d'avoir pris le temps d'évaluer mon travail et de lui avoir permis d'explorer de nouvelles pistes quand il le fallait.

A **Tristan Charles-Dominique**, un grand merci pour ta disponibilité et pour la mission en Afrique du Sud. Merci pour les Drives dans le somptueux National Park de Kruger (mon premier et mémorable safari), je me souviens encore des barbecues au coucher du soleil. Merci de m'avoir toujours motivé pour le choix des présentations plus longues au lieu de 5 min ou un poster lors des colloques. Merci également de m'avoir aidé à faire mes jolies figures Mr l'architecte.

À **Emmanuelle Gendreau**, merci de ta bienveillance, ta gentillesse et tes conseils sur les plantes bisannuelles et leur phénologie. C'est toujours un plaisir de discuter avec toi !

Un grand merci à **David Carmignac**, sans lui je restais seul au Labo et souvent très tard. Merci d'avoir veillé à ma sécurité en me rappelant de ne jamais rester seul au Labo car cela comportait des risques. Je t'en serai toujours reconnaissant !

Un grand merci à tous les autres membres de **l'équipe des Mécanismes aux Services écosystémiques (EMS)** Yvan, Yoan, Eric et Audrey pour leur sympathie, la bonne humeur et les échanges. Merci pour tous les échanges scientifiques durant les réunions d'équipe et les moments de convivialité.

Merci à mes collègues du bureau **Amara, Alice, Arthur, Marie, Anicet, Fatima et Chloé** et ceux qui ont déjà soutenu **Tharaniya, Fulgence, Issoufou, Raphaël, Catalina, Ludovic, Margot**. J'ai passé d'agréables moments avec vous. Tout cela va beaucoup me manquer. Merci pour tous ces moments d'échanges, de discussions et de rires.

Sarah merci pour ta bienveillance. Merci pour nos échanges pendant les pauses déjeuner, nos rires, ta bonne humeur, tout ça me manque déjà !

À **Clarisse Cocquemont**, je te remercie de m'avoir aidé pour les aspects administratifs depuis mon stage de master 2. Merci pour ta gentillesse au quotidien. Je te souhaite une belle retraite que tu as commencé en 2020.

Merci à **Paola et Catherine** pour votre disponibilité. Vous avez toujours répondu présentes quand j'étais confrontée à certains soucis administratifs. Merci Paola pour avoir tout fait pour notre séjour en Afrique du Sud au Savanna Meeting, merci du fond du cœur.

À **Véronique Marciat**, Carole Bousquet et Johanna Azzi, merci pour votre grande efficacité, votre réactivité et votre organisation les ordres de mission et réservations ! Sans votre aide tout ceci n'aurait pas été possible ! Merci pour votre constante bienveillance et votre sourire au quotidien !

Merci à tous les anciens doctorants arrivés presque au même moment que moi à l'IEEs-Paris pour leur sympathie et joie de vivre : **Romain Honorio, Vincent Zaninotto, Basile Finand, Adam Khalife, Paul Chatelain, Corentin Dourmap, Iry Andrianjara**.

Merci aux nouveaux.elles jeunes chercheur.se.s pour votre joie de vivre et votre disponibilité : **Alice Ardichvili, Marie Belin, Hajar Benmoussa, Samuel Charberet, Thomas Cortier, Fatima El Mekdad, Arthur Faviau, Fatima Garcia Ibarra , Damien Gergonne et Léna Klay**.

Merci à mes amis et particulièrement à **André, Alexis, Christelle, Micael, Emanuel, Cynthia, Cyrille, Wilfried, Landy ; Johanna et Nacer** d'avoir toujours été là pour moi et de m'avoir encouragé et soutenu quand j'en avais besoin.

Un merci spécial à toi **Caroline Lepitre** pour ta disponibilité et ton soutien inestimable dans les moments où j'étais à bout. Merci pour tout !

Merci à mes grandes sœurs **Nina et Valérie** ainsi qu'à mon grand frère Franck-Elysée. Votre soutien a été estimable au cours de cette thèse.

Papa, maman je ne trouve pas les mots pour témoigner ma gratitude envers vous. Je suis le produit de vos conseils et enseignements depuis ma tendre enfance. Vous avez toujours cru en moi, parfois même trop ; vous avez toujours été là pour me soutenir dans mes choix. Vous êtes des parents en diamant et je ne peux que rendre grâce à Dieu de vous avoir comme parents. Je vous aime tellement !

Merci mon Dieu d'avoir veillé sur moi et de m'avoir permis d'arriver jusque-là.

Sommaire

Remerciements	2
Sommaire	6
Table des illustrations	10
Table des tableaux.....	14
Abréviations.....	15
I. Etat de l’art.....	17
A. Les savanes	18
1. Généralités.....	18
1. Fonctionnement	19
a. Disponibilité de l’eau	20
b. Les herbivores.....	21
c. Le feu	21
2. Impact du feu en savane	23
a. Caractéristiques du feu.....	23
b. Impact du feu sur l’écosystème	26
c. Impact du feu au niveau individuel et sur les populations d’arbres	26
B. Le rejet, stratégie d’allocation de ressources dominante des arbres de savane pour la survie au feu.	27
C. Problématique de recherche	28
II. Modélisation de l’allocation de la biomasse des rejets d’arbres dans une savane sujette au feu	34
A. Introduction.....	38
B. Materials and methods	40

1.	Production of new biomass (G).....	41
2.	Respiration costs.....	41
3.	Allocation to reserves.....	43
4.	Allocation to belowground parts	43
5.	Allocation to aboveground parts	43
6.	Simulation experiment	45
Results		46
1.	Effect of the allocation strategies on resprout height	46
2.	Effect of the allocation strategies on the time to reach 2 m.	47
C.	Discussion	50
1.	Which biomass allocations strategies allow resprout escaping the fire trap in fire-prone savannas?.....	50
2.	Are the best allocation strategies the same with and without fire, and seasonality?	54
3.	Does resprout architecture influence the success of allocation strategies?	55
4.	What is the effect of the photosynthesis and translocation rates on the allocation strategies success?	56
D.	Conclusion	57
Acknowledgements		57
III. Est-ce une bonne stratégie pour les rejets de produire plusieurs tiges lors de la repousse ?		63
A.	Introduction.....	67
B.	Materials and methods	68
1.	Model description.....	68

2.	Generalization of the relation between stem and leaf biomasses due to architectural constraints.....	69
3.	Carbon allocation to reserves, belowground and aboveground parts in the new model.....	70
4.	Simulation experiment	71
C.	Results	72
1.	Effect of stem number on resprout maximum height.....	72
2.	Effect of the stem number on leaf biomass production.....	72
D.	Discussion	74
1.	The stem number reduces resprout height growth capacity	74
2.	The increase of stem number influences positively leaf biomass production of resprout.....	75
3.	Is there a good or best allocation strategy between resprout with one stem and those with more than one stem?	76
E.	Conclusion	77
IV.	Modélisation de la dynamique d'une population de rejets dans une savane sujette au feu.....	80
A.	Introduction	84
B.	Materials and methods	85
1.	Model description.....	85
2.	Simulation experiment	89
C.	Results	91
D.	Discussion and Conclusion	95
V.	Discussion, perspectives et conclusion générale	98
A.	Rappel des principaux résultats	99

B.	Sensibilité des résultats du modèle d'allocation aux principaux paramètres	101
C.	Modification de mes résultats par la prise en compte future de l'interaction entre le sol et la plante.....	101
D.	Effets de l'architecture des espèces étudiées sur les stratégies d'allocations.....	103
E.	Comparaison de nos résultats avec les études précédentes	104
F.	Quel impact sur la stabilité de la savane à long terme dans le contexte du changement climatique ?	106
G.	Une utilisation pour quantifier la séquestration du carbone en savane ?	107
H.	Perspectives générales.....	108
1.	Acquisition sur le terrain du taux de photosynthèse et de translocation	108
2.	Intégration des nouveaux modèles d'allocation de biomasse dans les anciens modèles.....	109
A.	Conclusion générale	109
Bibliographie générale		111
Liste des publications		127
Liste des communications.....		127
Résumé:		128
Abstract :.....		129

Table des illustrations

Figure 1 : Carte de la distribution des biomes terrestres. En orange vif nous retrouvons les savanes (Olson et al., 2021)	19
Figure 2 : Distribution de la couverture des arbres en savane en fonction de la pluviométrie en mm (MAP = Mean annual precipitations) (Sankaran et al., 2005)	20
Figure 3 : Mécanismes de coexistence herbes-arbres basés sur les perturbations : le feu et les herbivores (Osborne et al., 2018).	22
Figure 4 : Photo des trois types de feu mentionnés précédemment (Savane de Lamto en Côte d'Ivoire) : le feu précoce (1) brûle lentement avec des flammes basses, une biomasse encore fraîche et une faible intensité. Les feux de mi-saison (2) et tardif (3), de forte intensité, brûlent une biomasse bien sèche et produisent des flammes hautes et spectaculaires (photo de Koffi Kouamé Fulgence) (KOFFI, 2019).	25
Figure 5 : Exemple de rejets avec une tige (ligne 1) et plusieurs tiges (ligne 2), ainsi que des rejets ayant échappés au piège du feu (ligne 3) arrivés à l'âge adulte. (Réalisé en collaboration avec Jacques Gignoux et Tristan Charles Dominique).	32
Figure 6 : Rejet avec une seule tige de nos 3 espèces étudiées.	35
Figure 7 : Conceptual model of resprout biomass allocation where s , r , p , q , GB_l , GB_s , a , b and BP_{max} are respectively the allocation rates to aboveground parts, to belowground parts, to reserves, the rate of biomass lost due to respiration, allocation to leaves, allocation to stem, photosynthesis rate, translocation rate and the maximum reserve that resprout can contains (see text).....	42
Figure 8 : Effect of allocation strategies on the height (m) of 50 yr old for <i>Crossopteryx febrifuga</i> resprout, for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b), without and with fire. x axis: the allocation rates to aerial parts (leaves and stem), y axis: the allocation rates to roots. The first row represents simulation when $b = 0.1$ and the	

second when $b = 0.9$. The first column represents simulation when $a = 2 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ and the second when $a = 3 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$. Because the sum of the three allocation rates is always 1, all strategies lie within the bottom left triangle. Shade levels indicate the height of the resprouting stem after 50 years, from 0 to more than 4 m. 48

Figure 9 : Comparison of the time to reach 2m for *Crossopteryx febrifuga* resprout. Panel and axis description as in figure 8. In this figure, when light gray becomes dark, the time to reach 2m becomes longer from 6 month to 20 years)..... 49

Figure 10 : Comparison of *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea* and *Crossopteryx febrifuga*, according to effect of the allocation strategies on the height (m) of 50 yr old resprout for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b). Panel and axis description as in figure 8..... 52

Figure 11 : Comparison of the time to reach 2m for *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea* and *Crossopteryx febrifuga* according to the rate of allocation to belowground parts (y axis) and the rate of allocation to aboveground parts (x axis). Panel and axis description as in figure 8. 53

Figure 12 : Comparison of *Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga* and *Piliostigma thonningii*, according to effect of the allocation strategies on the height (m) of 50 yrs old resprouts for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b). Panel and axis description as in figure 8. 58

Figure 13 : Comparison of the time to reach 2m for *Bidelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga* and *Piliostigma thonningii*, according to the rate of allocation to belowground parts (y axis) and the rate of allocation to aerial parts (x axis). Panel and axis description as in figure 8. 59

Figure 14 A, B and C : Comparison of allocation strategies between three simulations for *Crossopteryx febrifuga*, according to plant architecture after 50 yr old for 4 combinations of

photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b). Panel and axis description as in figure 8.	60
Figure 15 : Comparison of resprout growth rate (by utilization of resprout height) of <i>Crossopteryx febrifuga</i> resprout height for 50 yr (600 month) with and without fire when $a = 3 \text{ gg}^{-1}\text{month}^{-1}$ and $b=0.8$, allocation to belowground parts $r = 0.1$ and allocation to reserves $p = 0.69$ and allocation to aerial parts $s=0.21$	61
Figure 16 : Rejets avec plusieurs tiges de nos 3 espèces étudiées.	64
Figure 17 : Effect of the stem number on stem(s) maximum height (m) for all biomass allocation strategies of 50 years old for <i>Crossopteryx febrifuga</i> (red), <i>Bridelia ferruginea</i> (blue) and <i>Piliostigma thonningii</i> (black), for photosynthesis rate $a = 2 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ and translocation rate of reserves (b) $b = 0.9 \text{ gg}^{-1}\text{month}^{-1}$. y axis: stem maximum height, x axis: stem number. 73	73
Figure 18 : Effect of stem number on leaf biomass per unit stem production (BLBs) during 50 years for <i>Bridelia ferruginea</i> (blue), <i>Crossopteryx febrifuga</i> (red) and <i>Piliostigma thonningii</i> (black).....	73
Figure 19 : Population de rejets avec une et plusieurs tiges de nos 3 espèces étudiées.	81
Figure 20 : resprout model description (Menaut et al., 1990), the green box represents the Sub model from Akpoue et al., (2021).	86
Figure 21 : Lethal temperature curves of <i>Crossopteryx</i> and <i>Piliostigma</i> . (Gignoux et al., 1997).	88
Figure 22 : Illustration of the determination of the lethal temperature of the release. The temperature profile is in green and the plant's response in orange. We can see that at the maximum temperature plant height is too small compared to when temperature is minimum.	89
Figure 23 : Flame length (m) in time according resprout resistance in diameter in height. x axis represents simulation time in month and y axis flame height in m.	91

Figure 24 : Resprout height (m) in red (right scale) and diameter (m) in blue (left scale) in time. x axis represents simulation time in month.....	92
Figure 25 : Resprout biomass dynamics in time. x axis represents time in month and y axis represents all biomass in kg. We have leaf biomass in bleu, root biomass in red, stem biomass in green, reserves biomass in orange.....	92
Figure 26 : Resprout individual height in red (right scale) and diameter in blue (left scale) in time. x axis represents simulation time in month.....	93
Figure 27 : Resprout individual biomass dynamics. x axis represents time in month and y axis represents biomass in kg. We have leaf biomass in blue, root biomass in red, stem biomass in green, reserves biomass in orange.....	93
Figure 28 : Resprout height in red (right scale) and diameter in blue (left scale) in time	94
Figure 29 : Resprout individual biomass dynamics. x axe represents time and y axe represents biomass in kg. We have leaf biomass in blue, roots biomass in red, stem biomass in green, reserves biomass in orange.....	95
Figure 30 : Taille de la plante, et la longueur des tiges, b diamètre des tiges des plus grandes pousses de taillis des plantes brûlées, c le ratio feuilles de biomasse des plantes brûlées pendant la repousse, d les concentrations d'amidon des plantes brûlées et non brûlées (moyenne § erreur standard) (d'après Schutz et al., 2009)) .	106
Figure 31 : Les différentes étapes de la repousse (Moreira, Tormo, & Pausas, 2012) adaptée par Kouadio Jean-Philippe AKPOUE. 1: correspond au rejet initial, 2: à la capacité du rejet à produire de la biomasse et 3: à la survie du rejet influencée fortement par sa production de biomasse.....	110

Table des tableaux

Table 1: Parameters of resprout with one stem biomass allocation model⁴²

Abréviations

C : Carbone

g : Gramme

kg : Kilogramme

Pg : Petagramme

m : Mètre

mm : Millimètre

C : Celsius

CO₂ : Dioxyde de carbone

GIEC : Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat

Chapitre I

I. Etat de l'art



(Photo de Sébastien Barot, savane de Lamto, Côte d'Ivoire)

A. Les savanes

1. Généralités

Les savanes sont des écosystèmes avec une couche herbacée (C_4) continue et une strate ligneuse discontinue (C_3). Elles sont présentes dans les zones tempérées et tropicales (Scholes & Archer, 1997). Elles occupent au moins 12% de la couverture terrestre totale (Rutten et al., 2016), 40% des terres tropicales et abritent au moins 20% de la population humaine mondiale (Beerling & Osborne, 2006) (Figure 1).

Elles abritent une biodiversité animale et végétale élevée qui contribue au développement économique de certains pays grâce à la chasse et au tourisme. Elles fournissent de nombreux services écosystémiques très importants à l'homme : alimentation, médecine, bois-énergie, soins hygiéniques, bois de service, rites et spiritualité, cosmétique. Les usages des végétaux en savane portent essentiellement sur les feuilles, racines, fruits, graines, fleurs, bois et écorces (Badjaré et al., 2018; Sabi et al., 2017).

Les savanes peuvent être classées en fonction du pourcentage de la composition arbre-herbe allant des savanes herbeuses aux savanes arborées (Figure 1). Du fait de l'importance des savanes mentionnée précédemment, de nombreuses études ont été menées sur leur fonctionnement (Ekblom & Gillson, 2010), leur dynamique (Gignoux et al., 2017; N'Dri et al., 2014) et leur stabilité (Sankaran et al., 2005).

Dans ma thèse, je me suis intéressé à l'impact du feu sur le fonctionnement des savanes tropicale humide via la modélisation de la dynamique de l'allocation des ressources carbonées des plantes, les savanes se situant en seconde place après les forêts tropicales pour la contribution en terme de production primaire (Sankaran et al., 2013). En effet, les savanes tropicales sont considérées comme l'un des biomes les plus importants des régions tropicales (Scholes & Archer, 1997) et couvrent environ la moitié de l'Afrique (Figure 1).

1. Fonctionnement

Trois variables environnementales majeures régulent le fonctionnement des savanes : les précipitations ou la disponibilité en eau, les herbivores et le feu (Figure 3) (Frost et al., 1985; Scholes & Archer, 1997).

Les deux derniers facteurs de régulations sont aussi appelés « perturbations » et sont considérées comme les principaux facteurs influençant les variations de la diversité des espèces et la structuration des écosystèmes (Shade, Peter, et al., 2012; Shade, Read, et al., 2012). En écologie végétale, les perturbations sont définies comme « les mécanismes limitant la biomasse végétale par sa destruction » partielle ou totale (Grime, 1974). Pour Frost et al., 1985, les perturbations sont des changements dans la structure d'un système qui affecte habituellement son fonctionnement.

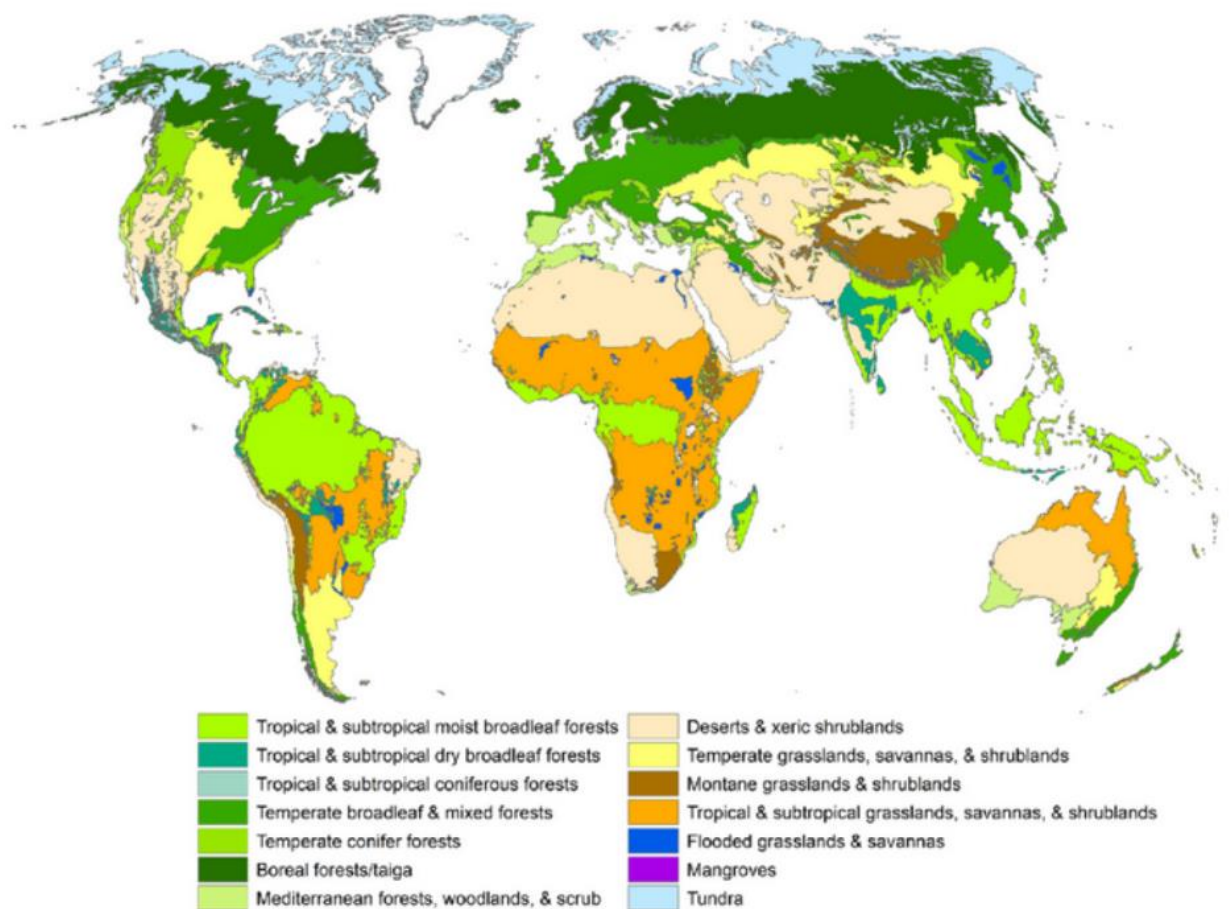


Figure 1 : Carte de la distribution des biomes terrestres. En orange vif nous retrouvons les savanes (Olson et al., 2001).

a. Disponibilité de l'eau

La disponibilité de l'eau est considérée comme un facteur essentiel de la structure et du fonctionnement des savanes (Archibald & Bond, 2003; Breshears & Barnes, 1999; Fensham et al., 2005; Sankaran et al., 2005). En effet, c'est elle qui fixe les limites à la quantité de couverture ligneuse qui peut être supportée sur un site. Selon Sankaran et al., (2005) (Figure 2), en dessous de 650 mm de pluie par an, la proportion maximale de ligneux augmentent linéairement avec les précipitations. Au-dessus de ce seuil, les arbres peuvent atteindre une densité maximale élevée (80 % de couvert, équivalent à un couvert forestier) indépendante de la pluviosité, mais d'autres facteurs peuvent empêcher d'atteindre cette densité. (Sankaran et al., 2005). De ce fait, les savanes (en Afrique et en Amérique du sud) occupent des zones avec des précipitations annuelles moyennes comprises entre 300 et 1800 mm par an (Accatino et al., 2010). Cette variation de la disponibilité en eau influence la biomasse des arbres et graminées et conduit à différents types de savanes: les savanes sèches pour des précipitations inférieures à 650 mm/an et les savanes humides pour des précipitations plus élevées (Sankaran et al., 2005).

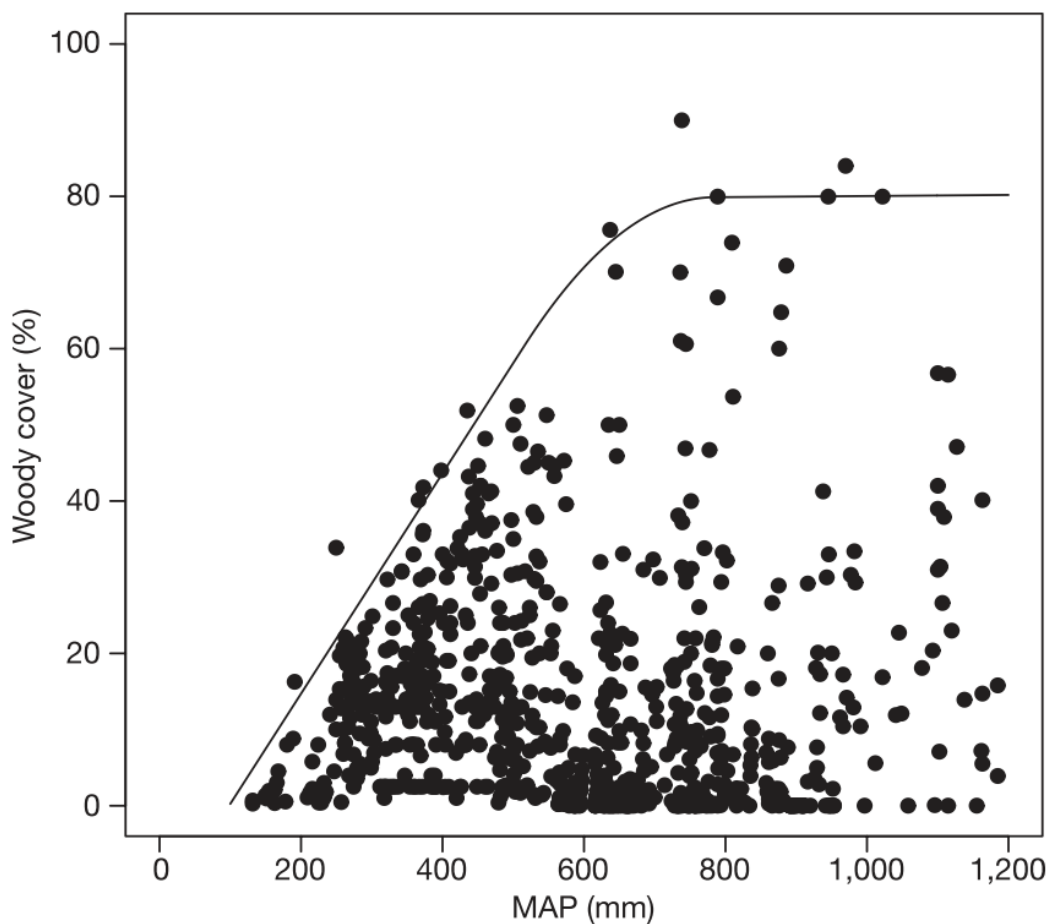


Figure 2 : Distribution de la couverture des arbres en savane en fonction de la pluviométrie en mm (MAP = Mean annual precipitations) (Sankaran et al., 2005)

b. Les herbivores

Les grands herbivores mammifères jouent un rôle important dans la régulation de la couverture végétale des savanes. La recherche (Sankaran et al., 2005; Van Langevelde et al., 2003) a largement exploré les effets des herbivores mammifères sur la structure des savanes. Ces recherches montrent que les herbivores broutant uniquement les herbes ("grazers") réduisent la biomasse des graminées, ce qui a pour conséquences de diminuer l'intensité du feu ayant pour combustible majeur celles-ci et d'entraîner une augmentation des plantes ligneuses (Sankaran et al., 2008).

De la même manière, les grands mammifères qui broutent les feuilles des arbres ("browsers") peuvent réduire la biomasse des arbres (Osborne et al., 2018), ce qui peut favoriser un état de savane plus ouvert, dominé par les herbes. Les effets des herbivores sur la densité des graminées et des arbres peuvent réduire directement la compétition ou induire indirectement des rétroactions avec le feu (Le Roux et al., 2006; Sankaran et al., 2008; Van Langevelde et al., 2003, Moreno & Oechel, 1991; Davies & Asner, 2019).

c. Le feu

Le feu est généralement considéré comme une perturbation agissant pour modifier l'action des précipitations et de la disponibilité en eau (Walker 1987). Il est très important dans le fonctionnement des savanes (Andersen et al. 1996 ; Higgins et al., 2000 ; Bond et al., 2003).

Le feu peut être naturel ou provoqué par l'homme (Monnier 1968).

Concernant les feux naturels, ils brûlent les écosystèmes depuis des millions d'années (Bond & Keeley, 2005). La foudre peut dans certaines conditions (fin de saison sèche avec une pluie orageuse et des éclairs) provoquer la mise à feu du tapis herbacé. Ce phénomène est connu depuis longtemps (Clément 1916, Philips 1930) en Afrique orientale. Ce phénomène naturel est de plus en plus rare car les surfaces terrestres sont de plus en plus anthropisées. Selon Monnier 1968, on pense assez volontiers à la foudre, mais d'autres causes naturelles comme la fermentation des herbes ne sont pas à exclure. Le père Tisserant a évoqué le cas d'un incendie qui s'est produit vers 1912-1913 sur le bord du Congo à Banzyville (Afrique, République Démocratique du Congo), où les feux étaient interdits et la végétation très combustible. Après les premières pluies, les herbes commencèrent à fermenter et le feu se déclara spontanément. Il

est donc possible que les feux de ce genre se produisent partout où les herbes sont denses et sèches (Sillans 1958),

Les feux provoqués par l'homme peuvent être accidentels (exemple du jet d'une allumette ou d'une cigarette pas bien allumée) ou provoqués comme pour l'agriculture sur brûlis ou la chasse avec le feu. Chaque année, dans le but de cultiver une parcelle, les agriculteurs y mettent le feu après le débroussaillage (fait vécu en Côte d'Ivoire par moi-même dans notre champ familial, près de Yamoussoukro, capitale politique de la Côte d'Ivoire). A long terme, ce débroussaillage annuel suivi du feu limite la croissance des végétaux et principalement celle des arbres qui n'arrivent plus à avoir le temps nécessaire pour pousser plus grand. Il a pour conséquence le changement de la communauté végétale des parcelles brûlées car seul les végétaux résistants aux feux sont sélectionnés au fur et à mesure dans le temps. Bien souvent le feu peut être également considéré comme un système de nettoyage. Ainsi, une grande quantité d'herbe dans laquelle on avait du mal à passer et dont les multiples graines provoquaient des démangeaisons désagréables pour l'homme est détruite.

Le rôle du feu dans la réduction du couvert ligneux est particulièrement bien documenté, en particulier dans les écosystèmes où l'accumulation de biomasse herbacée sert de combustible aux incendies fréquents et de forte intensité (Bond & Midgley, 2003). De nombreux modèles de savane ont explicitement étudiés les effets du feu (dans lequel l'intensité du feu dépend des herbes inflammables) (Beckage et al., 2009; Hochberg et al., 1994) et les herbivores sur la dynamique des savanes (Van Langevelde et al., 2003).

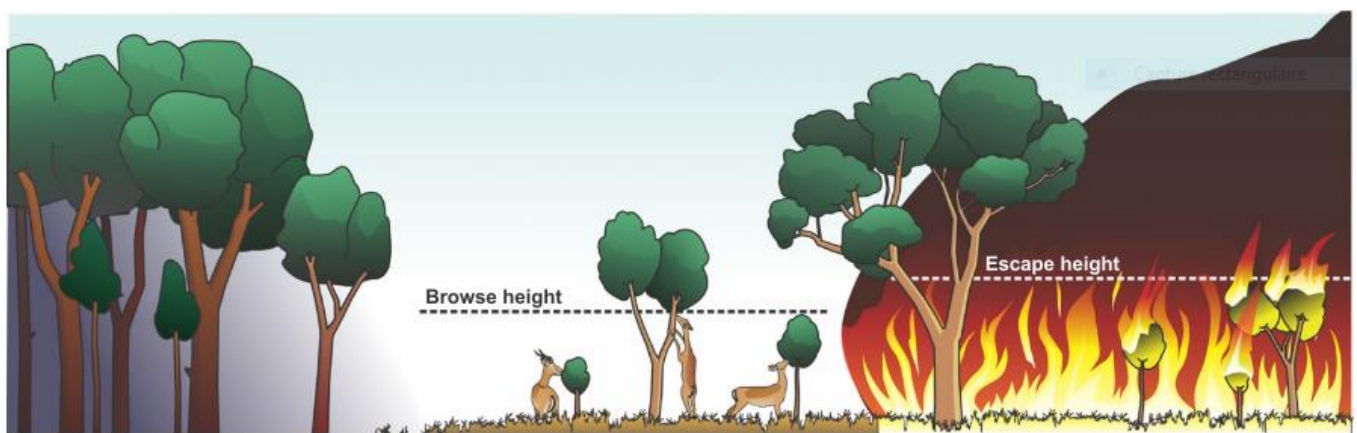


Figure 3 : Mécanismes de coexistence herbes-arbres basés sur les perturbations : le feu et les herbivores (Osborne et al., 2018).

Parmi les différentes perturbations citées, le feu apparaît comme la perturbation majeure des savanes (Bond, 2008; Maurin et al., 2014; Van Langevelde et al., 2003). Fort de ce constat, je l'ai considéré comme la perturbation majeure à étudier dans ma thèse.

Afin de mieux appréhender cette perturbation, je vous décris en détails dans la suite les caractéristiques physiques de celui-ci.

2. Impact du feu en savane

« Feu de brousse ! Majestueux, vorace, rapide :il se faisait petit, mince, nonchalant, rampait. Tout à coup, coléreux, course inégale, il grimpait sur les arbres, se lovait aux branches, il cascadaient. Par terre, il se trainait, calme, épousant la taille de l'herbe ; les crêtes de flammes, s'amusaient, se courbaient, se crochetaient, hésitaient, s'élargissait, caressaient la terre. »

Sembene OUSMANE « L'harmattan ». Présence Africaine (P.189)

a. Caractéristiques du feu

Selon Gillon (1970), les caractéristiques d'un feu sont :

- L'intensité
- La sévérité
- La fréquence.

Ces caractéristiques sont fonction d'un grand nombre de facteurs météorologiques tels que le vent, la température, la pluviométrie de la semaine ou du mois précédent, et de facteurs locaux, tels que la pente du terrain, la quantité de combustible, son agencement et sa composition (espèces, classes d'âges...) etc.

L'intensité (I) du feu est une mesure physique de l'énergie libérée lors de celle-ci. Elle est définie comme le produit du rendement calorifique du combustible (H) qui est principalement la biomasse des herbes inflammables (Stayer et al., 2011), le poids du combustible consommé dans la zone enflammée (W), et le taux de propagation vers l'avant de la ligne de feu ou du périmètre (R) (Byram 1959). Sa formule de calcul est donc : $I = WHR$, elle est exprimée en kW/m ligne de feu. H est une constante mesurée en laboratoire. Sa valeur recommandée est de

18 700 KJ·kg⁻¹ (Alexander, 1982) ; W (kg·m⁻²) est la quantité de combustible disponible lors du feu (N'dri et al., 2012).

La mesure directe de l'intensité n'est pas toujours possible et facile car fastidieuse et coûteuse (en matériel de terrain, temps et énergie). Des indices mesurés après le feu permettent ainsi de mieux comprendre les caractéristiques de celle-ci et son impact sur la végétation. Ces indices sont :

- la hauteur des flammes,
- l'efficacité de combustion,
- le volume d'eau évaporée,
- les fractions de cendre fine et grossière ont été mesurés,
- la surface couverte par le feu estimée.

Parmi ces indices, la hauteur des flammes paraît le meilleur indicateur de l'intensité du feu. En effet, plus le feu est intense, plus la zone d'action des flammes est haute, et plus il est susceptible de réduire le recrutement des jeunes ligneux (N'dri et al., 2018, Bond & Keeley, 2005).

La sévérité du feu est définie comme la mesure de l'impact de l'énergie libérée (son intensité) sur l'écosystème. Elle s'évalue ainsi par la quantité de biomasse perdue lors du feu. Elle peut varier au cours d'un même feu en fonction des espèces et d'un écosystème à l'autre (Bellingham & Sparrow, 2000).

La fréquence des incendies est le nombre de mise à feu sur une période arbitrairement choisie, en général l'année (James, 1993).

Différents facteurs tels que la nature du combustible (le type de graminées et leur teneur en eau), la vitesse de propagation du feu (composante de l'intensité du feu) ou des dates d'application du feu peuvent également caractériser un feu. Ces facteurs varient selon les espèces végétales en présence et la date du feu précédent (Simpson et al., 2016). Concernant les dates de mise à feu, trois types de feu ont été décrits (Bruzon, 1994) (Figure 4). Il s'agit notamment du :

- Feu précoce qui est allumé au début de la saison sèche au moment où la phytomasse est encore verte mais en début de sénescence (Liedloff et al., 2001; Sow et al., 2013). Ces

types de feux progressent difficilement et la plupart des organes des végétaux y survivent, provoquant une reprise très rapide ;

- Feu de mi-saison sèche encore appelé feu de saison. Il intervient au milieu de la saison sèche ;
- Feu tardif qui est allumé par accident ou volontairement, brûlant tout sur son passage car trouvant une matière végétale totalement desséchée mélangée à quelques feuilles vertes issues de la repousse de la végétation. C'est un feu destructeur, qui intervient au moment où les végétaux ont repris leurs cycles de développement ; ce qui provoque une perturbation physiologique (César 1992).



Figure 4 : Photo des trois types de feu mentionnés précédemment (Savane de Lamto en Côte d'Ivoire) : le feu précoce (1) brûle lentement avec des flammes basses, une biomasse encore fraîche et une faible intensité. Les feux de mi-saison (2) et tardif (3), de forte intensité, brûlent une biomasse bien sèche et produisent des flammes hautes et spectaculaires (photo de Koffi Kouamé Fulgence) (KOFFI, 2019).

b. Impact du feu sur l'écosystème

Le feu contribue à façonner la distribution mondiale des biomes et à maintenir la structure et la fonction des communautés exposées aux incendies. Il est également une force évolutive importante et l'un des premiers outils que les humains ont utilisés pour remodeler leur monde à travers l'agriculture sur brûlis (Bond & Keeley, 2005).

La première mesure de l'impact du feu sur les écosystèmes est sa sévérité. Dans les écosystèmes avec une présence importante d'arbres (couverture arborée >30%) tels que les savanes (savanes guinéennes par exemple), la mortalité des arbres est couramment utilisée comme mesure de la sévérité des incendies. Cependant, d'autres paramètres sont utilisés chez les arbustes où toutes les parties aériennes sont brûlées (Bond & Keeley, 2005).

Compte tenu de la longue histoire entre les écosystèmes et le feu, la suppression des feux, même anthropiques (causé par l'homme) pourrait fortement modifier le fonctionnement de ces écosystèmes. Dans les prairies à savanes herbeuses et dans les prairies comparables ailleurs, la suppression des incendies a entraîné la perte de jusqu'à 50% des espèces végétales (Leach & Givnish, 1996; Uys, Bond, & Everson, 2004). La végétation brûlée et la propagation du feu varient d'un paysage à l'autre.

Les expériences d'exclusion des incendies à long terme dans les zones de savanes humides ont conduit à une augmentation du couvert arboré et de la biomasse (Bond & Midgley, 2003). Des remplacements d'espèces encore plus importants se produisent lorsque la suppression des incendies conduit à des changements de biome complet, lorsqu'on passe d'une savane à une forêt par exemple (Peterson & Reich, 2001; Vuattoux, 1976; Devineau et al., 1984; Gignoux et al., 2016).

c. Impact du feu au niveau individuel et sur les populations d'arbres

Les incendies fréquents réduisent la hauteur des plantes dominantes et, par conséquent, la position des feuilles et la photosynthèse de la canopée. La biomasse végétale ligneuse, est donc la mesure la plus révélatrice du contrôle par le feu sur le plan individuel (Monnier, 1968).

Le feu a un impact sur les populations d'arbres de plusieurs manières. Les feuillages et les bourgeons peuvent être tués dans la couronne des arbres, les troncs peuvent être chauffés à un point où tout ou une partie de leur cambium est tuée, ou les racines peuvent être chauffées et tuées. Bien que les températures d'incendie dépassent habituellement 600 °C dans la zone enflammée, le tissu végétal peut être protégé de ces températures par l'isolation fournie par le sol, par l'écorce, ou par son emplacement dans la couronne de l'arbre, bien au-dessus des flammes (James, 1993). Cependant, le paramètre à prendre en compte ici est les temps d'exposition de la tige à la flamme, donc le temps de résidence de la flamme, très court : moins de deux minutes dans les feux de savane. En effet, plus le temps de résidence de la flamme est grand, plus la probabilité que la plante subisse des dommages dû au feu est élevée.

Le feu agit comme un goulot d'étranglement dans la démographie des arbres car il augmente la mortalité des semis et des jeunes arbres à chaque passage, ce qui réduit leur chance de recrutement au stade adulte (Gignoux et al., 2009 ; Higgins et al., 2000 ; Jeltsch et al., 2000). Les individus ayant une hauteur inférieure à 2-3 m sont « piégés » (« fire trap » en anglais) dans la masse du combustible où ils sont chaque année soumis aux flammes (Menaut & César, 1979; N'Dri et al., 2014). Pour cela, la plupart des espèces investissent massivement dans des organes de protection contre le feu comme les écorces isolantes et dans les vastes réserves de racines souterraines (Hoffmann & Solbrig, 2003) et une croissance en hauteur rapide.

B. Le rejet, stratégie d'allocation de ressources dominante des arbres de savane pour la survie au feu.

En savane, les graminées et les arbres se caractérisent par leur capacité à repousser après la destruction de leur biomasse aérienne (par le feu, l'herbivorie...) en raison de leurs ressources stockées dans des compartiments souterrains (qui agissent comme un réservoir de bourgeons dormants, de glucides et de réserves de nutriments minéraux) (Cruz et al., 2003; Gignoux, Barot et al., 2009). Cela permet de produire une biomasse aérienne suffisante pour échapper au feu et aux herbivores (Higgins et al., 2000a) les années suivantes selon la croissance de la plante et la fréquence du feu. Ainsi, un attribut commun des ligneux dans les zones sujettes à de fortes perturbations comme le feu est leur capacité à repousser après une perturbation (Bellingham & Sparrow, 1997; Lehmann et al., 2014; Bond et al., 2003).

La capacité de de plante à repousser est un trait de tolérance qui permet aux individus de survivre à divers régimes de perturbation (Clarke et al., 2013). Cette capacité à repousser de manière répétée après chaque feu dépend des réserves carbonées, notamment les glucides qui sont reconstituées entre les évènements de feux (Hoffmann et al., 2000). Elle est également déterminée par le développement et la protection d'une banque de bourgeons viable (Blarer & Doebeli, 1996; Charles-Dominique et al., 2015).

La capacité de de plante à repousser est limitée par les interactions plantes - feux qui épuisent les bourgeons et les ressources nécessaires pour soutenir la repousse, et l'environnement qui stimule la croissance et l'allocation des ressources (Clarke et al., 2013). Cela dépend également de l'anatomie ou de l'architecture de la plante (Verdaguer & Ojeda, 2002), de la taille de la plante avant la perturbation (Bowen et al., 1993; Canadell & López-Soria, 1998), de l'intensité de la perturbation (Mlambo, 2006; Vesk & Westoby, 2004), de la fréquence de la perturbation (Morrison & Renwick, 2000), des nutriments et de la disponibilité en eau (Cruz et al., 2003). La capacité de repousse augmente également avec le diamètre et la hauteur de la tige (José M. Moreno & Oechel, 1993), mais chez la plupart des espèces d'arbres, elle diminue dans les plus grandes classes de taille (Trollope 1974) où la croissance maximum de la plante est presque atteinte. Lors de la repousse, les plantes allouent leur stock de carbone disponible entre leurs parties souterraines (racines ou organe de réserve souterrain ...) et leurs parties aériennes (feuilles et tiges) en plus de celles qui seront produites par photosynthèse en fonction de l'espèce (Porter & Briano, 2000).

Dans ma thèse, je définis la « stratégie d'allocation » comme la proportion de biomasse de carbone allouée aux différents organes (feuilles, tiges et racines) de la plante, lors de la repousse après le passage d'un feu précoce.

C. Problématique de recherche

Les parties précédentes ont mis en exergue l'effet du feu sur les arbres en savane. Elles ont aussi montré une solution de survie au feu qui est la stratégie de gestion et de l'allocation de leurs ressources carbonées pendant la repousse.

La repousse après une perturbation est maintenant largement reconnue comme un trait fonctionnel clé chez les plantes ligneuses et comme la base de régénération dans les

écosystèmes soumis fréquemment au feu. Cependant, les mécanismes sous-jacents de la repousse en fonction des perturbations et le succès de celle-ci sont encore mal conceptualisés (Clarke et al., 2013). De solides preuves empiriques montrent l'importance centrale de la repousse dans des biomes contrastés, depuis les forêts tropicales humides (Poorter et al., 2010) et les forêts de conifères (Dietze & Clark, 2008) jusqu'aux arbustes désertiques (Nano & Clarke, 2011), aux savanes (Higgins et al., 2000a; Murphy et al., 2014) et aux écosystèmes méditerranéens (Keeley & Brennan, 2012).

L'analyse bibliographique souligne un ensemble de modèles et mécanismes de croissance et de repousse des arbres de savane qui ont été proposés. Clarke et al., (2013) ont proposés le « buds-protection-resources (BPR) » pour expliquer le mécanisme de repousse dans les écosystèmes soumis aux feux, en fonction de l'emplacement des bourgeons, de la protection des bourgeons et de la manière dont les bourgeons font la biomasse. Bond & Midgley (2003) ont proposé une distinction entre les plantes n'ayant pas une forte capacité de repousse et celles, ayant cette capacité, appelées « sprouters ». Ils démontrent que les sprouters sont favorisés lorsque les perturbations sont fréquentes et d'une forte intensité par rapport au non sprouters (les plantes n'arrivant pas à faire des rejets facilement). Dans certains cas, plusieurs stratégies sont possibles entre l'investissement dans les graines (c'est-à-dire l'investissement dans la prochaine génération) et la repousse (investissement dans la génération actuelle) (Bellingham & Sparrow, 1997). Ces modèles suggèrent que le succès de ces stratégies d'allocation de carbone dépend de la productivité de l'écosystème (fertilité ou non), du régime de perturbation (intensité, sévérité et fréquence) et de la compétition pour les ressources (nutriments et lumière).

Des modèles plus physiologiques ont été aussi proposés. Thornley, (1972) a montré que pour la croissance des plantes (sans perturbations), deux processus sont importants : le premier est l'utilisation des ressources pour la croissance, le second concerne le transport de ces ressources entre les différentes parties végétales (racines, tiges et feuilles). Pour Lacoite, (2000), le flux des ressources carbonées pendant la croissance des plantes provient des zones « sources » telles que les feuilles et se dirige vers les zones « puits » où elles sont prises et utilisées. Müller et al., (2000) comparent deux conceptions différentes de l'allocation des ressources carbonées dans les plantes : le ratio et les vues allométriques. Du point de vue du ratio, une plante a une certaine biomasse à tout moment et l'alloue proportionnellement à ses différentes parties. L'allométrie est considérée comme la traduction quantitative par des ratios de longueur (exemple : une croissance de 1m en hauteur pour 0,3m en diamètre) de la

croissance en allocation (qui est l'allocation de biomasse de la plante allouée à ses différentes parties exprimée en g ou kg). Les plantes évoluent selon ces rapports quantitatifs entre leurs différentes parties en réponse à de nombreuses pressions et contraintes de sélection telles que le feu.

Cependant, nous avons constaté une absence de démonstration formelle de la dynamique de la gestion et l'allocation des réserves contenues dans les parties souterraines et les tiges permettant à la plante de survivre au feu dans les modèles. Les réserves de carbone dans les parties souterraines et les tiges sont pourtant indispensables pour reprendre la croissance après une destruction de toute la partie aérienne (feuilles et tiges).

Au regard de ce qui précède, **le but de ma thèse est d'étudier par modélisation les stratégies d'allocation des ressources carbonées permettant aux arbres des savanes de repousser après la destruction de toutes leurs parties aériennes par des perturbations écologiques (feu, herbivores, action anthropique...) et, à terme, d'atteindre une grande taille et une maturité permettant la reproduction.** Dans mon cas, je me suis focalisé sur le feu qui apparaît comme la perturbation majeure des savanes humides d'Afrique de l'Ouest, par ailleurs pauvres en herbivores, et sur lesquels des données étaient disponibles et accessibles.

Pour ce faire, **j'ai proposé un modèle d'allocation du carbone contenu dans la partie souterraine lors de la régénération des arbres de savane après le passage du feu** (basé sur des observations terrain et des données réelles). Mon but était de comprendre les stratégies permettant aux arbres de savane (individuellement et en population) d'échapper au piège du feu. En d'autres termes :

- Quelles sont les stratégies d'allocation de carbone photosynthétique permettant aux arbres de savanes de survivre en hauteur au feu ?
- Ces stratégies sont-elles influencées par d'autres facteurs internes ou externes à la plante ? si oui, lesquels ?

La réponse à ces questions permettra de comprendre plus précisément les stratégies d'allocations de carbone privilégiées par différentes espèces et pourquoi éventuellement elles sont dominantes ou pas dans certaines savanes sujettes au feu, en expliquant leur dynamique par la même occasion.

Le chapitre I (ce chapitre) concerne l'état de l'art et l'annonce détaillée de la problématique traitée. **Le chapitre II porte sur le rôle des réserves dans la survie au feu des plantes** via un modèle d'allocation de ressources de la plante après le feu (**publié dans Ecological Modelling**).

Il est important de noter que l'enjeu de la modélisation de la démographie des arbres de savane est crucial. Comme mentionné précédemment, les arbres et les herbes coexistent en savane et l'un peut exclure l'autre par compétition, notamment par facilitation d'une perturbation (Osborne et al., 2018). Comprendre la démographie des arbres nous permettra donc d'anticiper ce phénomène d'exclusion compétitive. C'est ainsi que, dans le **Chapitre III j'ai proposé un modèle général d'allocation de carbone dans plusieurs tiges en comparaison aux plantes qui repoussent avec une seule lors de la repousse dans une savane sujette au feu** (En préparation pour une soumission dans un journal de rang A).

Dans le **Chapitre IV**, j'ai proposé un modèle de dynamique de population de rejets prenant en compte les deux modèles précédents (Chapitre II et Chapitre III) afin d'étudier **le rôle des rejets dans la dynamique des arbres en savane tropicale** (article en préparation). Un certain nombre de mécanismes a été pris en compte dans ce modèle, à savoir : une distribution verticale (du bas vers le haut) de la température de feu avec une évaluation de la mortalité des bourgeons et de la hauteur de reprise. Enfin, j'ai regardé en sortie du modèle les stratégies qui permettent à la plante de survivre au feu.

Enfin le manuscrit se conclut par une discussion générale et des perspectives sur les différents domaines d'application possible du modèle créé dans ma thèse.

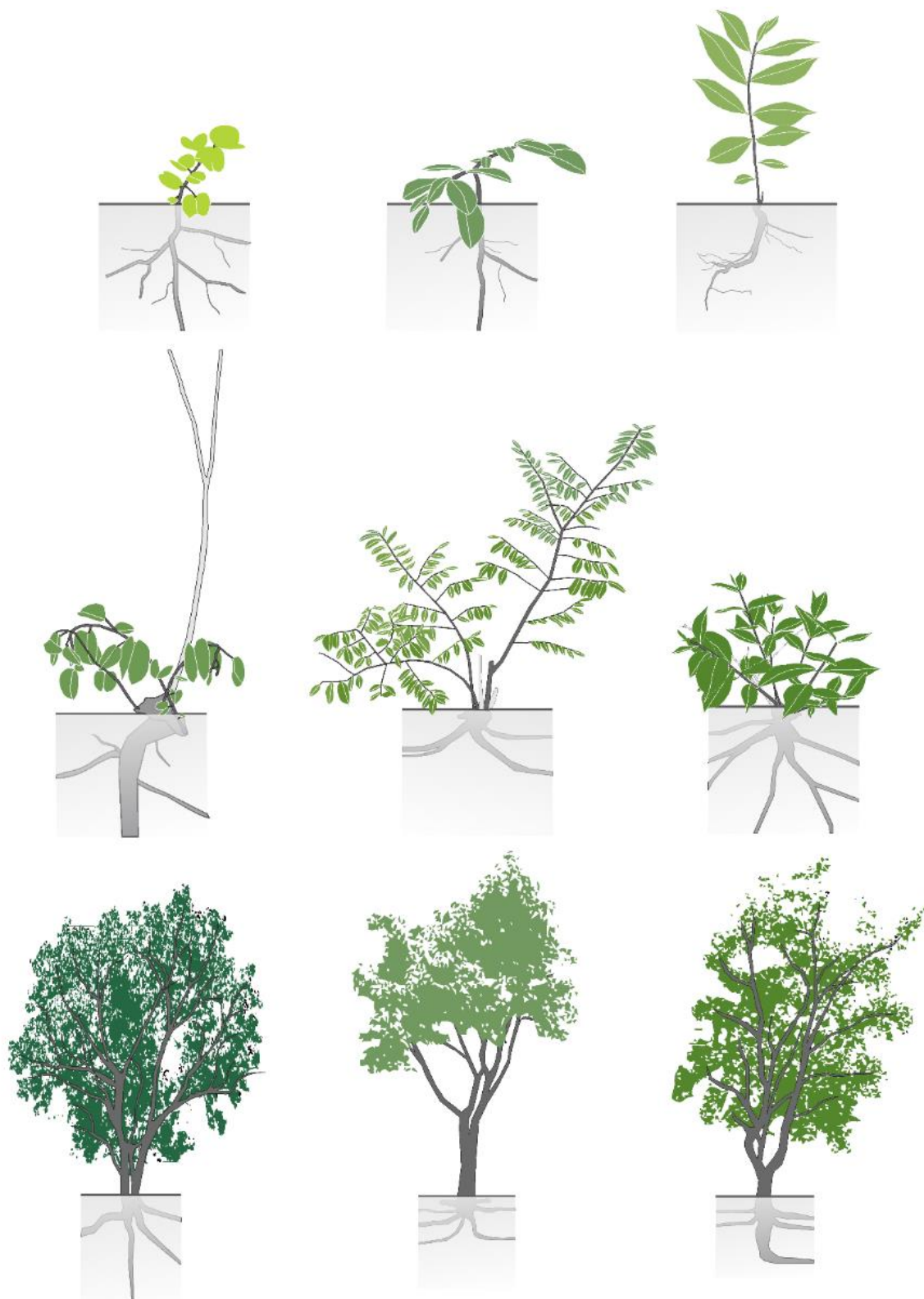


Figure 5 : Exemple de rejets avec une tige (ligne 1) et plusieurs tiges (ligne 2), ainsi que des rejets ayant échappés au piège du feu (ligne 3) arrivés à l'âge adulte. (Réalisé en collaboration avec Jacques Gignoux et Tristan Charles Dominique).

Chapitre II

II. Modélisation de l'allocation de la biomasse des rejets d'arbres dans une savane sujette au feu



(Photo de Jacques Gignoux, Savane de Lamto, Côte d'Ivoire)

Dans ce chapitre il s'agit de modéliser, à la suite d'un feu, l'allocation des ressources photosynthétiques chez un rejet n'ayant qu'une seule tige. Le but est d'étudier les stratégies d'allocation permettant à ce rejet de grandir rapidement pendant une période inter feu (1 année dans notre cas) ou plus et d'échapper à la zone de flamme du feu.

Ce modèle a été paramétré et simulé avec le logiciel R Core team (2020) avec des données de 3 des espèces d'arbres les plus dominantes des savanes d'Afrique de l'Ouest : *Bridelia ferruginea* (Phyllanthaceae), *Crossopteryx febrifuga* (Rubiaceae), et *Piliostigma thonningii* (Caesalpiniaceae) ("Guinean forest-savanna mosaic" WWF ecoregion). Les données portent exclusivement sur leur architecture (hauteur, diamètre, nombre de feuilles par nœud, longueur d'entre nœud, biomasse des feuilles, la densité de la tige...). Les taux de photosynthèse et de translocation de ces espèces ont été estimés.



Figure 6 : Rejet avec une seule tige de nos 3 espèces étudiées.

Le chapitre répond aux questions suivantes :

- (1) Quelles stratégies d'allocation de la biomasse permettent d'échapper au piège du feu dans les savanes sujettes au feu ?

A ce niveau nous avons défini deux types de stratégies : les stratégies à succès (appelé aussi les meilleures stratégies) c'est-à-dire celles qui permettent à la plante d'échapper au fire trap et les autres.

- (2) Les meilleures stratégies d'allocation sont-elles les mêmes avec et sans feu ?
- (3) Les meilleures stratégies d'allocation sont-elles les mêmes selon la saisonnalité ?

- (4) L'architecture du rejet influence-t-elle le succès des stratégies d'allocation ?
- (5) Quel est l'effet des taux de photosynthèse et de translocation sur le succès de la stratégie d'allocation ?

Les variables de sorties du modèle sont la hauteur des rejets après 50 ans et le temps pour une tige d'atteindre la première fois 2m.

Concernant la hauteur, l'allocation aux parties aériennes et principalement aux feuilles (>60 %) est déterminante pour une croissance rapide permettant d'échapper au feu suivant. Parmi les 3 espèces étudiées, *Crossopteryx* est celle qui met le minimum de temps pour atteindre 2 m (6 mois). Le modèle montre aussi que le feu ne ralentit que faiblement la croissance de la plante comparée à la saison sèche.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans Ecological modelling :

Akpoué, J.-P., Barot, S., Raynaud, X., Gignoux, J., 2021. Biomass allocation of tree resprout in a fire-prone savanna. *Ecological Modelling* 448, 109527.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109527>

Modeling the biomass allocation of tree resprout in a fire-prone savanna

Jean-Philippe Akpoué¹, Sébastien Barot¹, Xavier Raynaud¹, Jacques Gignoux¹

¹*Institute of Ecology and Environmental Sciences, CNRS UMR 7618, 4 place Jussieu, bât. 44-45, CC 237, 75005 Paris, France*

Kouadio.akpoue@upmc.fr; sebastien.barot@ird.fr; xavier.raynaud@sorbonne-universite.fr;
jacques.gignoux@sorbonne-universite.fr

Abstract

Young savanna trees can quickly grow back from belowground storage structures after topkill. This capacity is a tolerance trait that confers persistence at the plant individual level, enabling them to survive diverse disturbance regimes.

We simulated the growth of a single resprouting stem (without and with fire) of a deciduous tree species that allocates its photo-assimilates during the vegetation season to reserves, belowground and aboveground parts (leaves and stem). As savannas grow under highly seasonal climates, the model considers that trees are leafless during the dry season and following growth is only possible thanks to reserves. Stem architecture constrains the leaf biomass to be proportional to stem length rather than biomass. We compared the success of different allocation strategies, with and without fire and according to the seasonality. To do so, the height of the resprouting stem after 50 years and the time to reach 2 m were modeled for three species of a humid savanna.

The viable and faster growth strategies are those for which allocation to belowground parts is <40%. There is very little sensitivity to allocation to reserves since successful growth is observed for allocation to reserves between 0.5% and 85% of photo-assimilates. In the literature and in our results, there is little impact of fire on the stem height, or the time needed to escape the fire trap. Our model suggests that (1) allocation to leaves is determinant as leaves are the primary source of assimilates that can then be turned into fire-resistant structures (reserves and roots) and (2) only weakly slows down the plant growth compared to the dry season.

Keywords : Resprouting ability; Fire; Biomass allocation strategy; Photosynthesis rate; Translocation rate; Plant architecture.

A. Introduction

Savanna is a vegetation type characterized by the coexistence of grasses and trees (Higgins et al., 2000a). In most savanna ecosystem, fire occurs frequently and strongly affects tree mortality and the recruitment of saplings into the larger size classes (Govender et al., 2006). Savanna tree species are adapted to fire: after a top kill –the loss of all or part of their aboveground biomass – they are able to quickly grow back from belowground storage structures such as lignotubers (Lehmann et al., 2014). Topkill is mainly due to fire (Archibald & Bond, 2003; Bellingham & Sparrow, 2000; Wigley et al., 2009), and herbivores (Sankaran et al., 2005). The ability to grow back (resprouting) is a tolerance trait that confers persistence to the plant individuals, enabling them to survive diverse disturbance regimes (Clarke et al., 2013). At the community level, this gives rise to an ecosystem that is resilient to disturbance such as fires.

The resprouting ability is determined by the development and protection of a viable bud bank (Blarer & Doebeli, 1996; Charles-Dominique et al., 2015) and the storage of carbon reserves that are replenished between fires (Hoffmann et al., 2000). It also depends on plant anatomy or architecture (Verdaguer & Ojeda, 2002), plant size before disturbance (Canadell & López-Soria, 1998; Pate et al., 1990), disturbance intensity (Kambo & Maparet, 2006; Vesik & Westoby, 2004), disturbance frequency (Morrison and Renwick, 2000), nutrients and water availability (Cruz et al., 2003). Resprouting ability is thought to increase with stem size (José M. Moreno & Oechel, 1993), but in some tree species, decreases in the largest size classes (Trollope 1974). The survival of a young tree and its recruitment into the reproductive adult stage depend on its ability to escape the ‘fire trap’ (Bond & Keeley, 2005), i.e. the flame zone (usually from 0 to 2-3m high; (Menaut & César, 1979; N'Dri et al., 2014)) where young tree resprouts can survive but are prevented from producing a perennial stem by repeated topkill for many consecutive years. Establishing such a perennial stem requires accumulating enough photo-assimilates to develop, between two fires events, a stem that is tall for its terminal bud to be above the flame zone. Allocation of carbon in all compartments (leaves, stems, roots, reserves) of the resprout is also constrained by its architecture (leaf to stem ratio, dependent on stem height, stem diameter, internode length, number of leaves per node...).

Thornley, (1972) argues that for plant growth (without disturbances), two processes are important: the first is the utilization of substrate for growth and how this utilization depends

upon substrate concentration, the second concerns the transport of substrate between different plant parts (roots, shoots, and leaves) and how this depends upon the substrate concentrations in the plant parts. For this model, the growth pattern of a plant depends upon the mechanisms by which substrate is transported around the plant, and the way in which substrate is utilized for growth of the plant parts.

For Lacointe, (2000) carbon assimilates flow during plant growth from “source” areas such as leaves to “sink” areas where they are taken up and used. The assimilate fluxes from sources to sinks are mainly dependent on the source-sink distances and on the respective abilities of the different sinks to take up and use the assimilates that are available to them. Both models use quite complex representations of allocation.

Müller et al., (2000) compare two different conceptions of carbon allocation in plants, the *ratio* and *allometric* views. In the ratio view, a plant has a certain biomass at any point in time and allocates it proportionally to different structures. In the allometric view, allometry is seen as the quantitative translation of growth into allocation. Plants evolve allometric patterns in response to numerous selection pressures and constraints such as fire.

Also, models of tree growth and assimilate movement have been developed to study resprouting in savanna and have been used to compare the consequences of contrasted tree strategies (Bond & Midgley, 2001, 2003; Clarke et al., 2013), such as seeding (investment into the next generation) or resprouting (investment into the current generation) (Bellingham & Sparrow, 2000). These models suggested that the success of these allocation strategies depends on ecosystem productivity, disturbance regime and competition for resources (nutrients and light). However, they did not consider the allocation of carbon reserve at each time contained in belowground parts and stems, though these reserves may play an important role to escape the fire trap. Reserves of carbon in belowground parts and stems are vitally needed to resume growth at the beginning of the rainy season after a top kill or a drought event. Previous reviews (Bellingham & Sparrow, 2000; Bond & Midgley, 2001, 2003) of resprouting ecology were based on models of how trees escape fire effects, concentrating on the role of fire frequency and severity and their interaction with basal sprouting and other types of resprouting (Clarke et al., 2013).

Here, we propose a new model simulating the allocation of carbon reserve between belowground and aboveground parts, to determine the range of allocation strategies allowing a

resprout to grow and escape the fire trap in fire prone savannas. The model is based on field observations from Schutz et al., 2009 where the carbon allocation and biomass partitioning patterns have been measured and studied. It simulates the growth of a single resprouting stem that allocates its photo-assimilates during the vegetation season between reserves, belowground parts, and aboveground parts, and compares the success of different allocation strategies with or without fire, seasonality and according to plant architecture characteristics. We considered as successful strategies those allowing a resprout to escape the fire trap (assuming an average flame height of 2 m) and as unsuccessful all the other. We aim at answering the following questions:

- (1) which biomass allocation strategies allow escaping the fire trap in fire-prone savannas?
- (2) Are the best allocation strategies the same with and without fire? and seasonality?
- (3) Does resprout architecture influence the success of allocation strategies?
- (4) What is the effect of the photosynthesis and translocation rates on the allocation strategy success?

B. Materials and methods

The model consists of a system of differential equations and aims at simulating the allocation of biomass between reserves, belowground parts (roots), aboveground parts (leaves and stem) of an individual tree with a single resprout stem and the consequences of this biomass allocation strategies for its growth and survival against fire.

The main assumption of our model (Figure 7) is that plant reserves allow regrowth after a loss of leaves either due to the dry season in the case of deciduous species or to the removal of all aboveground parts by fire. The individual tree (called 'resprout' hereafter) is described by the biomass of leaves B_l , stems B_s , belowground parts B_r and reserves B_p with a minimal architecture description (Table 1). Reserves are in the belowground parts and the stem. Seasonality is modelled by considering that active growth only occurs during the wet season (9 months each year) and that plants are in a dormant state (leafless) during the dry season (3 months each year). During the wet season, belowground parts, leaves and stem are present, and leaves can fix carbon. During the dry season, the resprout loses its leaves (we assume a deciduous species) and no photosynthesis occurs. At the beginning of the dry season, only belowground parts and stem remain. When fire occurs during the dry season, the stem burns

and only belowground biomass persist. In the next parts, we will note D^+F^+ to describe simulations with seasonality (wet and dry season) and a yearly fire, D^+F^- for simulations with seasonality (wet and dry season) but no fire and D^-F^- for simulations with only wet season and no fire.

Different constraints are considered to account for plant architecture:

- (1) the size of belowground parts and stem limits the size of the reserve compartment.
- (2) the sum of the allocation coefficients (Table 1) is equal to 1 due to mass conservation ($r + s + p = 1$).
- (3) the stem biomass limits leaf biomass as leaves are carried by the stem (B_{pmax}).

The next part presents how reserve biomass are created, lost, and allocated to resprout compartments.

1. Production of new biomass (G)

New biomass that is allocated during each time step results from the net photosynthesis aB_l and use of reserves bB_p , where a is the rate of photosynthesis ($gg^{-1}month^{-1}$) and b is the translocation rate between 0.1 and 0.9 ($gg^{-1}month^{-1}$) (Table 1). We assume that the resprout cannot transfer all reserve without loss so the maximum translocation is 90% of reserve and the minimum we can interpret is 10%.

When leaves are absent, growth is only possible by the translocation of reserves to aboveground parts. Afterwards, the growing leaves start to produce photosynthates that are allocated to the different compartments (belowground and aboveground parts).

2. Respiration costs

Stem and belowground parts have a maintenance cost proportional to their biomass (rate q) whatever the season. The respiration cost in the dry season represents 1/10 of respiration in the wet season (to take active growth in account).

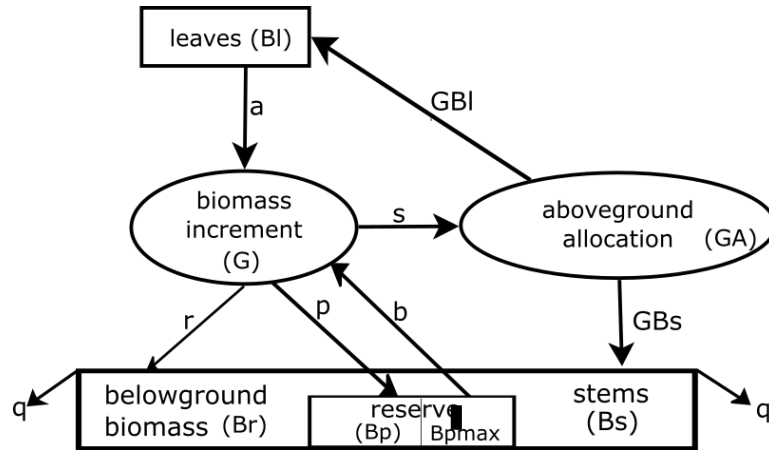


Figure 7 : Conceptual model of resprout biomass allocation where s , r , p , q , GBI , GBs , a , b and BP_{max} are respectively the allocation rates to aboveground parts, to belowground parts, to reserves, the rate of biomass lost due to respiration, allocation to leaves, allocation to stem, photosynthesis rate, translocation rate and the maximum reserve that resprout can contains (see text).

Table 1: Parameters of resprout with one stem biomass allocation model

Definition	parameter	units	values		
Photosynthesis rate	a	$g\ g^{-1}month^{-1}$	2* and 3*		
Translocation rate	b	$g\ g^{-1}month^{-1}$	0.1 and 0.9		
Respiration cost	q	$g\ g^{-1}month^{-1}$	15%*		
Belowground parts allocation rate	r	$g\ g^{-1}$	From 0 to 1		
Stem and leaves allocation rate	s	$g\ g^{-1}$	From 1-r to 1		
Reserves allocation rate	p	$g\ g^{-1}$	1-r-s		
Maximal reserves	p_{max}	$g\ g^{-1}$	65%*		
Species specific parameters			<i>Piliostigma thonningii</i>	<i>Crossopterix febrifuga</i>	<i>Bidelia ferruginea</i> :
Ratio h/d	f	-	39.73	82.5	93.23
Mean inter-node length	e	cm	3.73	3.3	3.35
Number of leaves per node	n	-	1	2	1
Mean stem density **	m	gcm^{-3}	0.65 ± 0	0.8 ± 0	0.59 ± 0.08
Mean leaf biomass	ml	g	3.98 ± 2.12	5 ± 4.6	5.25 ± 6.8

*Values were adjusted to produce realistic resprout growth because data was not available for savanna species.

** Online database of tree functional and ecological attributes (Tree functional attributes and ecological database, 2020).

3. Allocation to reserves

Reserves consist in starch or other photo-assimilates, stored in stem and roots. This imposes a limit on the pool of reserves, which must be kept lower than a maximal proportion of these compartments. This leads to the following equation:

$$B_{Plim} = 1 - \frac{B_P}{B_{Pmax}}(B_r + B_s)$$

where B_{Plim} represents the decrease in the transfer to reserves and B_{Pmax} the maximum proportion of reserves within plant organs (Figure 7). The allocation to reserves B_P is therefore:

$$pB_{Plim}(aB_l + bB_P)$$

and the dynamic of reserves biomass is:

$$\frac{dB_P}{dt} = pB_{Plim}(aB_l + bB_P) - bB_P \quad (1)$$

4. Allocation to belowground parts

The imposition of constraints on the size of the reserve pool ensure that the allocation coefficients sum to 1. To satisfy this, we pose the correction term α :

$$pB_{Plim} + \alpha(r + s) = 1, \text{ so } pB_{Plim} + \alpha(1 - p) = 1 \text{ and finally } \alpha = 1 - p \frac{B_{Plim}}{1-p}.$$

With the maintenance cost, the roots biomass dynamic is:

$$\frac{dB_r}{dt} = r \left(1 - p \frac{B_{Plim}}{1-p} \right) (aB_l + bB_P) - qB_r \quad (2)$$

Note that $\frac{dB_r}{dt}$ can be negative if the respiration (qB_r) exceeds the biomass allocation to belowground parts. This matches the common observation that plants can lose parts to adjust their growth to their carbon budget.

5. Allocation to aboveground parts

First, the part of G allocated to aboveground parts (GA), is computed from the allocation coefficients and the corrective term α as:

$$GA = s\alpha G = s \left(1 - p \frac{B_{Plim}}{1-p} \right) (aB_l + bB_P)$$

Where s represents the allocation coefficient to aboveground parts (Figure 7). Then, this biomass is distributed between leaves and stem, according to architecture constraints. Here, we assume that all aboveground growth after fire is allocated to a single stem and that there are strong architectural relations between leaf biomass and stem biomass. h (cm) represents the height of the stem and d (cm) its diameter.

The stem has a constant volumetric mass m characteristic of the species (g cm^{-3}) relating its biomass to its volume: $B_s = mv$, where v is the stem volume. The height/diameter ratio ($f=h/d$) is constant. The stem has a paraboloid profile relating the volume to the stem diameter and height $v = \pi d^2 \frac{h}{8}$. This profile is a frequently used, simple but realistic representation of the stem taper (Gignoux et al, 2016). The number of leaves per stem length is characterized by two parameters: e the average internode length and n the number of leaves per node. We therefore assume that (1) if the stem is less than one year old then the leaves were formed at the same time as the stem, (2) if the stem is older and has lost its leaves, these leaves are replaced by short axes having a negligible stem biomass and bearing a foliar surface and biomass equivalent to that formerly set during the previous growing season. Leaves have a constant average biomass m_l (g). From these constraints, we calculate:

- The stem height h from stem biomass : $v = \pi d^2 \frac{h}{8}$ so $h = \left(8f^2 \frac{B_s}{\pi m}\right)^{\frac{1}{3}}$
- The leaf biomass B_l carried by a stem of height h : $B_l = nm_l \frac{h}{e}$
- Finally, the leaf biomass from the stem biomass: $B_l = \frac{nm_l}{e} \left(8f^2 \frac{B_s}{\pi m}\right)^{\frac{1}{3}}$

We pose :

$$\beta = \frac{nm_l}{e} \left(\frac{8f^2}{\pi m}\right)^{\frac{1}{3}}, \text{ Thus :}$$

$$B_l = \beta B_s^{\frac{1}{3}}.$$

For the new growth to take place in accordance with this relation, the respective growth rates of B_l and B_s (hence their derivatives) must verify :

$$\beta^3 \frac{dB_s}{dt} = 3B_l^2 \frac{dB_l}{dt}. \text{ Since,}$$

$$GA = GB_l + GB_s,$$

where GB_l and GB_s are respectively the leaves and stem growth, we solve the system to find:

$$GB_l = \left(\frac{\beta^3}{\beta^3 + 3B_l^2} \right) GA \text{ and } GB_s = \left(3 \frac{B_l^2}{\beta^3 + 3B_l^2} \right) GA.$$

Equations for the dynamics of leaf biomass B_l and stem biomass B_s then follow :

$$\frac{dB_l}{dt} = s \left(\frac{\beta^3}{(\beta^3 + 3B_l^2)} \right) \left(1 - p \frac{B_{Plim}}{1-p} \right) (aB_l + bB_p) \quad (3)$$

$$\frac{dB_s}{dt} = s \left(3 \frac{B_l^2}{(\beta^3 + 3B_l^2)} \right) \left(1 - p \frac{B_{Plim}}{1-p} \right) (aB_l + bB_p) - qB_s \quad (4)$$

6. Simulation experiment

The allocation parameters (r , s and p ; Table 1) are unknown and we aim at determining the successful allocation strategies. Thus, we explored all possible combinations of the values of these allocation rates between 0 and 1 with a step of $5 \cdot 10^{-3}$. The others parameters (number of leaves per node (n), stem height (h) in cm, the diameter (d) of the trunk in cm for 3 species (*Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga* and *Piliostigma thonningii*) were obtained from Gignoux et al., 2016 and had been collected at the Lamto ecological station in Ivory Coast (Menaut & César, 1979), which data we use as a baseline study case. The three species we have used are dominant species commonly found in all the Guinean savanna zone in Africa ("Guinean forest-savanna mosaic" WWF ecoregion). More specifically, in the Lamto savanna, more than 90 % of the woody layer is composed of four species (Menaut and César 1979): *Bridelia ferruginea* Benth. (Phyllanthaceae), *Crossopteryx febrifuga* (Afzel. ex G. Don) Benth. (Rubiaceae), *Cussonia arborea* Hochst. ex A.Rich. (Araliaceae), and *Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redhead (Caesalpiniaceae). We chose three of these species to parameterize our model as they are representative of this ecosystem and their characteristics, such as photosynthetic and growth rates, are known (Gignoux et al., 2016). They are also all display very strong resprouting abilities and have extensive belowground storage systems.

Stem wood densities (m in g cm^{-3}) were collected in an online database (Tree functional attributes and ecological database, 2020). The average constant biomass of well-developed leaves (m_l in g), and the mean inter-node length (e in cm) were calculated from data on single stem individuals (Gignoux et al., 2016). Then, we explored photosynthesis rate a (from 2 to 3 $\text{g g}^{-1}\text{month}^{-1}$) and translocation rate b (from 0 to 90% of reserve biomass), and we assumed that the maximum proportion of reserve B_{pmax} represents 65% of reserve compartment $B_s + B_r$ and the resprout maintenance rate (q) for the stem is 15% of the living parts of the plant.

Simulations were run for 50 years using a monthly time step. Differential equations were numerically integrated using the R package deSolve (Soetaert et al., 2010) under R 4.0 (R Core Team, 2020). We initially put r, s and p at zero; the initial belowground biomass at 10 g and reserve biomass at 6.5 g. Output variables were the height of resprout at the end of the 50th rainy season and the time to reach 2 m in height. Model was parameterized for the three tree species and three environmental conditions D^+F^+ , D^-F^- and D^+F^- (Table 1). Results for D^+F^+ , D^-F^- are given in the main text and those for D^+F^- are given in appendix.

Results

1. Effect of the allocation strategies on resprout height

Here, we analyze the effect of allocation strategies on resprout height after 50 years depending on fire presence. The successful allocation strategies are those with a high investment to the aboveground parts where (figure 8) $s > r$ and the maximum allocation to belowground part in these cases is generally less than 40%.

Fire mostly reduces the height of resprouts after 50 years, without changing qualitatively the distribution of successful allocation strategies. In D^+F^- (figure 8), only strategies for which $s=0$ do not allow resprouts to grow and reach more than 0.1 m (minimum height we consider in our model), i.e. are unviable.

In the D^+F^+ model, no strategy allowed resprouts to reach more than 4 m (figure 8). There are more unviable strategies that do not allow resprouts to reach 0.1m. In D^+F^- , the maximum heights are respectively 8.7 m and 11.88 m (From results), for $a = 2 \text{ month}^{-1}$ and $a = 3 \text{ month}^{-1}$; and 6.53 m and 8.36 m (for the same a value) for D^+F^+ . Overall, the parameter space of

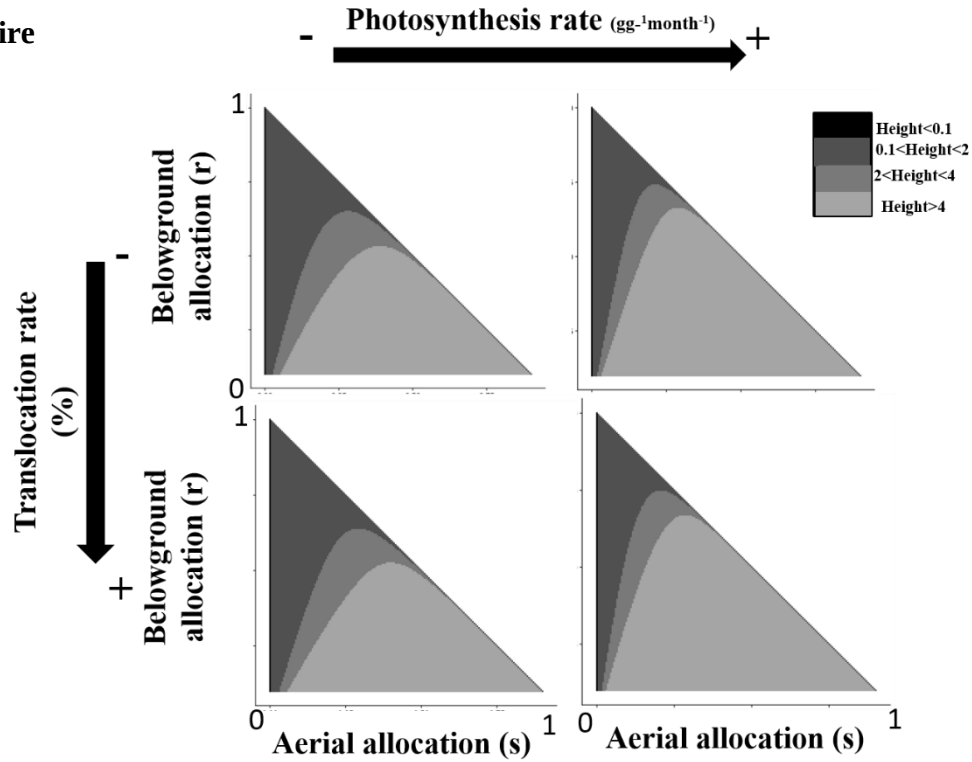
successful strategies (figure 8), is larger in D^+F^- than D^+F^+ for all combination of translocation rate b and photosynthesis rate a .

The parameter space of successful strategies does not change with the translocation rate (figure 8, vertical comparison) in D^+F^- and D^+F^+ , whereas the photosynthesis rate increases the parameter space of successful strategies (figure 8, horizontal comparison).

2. Effect of the allocation strategies on the time to reach 2 m.

Overall, the number of years necessary to reach 2 m as a function of the allocation rates follows the same pattern as the height reached by resprouts after 50 years. In D^+F^+ and D^+F^- , the more the resprouts allocate biomass to their aboveground parts, the faster they reach 2 m (figure 9). The increase in the photosynthesis rate has a positive impact on the parameter space of successful strategies, compared to the translocation rate (figure 9). The minimum time for successful strategies to reach 2 m is similar for *Piliostigma thonningii* and *Bridelia ferruginea* with and without fire and is about 0.5 year (6 months) when $a = 3 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ and $b = 0.9 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ for, and 0.42 years (5 months) for *Crossopteryx febrifuga* for the same values. We did distinguish between resprouts which reached 2m before 2 years and those after 2 years to take in account field observation of plant growth (figure 9). Fire increases the time to reach 2 m and reduces the parameter space domain in which reaching 2 m is possible.

Without fire



With Fire

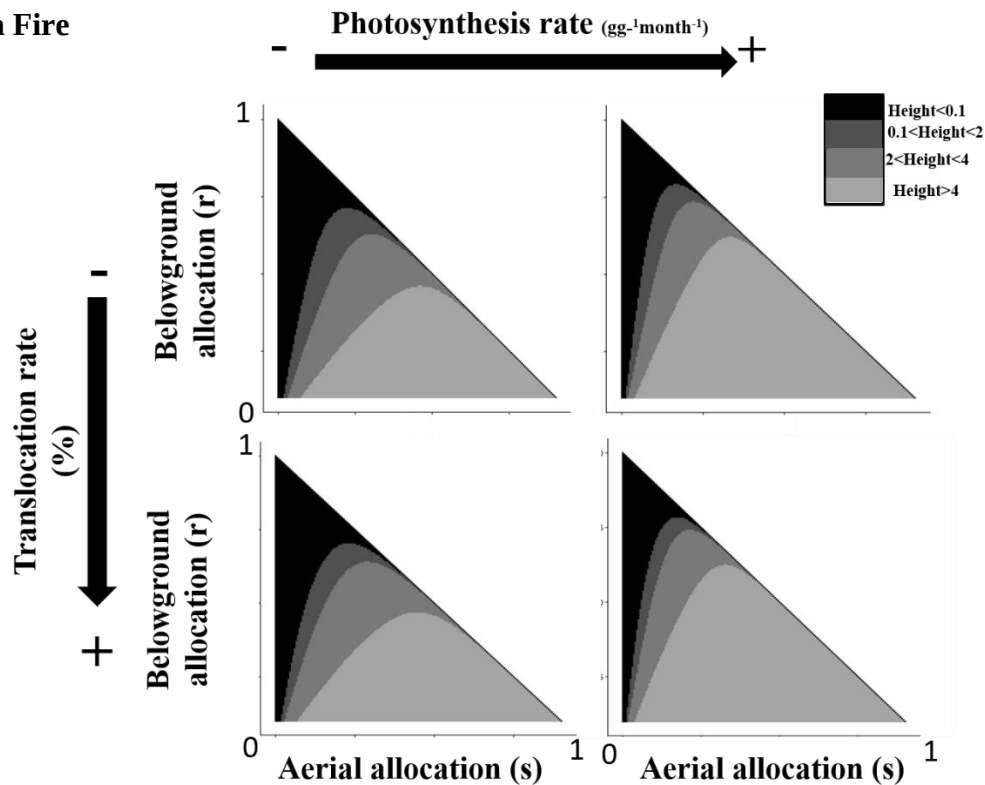


Figure 8 : Effect of allocation strategies on the height (m) of 50 yr old for *Crossopteryx febrifuga* resprout, for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b), without and with fire. x axis: the allocation rates to aerial parts (leaves and stem), y axis: the allocation rates to roots. The first row represents simulation when $b = 0.1$ and the second when $b = 0.9$. The first column represents simulation when $a = 2 \text{ g g}^{-1} \text{ month}^{-1}$ and the second when $a = 3 \text{ g g}^{-1} \text{ month}^{-1}$. Because the sum of the three allocation rates is always 1, all strategies lie within the bottom left triangle. Shade levels indicate the height of the resprouting stem after 50 years, from 0 to more than 4 m.

3. Effect of plant architecture on allocation strategies.

Overall, the allocation strategies and their interactions with fire and the photosynthesis rate have a similar impact on the growth of the three species present (figure 10).

There are however some differences between species. In D^+F^+ , the parameter space of successful strategies allowing a resprout to reach more than 4 m tends to decrease for *Crossopteryx febrifuga* and *Bridelia ferruginea* (figure 10). The parameter space of successful strategies is larger for *Crossopteryx febrifuga* than *Bridelia ferruginea* (figure 10), which is itself larger than *Piliostigma thonningii*. Unviable strategies that do not allow to reach 0.1 m remain the same for all species. Finally, *Piliostigma thonningii*, whatever its allocation strategy, never reaches 4m.

C. Discussion

1. Which biomass allocations strategies allow resprout escaping the fire trap in fire-prone savannas?

In all simulations, successful strategies allowing to reach more than 2 m are those where $s > r$. The maximum allocation to belowground parts in these cases is when $r < 50\%$. Allocation to belowground parts or reserves can be as low as 0.5% of reserves and still allows to reach 2 m. We think that this is likely because a higher allocation to aboveground parts in the growing season assures the production of foliar surface at the beginning of the rainy season. Schutz et al., (2009) measured the allocation to aboveground biomass in *Acacia karroo* after fire and found that leaves accounted for more than 75% of the total aboveground biomass.

In D^+F^+ , the parameter space of allocation strategies that never allow resprouts to reach 0.1 m increases considerably (black regions of Figures 8 and 10) and corresponds to resprouts allocating between 60 to 90 % of their biomass to belowground parts. Thus, allocating biomass to aboveground parts in ecosystems with an annual fire does seem to be a favorable survival strategy. Indeed, large reserves are not necessary in this model as photosynthesis, quickly after the beginning of the rainy season, ensures the production of biomass. This result is unexpected, because the commonly accepted view is that plants need to build up large reserves to resume their growth as quickly as possible at the beginning of the vegetation season in fire prone savannas.

However Schutz et al. (2009) and Gignoux et al. (2016) noted that resprouts of savanna tree species first invested in leaf biomass, with leaves accounting for up to 75% of the total aboveground biomass to ensure a faster growth in the beginning of growth season when reserve in belowground part decreases considerably. These experimental measurements support our model results suggesting that allocating most resources to aerial parts at the beginning of the growth season can be an efficient strategy. We observe the same trend for the time to reach 2 m as for the height after 50 years: successful strategies are those with an allocation to aboveground parts higher than 12.5 %. Such strategies allow a quick regrowth, which leads both to a short time to reach 2 m and a tall stem after 50 yrs. On the other hand, it would be logical that later in the season, there would be a greater allocation to the reserve than to aboveground parts. One limitation of our model is thus the use of fixed allocation rates and using variable allocation rates with time might extend the range of allocation values for successful strategies. However, using variable allocation rates increases the complexity of the model and was beyond the scope of this work.

However, our model does not take in account the functional role of belowground parts, they are not only reserve storage organs, but they also absorb water or mineral nutrients. This implies that water and mineral nutrients are not limiting, which is unlikely. Considering the limitation by water and mineral nutrients would necessarily give more importance to allocation to belowground parts and this consideration could alter our results on the successful strategies of allocation of biomass by increasing available biomass each time and its translocation in all parts of the resprout.

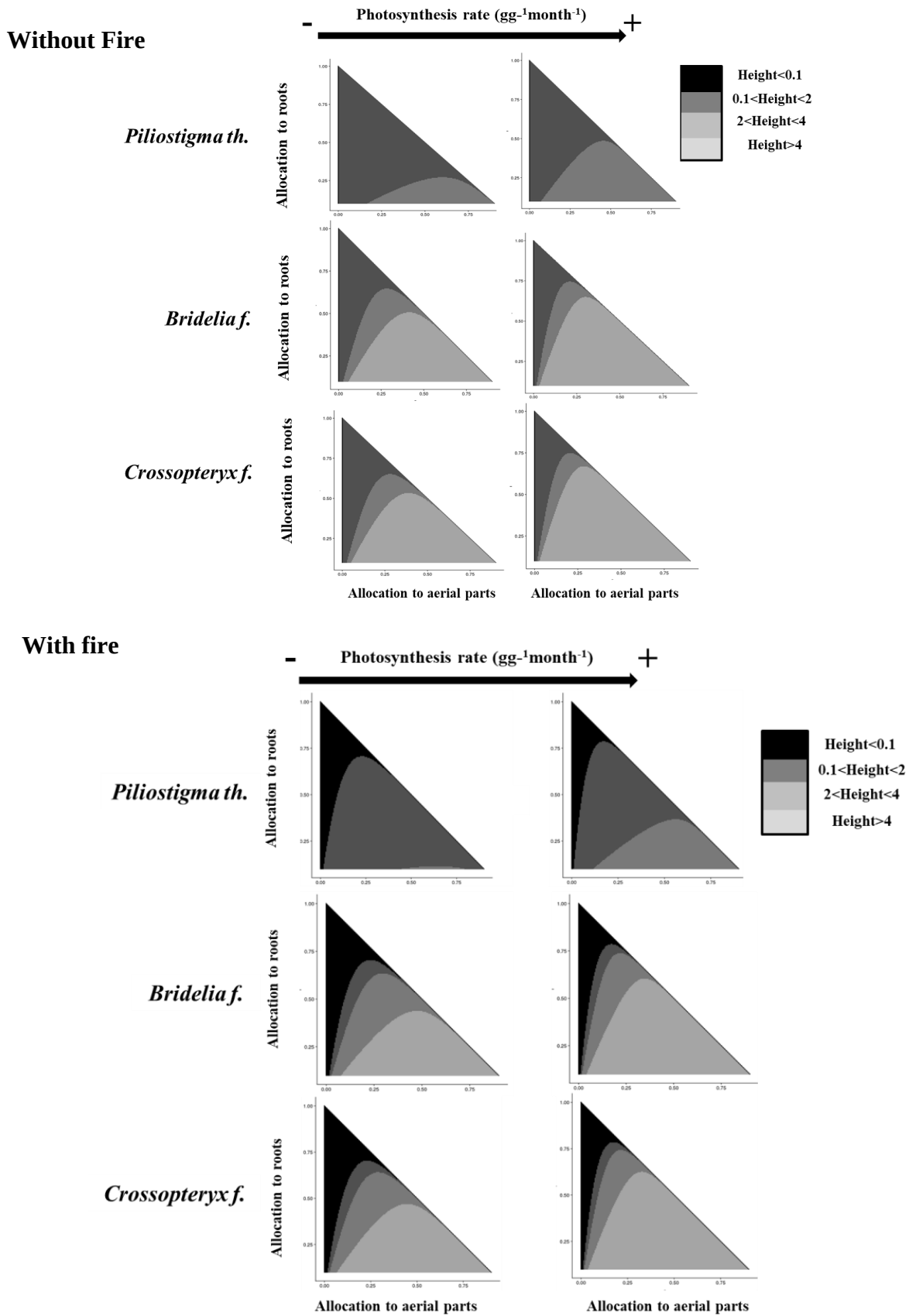
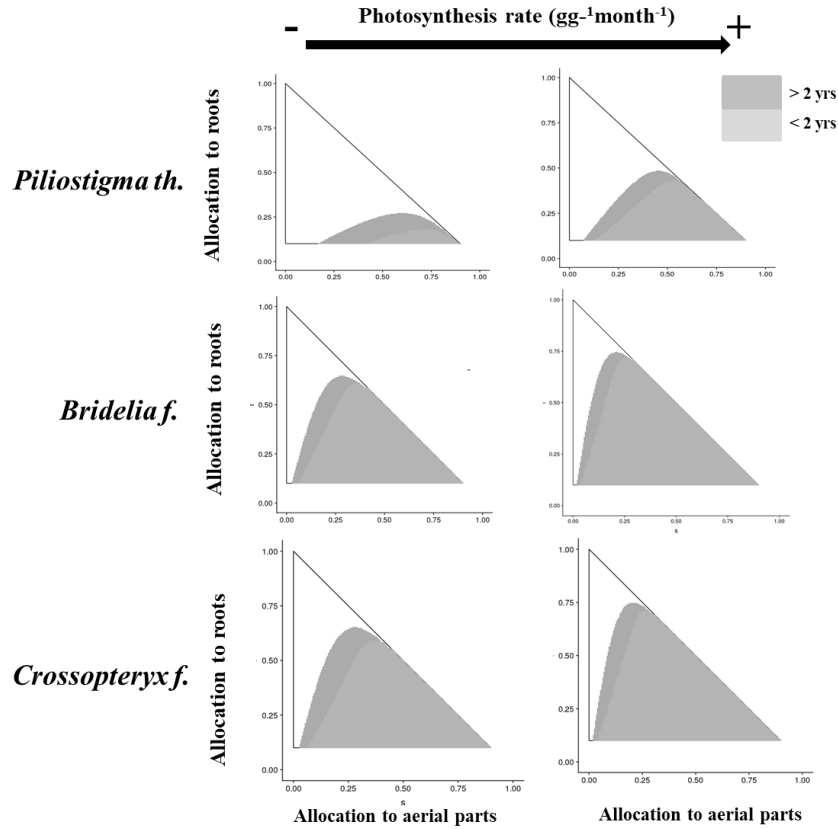


Figure 10 : Comparison of *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea* and *Crossopteryx febrifuga*, according to effect of the allocation strategies on the height (m) of 50 yr old resprout for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b). Panel and axis description as in figure 8.

Without Fire



With Fire

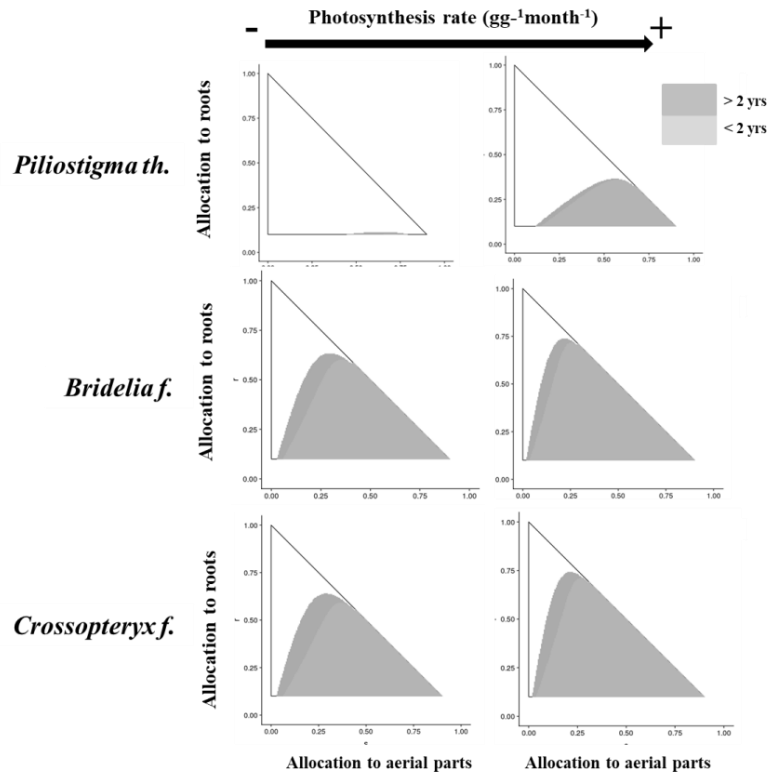


Figure 11 : Comparison of the time to reach 2m for *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea* and *Crossopteryx febrifuga* according to the rate of allocation to belowground parts (y axis) and the rate of allocation to aboveground parts (x axis). Panel and axis description as in figure 8.

2. Are the best allocation strategies the same with and without fire, and seasonality?

In D^+F^- and D^-F^- , resprouts grow with less disturbance than in D^+F^+ and almost any set of allocation parameter leads to successful strategies, in contrast to D^+F^+ (figure 13). The height of resprouts after 50 yrs in the D^+F^- regime is lower than in D^+F^- ; and the parameter space leading to successful strategies is also smaller. This difference may be due to the reserves accumulated in belowground parts during the first year before fire. Thus, resprouts begin the growth season in the second year with more reserve in belowground parts than in 2 firsts year (figure 14). The effects of fire on savanna plants have been studied by several authors (Gignoux et al., 1997) that have shown that fire slows the growth of resprouts by top kill. In our model, fire reduces resprout biomass and the parameter space of successful strategies. These results are consistent.

Despite differences, the D^+F^- has substantially the same effects as the D^+F^+ on successful allocation strategies. In D^+F^- and D^+F^+ , the successful strategies always correspond to a large investment in aerial parts ($>12.5\%$, figure 13). The similarity of D^+F^- and D^+F^+ effects on successful allocation strategies can be explained by the fact that the plant is dormant during the dry season (but stem is still there) and fire occurs only in the dry season and destroys the stem, so that there is no new biomass production and biomass allocation in both cases, and during a part of the year production is lost and rebuild the year after. Fire effects seem to reinforce the dry season effect, i.e. they do not change the pattern of responses, but increase their intensity.

By contrast, in the D^-F^- model, resprouts have successful allocation strategies even when they allocate between 60 and 90% of their biomass to belowground parts and the parameter space of successful strategies is much larger than in the other cases (figure 13). This may be since, in the wet season, the plants grow normally without major disturbances, hence without biomass losses to fire or dry season.

In summary, the biomass allocation strategies allowing resprouts to escape the fire trap are those with more than 12.5 % allocation to aboveground parts (stem and leaves) and there are more successful allocation strategies without fire than with fire. Also, D^+F^- and D^+F^+ are similar in their impact on resprouts success allocation strategy, and we offer that D^+F^+ (model

with dry season and fire) are like drought (like in D^+F^-) when we compare both with wet season model (figure 13).

3. Does resprout architecture influence the success of allocation strategies?

The parameter space leading to successful strategies is larger for *Crossopteryx febrifuga* than for the other two species (Figure 10 and figure 11) in all simulations (D^+F^+ , D^+F^- , and D^-F^-). This suggests that *C. febrifuga* has better allocation strategies than *P. thonningii* and *B. ferruginea* in fire prone ecosystems (as savannas). In the model, the only differences between these species are their architecture. This implies that plant architecture could significantly influence the success of their biomass allocation strategies and plant growth (Kaggwa-Asiimwe et al., 2013). In our model, *C. febrifuga* and the two other species mainly differ by the number of leaves per node (*C. febrifuga* has 2 while others have only 1) and the internode length (Table 1). Indeed, *C. febrifuga* has the smallest internode length (3.33 cm) and *P. thonningii* (3.75 cm) the 14% biggest (Table 1). If we assume the same internode length and individual leaf surface for all species, the species with 2 leaves per node will carry twice more leaf surface for the same stem length than a species with 1 leaf per node. This is certainly an advantage when putting up leaves quickly at a low cost in stem biomass is important.

However, we did not take into account the impact of the architecture on the survival of the stem, while indeed plant architecture can significantly affect light distribution and penetration in the crop canopy, and thus change plant growth, biomass partitioning, boll distribution, and yield potential (Kaggwa-Asiimwe et al., 2013). Furthermore, we used the same respiration cost for aboveground and belowground parts, because of lack of information about plant belowground parts respiration cost in savanna species. This consideration could have influenced biomass loss or gain by respiration. In fact, respiration cost can differ between stem and roots according to plant species and environmental condition (Anekonda et al., 1994; Hansen et al., 1994). In summary, the success of allocation strategies depends on the tree architecture and especially the parameters which decrease stem biomass necessary for the establishment of a given quantity of leaves such as the internode length and the numbers of leaves per node. The cubic relation between stem and leaf biomass, which constrains the quantity of leaves available to grow, emphasize the role of plant architecture on plant growth.

4. What is the effect of the photosynthesis and translocation rates on the allocation strategies success?

High photosynthesis rate increases the parameter space allowing for successful strategies (either in terms of height after 50 yrs, or the time needed to reach 2 m). This is due to the increase in biomass that is permitted when photosynthesis increases but this does not change the general pattern of successful strategies. However, because of the lack of information concerning savanna tree photosynthesis rate, the value for this parameter might not be correct. In Fig 9 and 11, we have thus distinguished resprouts that reach 2m within 2 years from those that reach 2m after two years. The second case seems more realistic (field observation where plant cannot reach 2 meters before 2 years), and the first may be due to our estimation.

Nevertheless, this result helps us to analyze how photosynthesis rate alters plant allocation strategies to escape fire trap. In the D^+F^+ model, resprouts grow more quickly than in the D^+F^- model at the beginning of the growing season. This may be due to the architecture constraints we implemented for stem and leaves production (see figure 15 in which we compared of the growth rate of the resprout with and without fire). Schutz et al., 2009 compared photosynthetic rates of individual plants of *Acacia karroo* without and with fire and found that growth of plants in burnt area was significantly greater than that of plants in unburnt areas. Our result is supported by this study considering only resprouts growth in burnt and unburnt area.

Menaut & César, (1979) measured that after burning, root biomass decreased because of transfers (translocation) of reserves from belowground parts to the growing shoots. In our results, the increase of translocation rate facilitates the increase of the size of the parameters space that leads to successful strategies. Thus, the higher this rate, the larger the amount of biomass available for resprout growth, at least at the beginning of the rainy season. Increasing the translocation rate has thus the same effect as increasing the photosynthesis rate. In summary, the increase of both the rate of photosynthesis and the translocation rates has a positive effect on resprout growth and increases the parameter space leading to successful strategies.

D. Conclusion

Our model allows for the study of how allocation strategies of resprouts affect stem growth in a fire prone savanna considering some architecture and seasonality. This model be a general simple model of tree resprouting that can be easily adapted to other situations such as arid savannas by incorporating new mechanisms (plant resistance, fire frequency, roots which absorb soil carbon...). We conclude that:

(1) allocation to leaves is determinant as leaves are the primary source of assimilates that can then be turned into fire-resistant structures (reserves and belowground parts) and

(2) fire slows down the plant growth compared to the dry season. These results allowed us better interpret field observations about savanna trees resprouting concerning allocation strategy.

Finally, our model suggests that fire act in a similar way as a severe dry season on tree resprouting when we compare both with wet season.

Acknowledgements

We would like to acknowledge the financial support of the Ministry of Higher Education and Scientific Research of Côte d'Ivoire. We also thank Sorbonne University and Institute of Ecology and environmental sciences of Paris (iEEs-Paris) for the provision of the logistics necessary for this PhD project.

Appendix

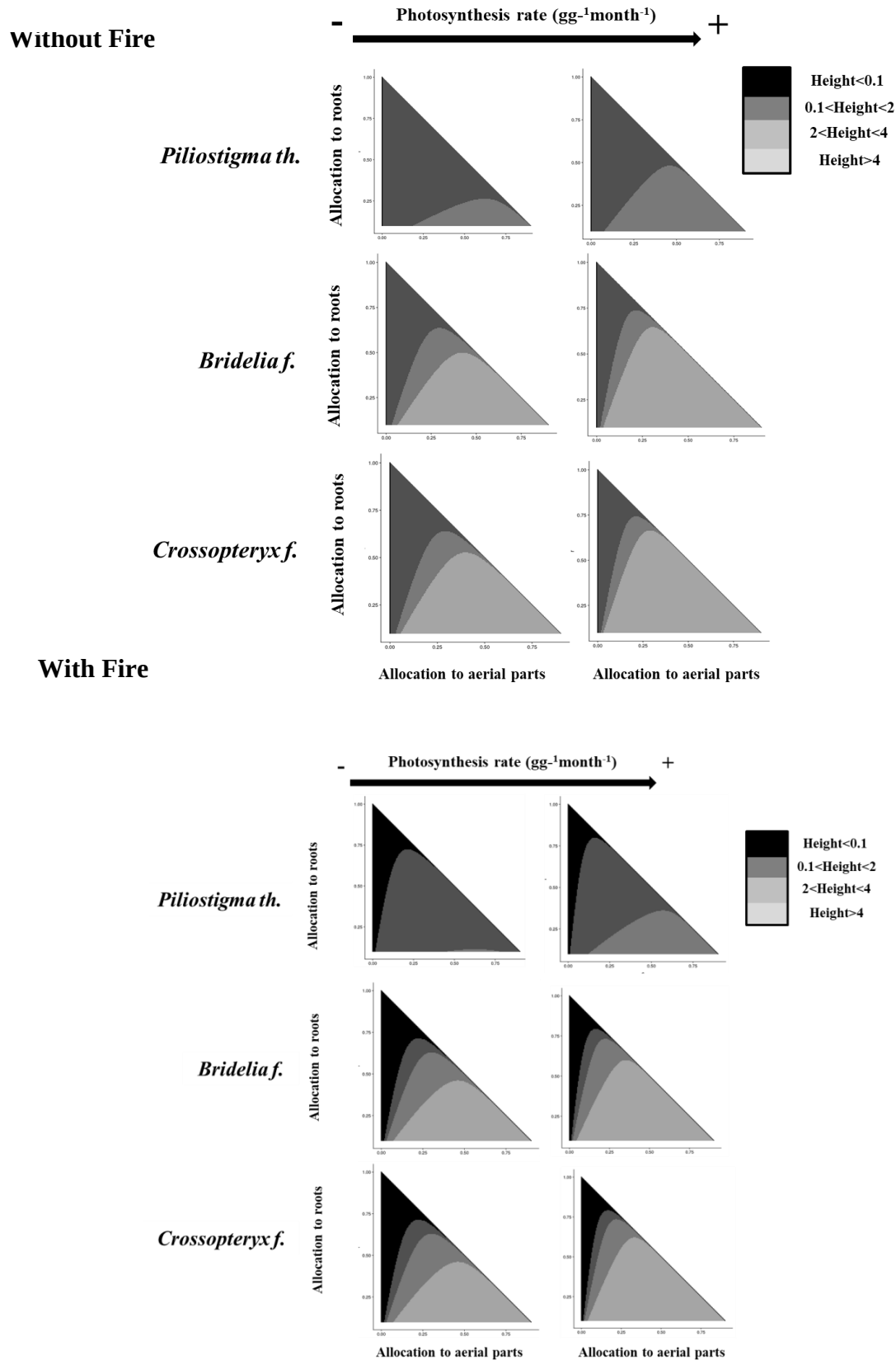
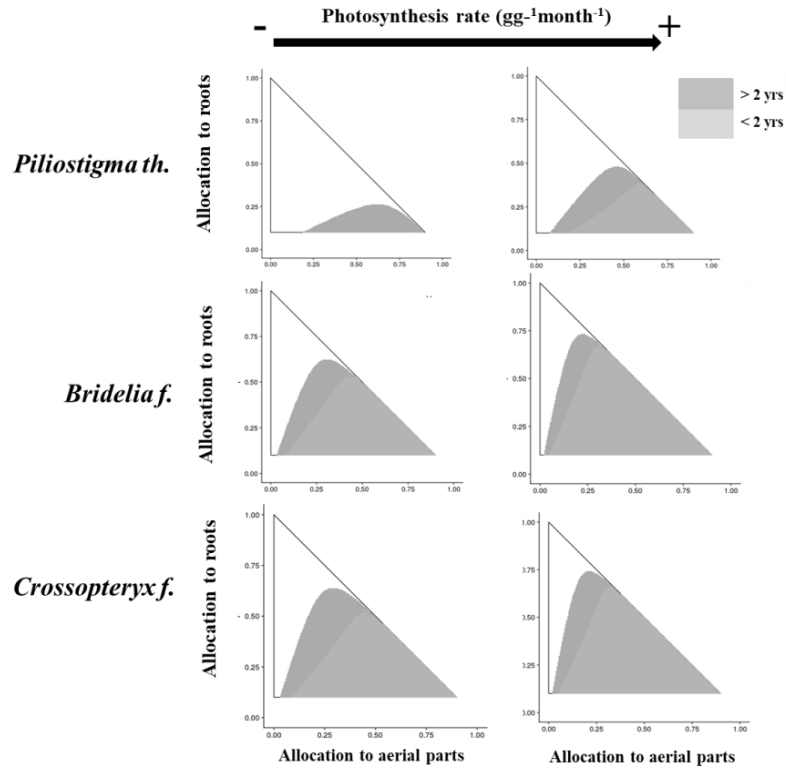


Figure 12 : Comparison of *Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga* and *Piliostigma thonningii*, according to effect of the allocation strategies on the height (m) of 50 yrs old resprouts for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b). Panel and axis description as in figure 8.

Without Fire



With Fire

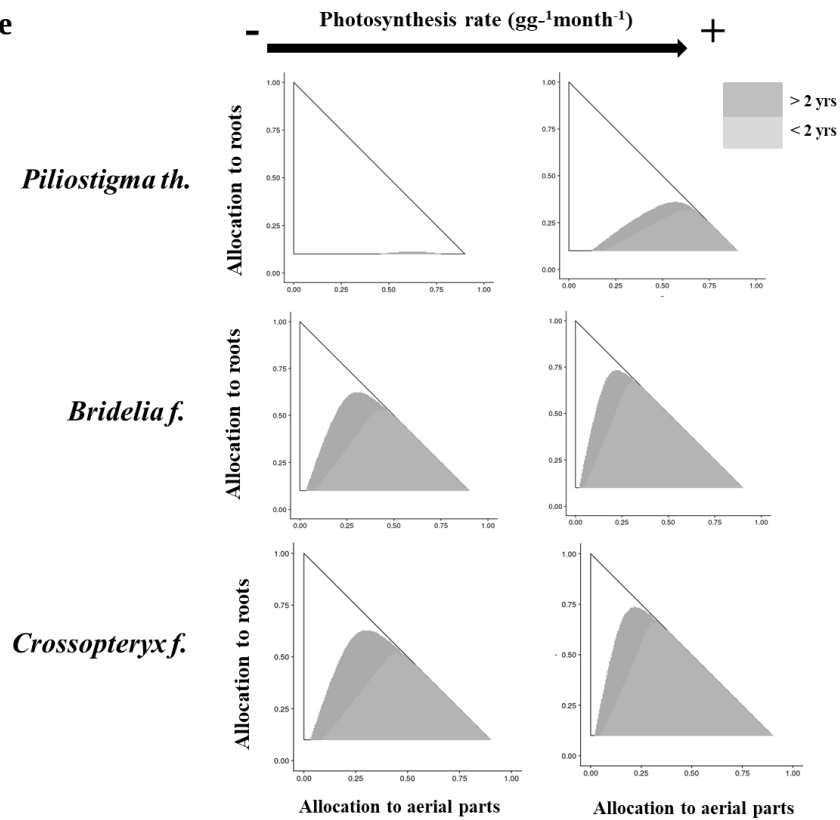
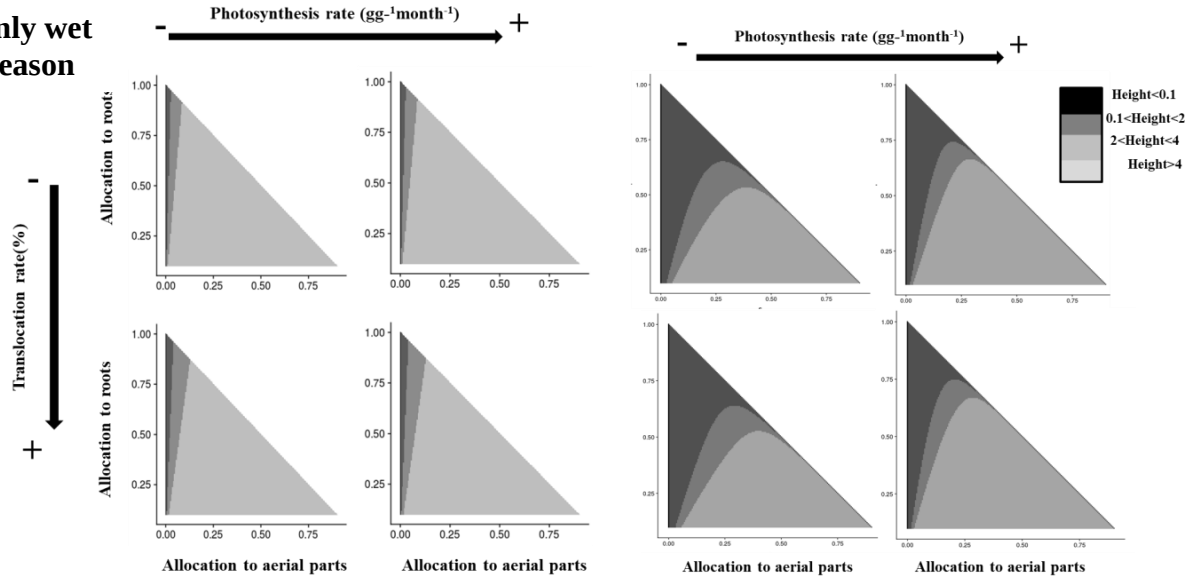


Figure 13 : Comparison of the time to reach 2m for *Bidelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga* and *Piliostigma thonningii*, according to the rate of allocation to belowground parts (y axis) and the rate of allocation to aerial parts (x axis). Panel and axis description as in figure 8.

(A) Only wet season



(B) Wet + season

(C) Wet + dry + fire

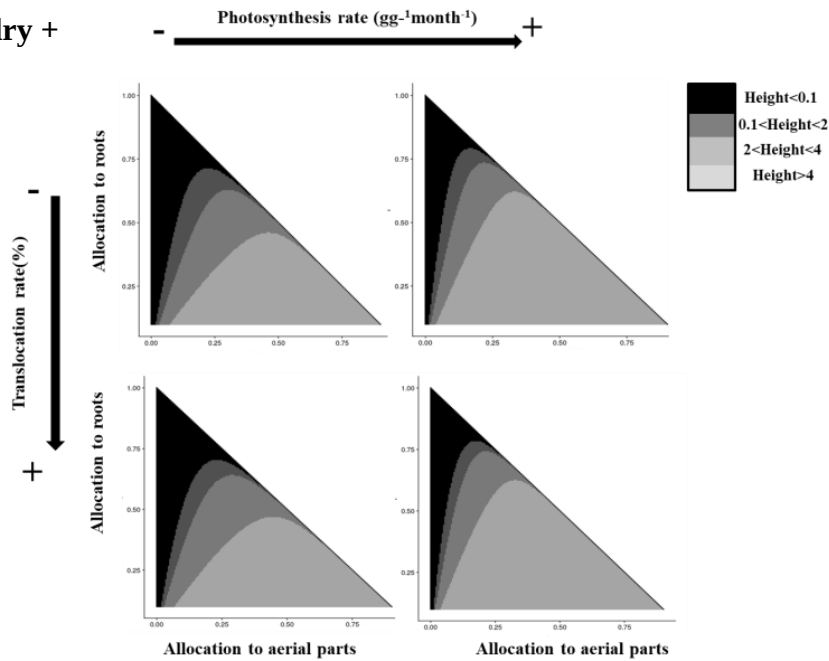


Figure 14 A, B and C : Comparison of allocation strategies between three simulations for *Crossopteryx febrifuga*, according to plant architecture after 50 yr old for 4 combinations of photosynthesis rate (a) and translocation rate of reserves (b). Panel and axis description as in figure 8.

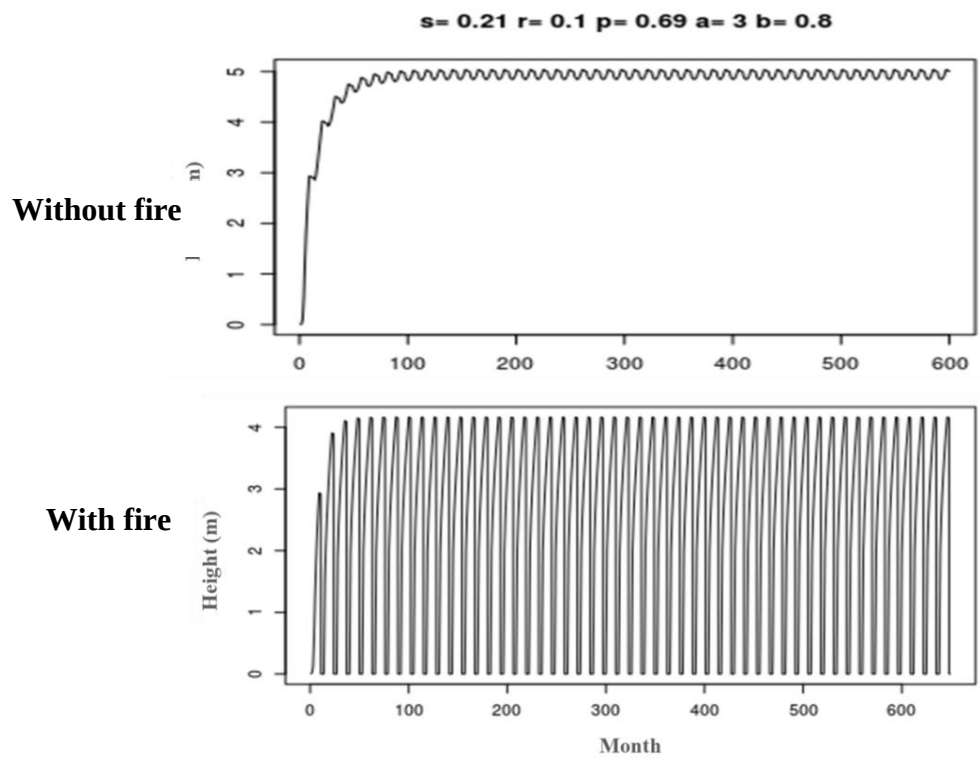


Figure 15 : Comparison of resprout growth rate (by utilization of resprout height) of *Crossopteryx febrifuga* resprout height for 50 yr (600 month) with and without fire when $a = 3 \text{ gg}^{-1}\text{month}^{-1}$ and $b=0.8$, allocation to belowground parts $r = 0.1$ and allocation to reserves $p = 0.69$ and allocation to aerial parts $s=0.21$.

Chapitre III

III. Est-ce une bonne stratégie pour les rejets de produire plusieurs tiges lors de la repousse ?



(Photo de Sébastien Barot, Savane de Lamto, Côte d'Ivoire)

Dans le chapitre précédent il s'agissait de modéliser l'allocation des ressources carbonées d'un rejet produisant une seule tige après le passage d'un feu.

Le premier résultat majeur est que l'allocation aux parties aériennes et principalement aux feuilles est déterminante et permet une croissance rapide après le feu. Ceci est dû au fait que les feuilles sont la seule source d'assimilats qui peuvent ensuite être transformés en structures résistantes au feu. Le modèle suggère également que le feu ne ralentit que faiblement la croissance de la plante, comparé à l'effet de la saison sèche.

Ayant constaté sur le terrain que certains rejets avaient plusieurs tiges, je me suis posé la question de savoir pourquoi certaines plantes se régénéraient avec une seule tige et d'autres avec plusieurs. J'ai alors généralisé le modèle précédent en modélisant l'allocation des ressources d'un rejet ayant plusieurs tiges après le feu.

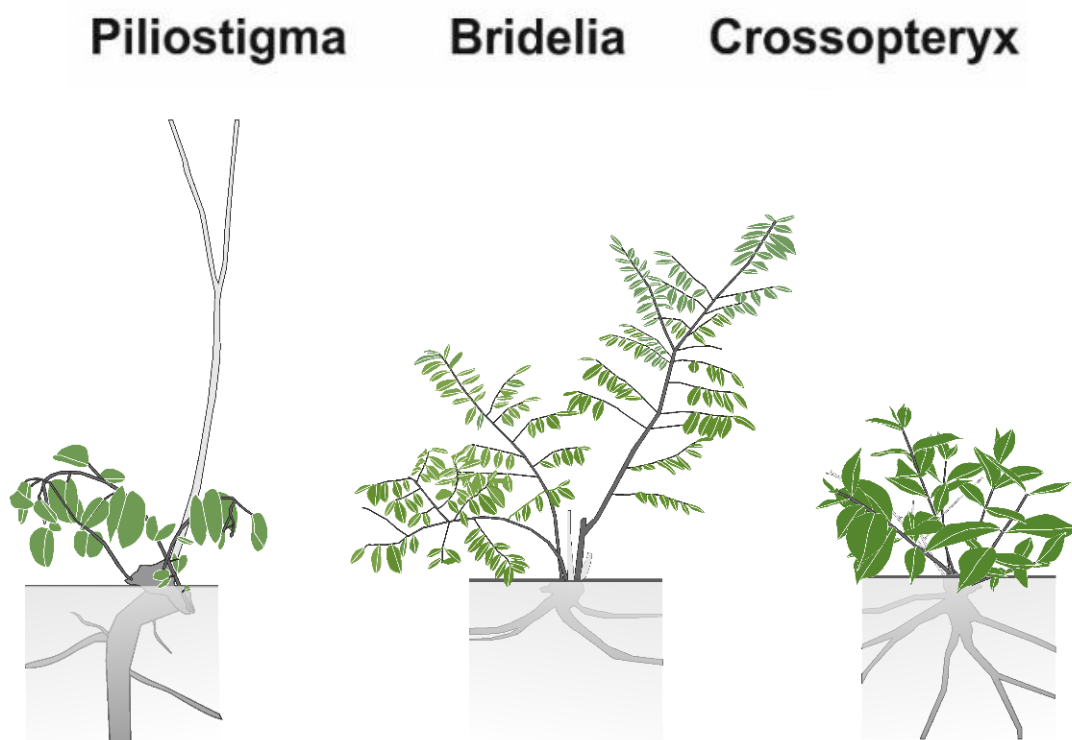


Figure 16 : Rejets avec plusieurs tiges de nos 3 espèces étudiées.

Le chapitre répond aux questions suivantes :

1. Quelle est l'effet du nombre de tiges sur l'allométrie de la biomasse des feuilles et des tiges. En particulier, augmenter le nombre de tiges permet-il d'augmenter plus

rapidement la production de biomasse foliaire par unité de tige et donc la photosynthèse ?

2. Quel est l'effet du nombre de tiges sur la hauteur du rejet, donc sur sa capacité à échapper plus vite aux flammes ?

J'ai alors étudié les effets du nombre de tiges (1, 2, 4 et 8 tiges) sur la biomasse de feuilles, qui caractérise la capacité photosynthétique de la plante, et la hauteur des rejets, qui caractérise sa capacité à échapper au piège du feu (fire trap) assez rapidement.

Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article en vue d'une publication dans un journal scientifique de rang A.

Is it a good strategy for trees to grow multiple resprouts in a fire-prone savanna?

Jean-Philippe Akpoué¹, Sébastien Barot¹, Xavier Raynaud¹, Jacques Gignoux¹

¹*Institute of Ecology and Environmental Sciences, CNRS UMR 7618, 4 place Jussieu, bât. 44-45, CC 237, 75005 Paris, France*

Kouadio.akpoue@upcm.fr ; sebastien.barot@ird.fr ; xavier.raynaud@sorbonne-universite.fr ; jacques.gignoux@sorbonne-universite.fr

Abstract

In fire prone ecosystems, trees develop strategies such as resprouting to regrow after topkill: they quickly grow back from belowground storage structures. This capacity is a tolerance trait that confers persistence at the plant individual level, enabling them to survive diverse disturbance regimes.

In this study, our main objective was to compare how contrasting carbon allocation strategies to one or several resprouting stems may allow an individual tree resprout to reach a height of 2 m. We simulated the growth of a resprouting deciduous young tree with 1, 2, 4 and 8 stems that allocates its photo-assimilates during the vegetation season to reserves, belowground and aboveground parts (leaves and stems). As savannas are found under highly seasonal climates, the model considers that trees are leafless during the dry season, when fire occurs, and resuming growth is only possible thanks to reserves. Stem architecture influences resprout growth strategy to escape the fire trap.

Our analysis suggests that the number of stems of resprouts has a positive effect on total biomass production per stem length, but this is too small to give multiple-stem individuals an advantage in terms of the height of the tallest stem. Thus, in fire prone savanna, it will be profitable for resprout to make more stems to produce more leaves and biomasses quickly, and after investing in one stem to maximize its growth and escape fire trap by using early height growth strategy. Field experiments and measurements would be desirable to compare them with our model results concerning the effect of the stem number on resprout biomass production as well as the effect on its growth.

Key words: Savanna, resprouting, fire, biomass allocation strategy.

A. Introduction

Savanna functioning is determined by interactions between plants (trees and grasses), disturbances and resources availability (Grady & Hoffmann, 2012; Sankaran et al., 2005; Scholes & Archer, 1997). In savannas, fire is a major disturbance (Anderson et al., 1996) and sometimes occurs more than once a year. Annual fire allows savannas to persist under humid climate (Sankaran et al., 2005). Thus, fire appears to be one of the most influencing factor determining the dynamics of wet savannas (Gillon, 1970), preventing trees recruitment and regulating competition between trees and grasses.

In response to fire frequency, trees have evolved strategies to survive in savannas (Bellingham & Sparrow, 2000; Bond & Midgley, 2001; Clarke et al., 2013) and escape the 'fire trap' (Bond & Keeley, 2005), i.e. the flame zone (usually from 0 to 2 - 3m high; (Menaut & César, 1979; N'Dri et al., 2014)). The fundamental strategy to survive fires is to maintain a belowground part that survives and stores enough reserves to resume growth after fire. The number of stems (per resprout) that regrow is species dependent (Hodgkinson, 1998) and likely involved in the strategy to cope with fires.

Savannas trees species have very high capacities to resprout (Lacey et al., 1982; Trollope 1982; Booysen 1984; Gignoux et al., 1997). Stems usually resprout from belowground parts after topkill. Resprouting ability is generally thought to increase with stem size (plant pre-fire diameter) (José M. Moreno & Oechel, 1993). This ability may also differ from species to species. In the resprouting process, if resprout biomass is allocated to a single stem, more than 60 % to aboveground biomass and less than 40 % to belowground parts are required for resprouts to escape the 'fire trap' (Akpoue et al., 2021).

Higgins et al., (2000) suggest that the survival probability of trees during fire is influenced by tree height only and not the number of its stems. Thus, they do not consider stem number of resprouts as an important factor for tree survival to fire even in the long term. However, if biomass is allocated to several stems, this can help maximizing leaf area production (Schutz et al., 2009). Indeed, having several stems can lead to a larger leaf surface, which could allow trees to grow higher and escape quicker the fire zone after several resprouting events. Allometric models show that stem mass increases more rapidly as a function of diameter than leaf mass (Tredennick et al., 2013), so resprouts with more stems have more leaf area than large ones and therefore more photosynthetic capacity per shoot mass (Nesmith et al., 2021).

Our main objective in this study was to compare two aboveground carbon allocation strategies of an individual tree resprout, one with a single stem and the other with 2, 4 and 8 stems. We do not compare to resprouts with more than 8 stems to stay as close as possible to field observation (where resprouts rarely have more than 8 stems) and to be more realistic. To do this, we compared the efficiency of these two strategies to allow the resprout to escape the fire trap in a long term and produce more biomass.

To reach this goal, we adapted the single-stem model by of Akpoue et al., (2021). We aimed at answering the following question:

- (1) does the ability to produce more than one stem during resprouting alter the ability to escape the fire trap?
- (2) does the ability to produce more than one stem during resprouting alter the ability to produce more biomass?

B. Materials and methods

1. Model description

The model consists in differential equations. It simulates the growth of trees in relation to their allocation of carbon between reserves, belowground and aboveground parts and the consequences of these strategies to produce more leaf biomass and eventually escape the fire trap. The model is based on Akpoue et al., (2021) model (Figure 7) and explores the impact of the production of more than one stem on the ability to produce leaf biomass and escape the fire trap in long term.

Different constraints are considered in the model to account for plant architecture:

- (1) belowground parts and stems limit reserve size,
- (2) the mass conservation is verified by all equations ($s + r + p = 1$) (Table 1),
- (3) leaf biomass is limited by stems biomass.

Resprouts are described by B_l, B_s, B_r and B_p that are respectively the biomass of leaves, stems, belowground parts (e.g., roots) and reserves pool (Figure 7). Stems and belowground parts

contain reserves. We take seasonality into account by considering an active growth during the wet season (9 months each year) and a dormant state during the dry season (3 months each year). Only during the wet season all compartments of resprout are present and leaves fix carbon by photosynthesis. During the dry season, stems lose their leaves. Fire occurs once per year during the dry season. At the beginning of the dry season, only belowground parts and stems remain. We defined G as the new biomass created during each time step and q the respiration cost for stems and belowground parts:

$$G = aB_l + bB_p$$

where a is photosynthesis rate in $\text{g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ and b is the translocation rate in $\text{g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ (Table 1). Respiration is proportional to the living biomass of belowground parts and stems whatever the season. We assume that it represents 15% of the biomass during the wet season and 1.5% during the dry season because the metabolism is lower during the dry season.

2. Generalization of the relation between stem and leaf biomasses due to architectural constraints

In this model, resprouts may have more than one stem and there is no direct translocation of photosynthates between stems during the growing season. Akpoue et al., (2021) assumed that:

$$B_l = \beta B_s^{\frac{1}{3}} \quad (1),$$

where B_l and B_s represent respectively the leaf and stem biomasses, considering that resprouts have only one stem with a paraboloid form. $f = h/d$ represents the ratio between resprout height (h) and diameter (d), e is the internode length for each species, n is the number of leaves per node, m the mean stem density for each specie and m_l the mean leaf biomass of a single stem (Table 1) and $\beta = (nm_l(8f^2/\pi m)^{1/3})/e$, represents a constant calculated for each species. For an individual tree with multiple stems (this model), we need to generalize the equation (1). To do this, we assume that for each species all stems are identical. For stem biomasses of a single new stem, we define:

$$B_l' = B_l/n_s \text{ and } B_s' = B_s/n_s,$$

Where B_l' , B_s' represent respectively the leaf biomass and the stem biomass of a single stem, n_s being the number of stems per resprout. The leaf/stem allometry of the first model (chapter II) applies here to each stem, so by substituting, we get:

$$B_l/n_s = \beta(B_s/n_s)^{\frac{1}{3}},$$

after simplification, the new allometric relationship between B_l and B_s for a resprout with n_s stems is :

$$B_l^3 = n_s^2 \beta^3 B_s.$$

Then we calculate the height h of each n_s stems.

The volume v of a stem is given by:

$$v = (\pi/8) h^2 / f^2 \quad (2)$$

In the case of n_s stems, we have :

$$v = B_l' / m = B_l / (m n_s) \quad (3)$$

Where m represents the stem density.

Hence, by equalizing (2) and (3), we found that :

$$h = (8f^2 B_l' / \pi m n_s)^{1/3}$$

3. Carbon allocation to reserves, belowground and aboveground parts in the new model.

We adapted the equations from Akpoue et al., (2021) to consider multiple stem resprout. We have for reserve (B_P) dynamic:

$$dB_P/dt = pB_{Plim}(aB_l + bB_P) - bB_P \quad (1)$$

Where p , a , b , $aB_l + bB_p$ and bB_p represent respectively allocation to reserve part, photosynthesis rate, translocation rate, available biomass at each step and part of belowground biomass which is translocated and $B_{Plim} = 1 - B_p/B_{Pmax} (B_r + B_s)$ represents the decrease in the transfer of assimilates to the reserves when the size of reserves becomes close to its maximum B_{Pmax} (we assume that B_{Pmax} corresponds to 65% of the total reserve biomass) (Figure 7).

For belowground biomass (B_r) dynamic:

$$dB_r/dt = r((1 - pB_{Plim})/(1 - p))(aB_l + bB_p) - qB_r \quad (2)$$

Where r and qB_r represent respectively allocation to belowground parts and belowground respiration cost.

For leaf biomasses (B_l) dynamic:

$$dB_l/dt = s[n_s^2\beta^3/(n_s^2\beta^3 + 3B_l^2)] [(1 - pB_{Plim})(aB_l + bB_p)]/(1 - p) \quad (3)$$

Where s represents allocation to aboveground part and $sn_s^2\beta^3/(n_s^2\beta^3 + 3B_l^2)$ represents specificity allocation to leaves and $\beta = (nm_l(8f^2/\pi m)^{1/3})/e$ (parameters in Table 1) calculated by constant parameters form each species.

For stem biomasses (B_s) dynamics:

$$dB_s/dt = s[3B_l^2/(n_s^2\beta^3 + 3B_l^2)] \left[((1 - pB_{Plim})(aB_l + bB_p))/(1 - p) \right] - qB_s \quad (4)$$

Where s represents allocation to all stems.

4. Simulation experiment

Parameters (Table 1) and species (*Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga* and *Piliostigma thonningii*) are the same as in Akpoue et al., (2021). We explored all possible combinations of the values of biomass allocation parameters (r, s and p ; Table 1) between 0 and 1 with a step of $5 \cdot 10^{-3}$. The photosynthesis rate is $2 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ because it seems to be more realistic in comparison with field observation and translocation rate $b = 0.9 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ as suggested in Akpoue et al., (2021), B_{Pmax} was assumed to represent 65% of reserve compartment stems and belowground parts ($B_s + B_r$). Then, we simulated resprouts with 1, 2,

4 or 8 stems where each stem of a resprout received an equal share of photosynthates. Simulations were run for 50 years using a monthly time step and fire occurred once per year. R package deSolve (Soetaert et al., 2010) under R 4.0 (R Core Team, (2021)) was used to integrate differential equations numerically. Output variables were:

- resprout stem maximum height by stem number in the fiftieth year before fire,
- and leave biomass production per stem unit in 50th years.

C. Results

1. Effect of stem number on resprout maximum height

In all cases, there was negative effect of stem number on stem maximum height. Thus, resprouts with 1 stem grow respectively higher than resprouts with 2, 4 or 8 stems.

Crossopteryx febrifuga (red line) and *Bridelia ferruginea* (blue line) always grow above the fire trap (2 m) whatever their number of stems, however their maximum height tends to decrease with increasing number of stems (at least 50% of their original size from 1 to 8 stems) than *Piliostigma thonningii* when resprout have more stems (Figure 17).

Also, we note that we can get the same results (figure 17) without simulation when we just take the equation $h = (8f^2 B_l' / \pi m n_s)^{1/3}$ (founded in B.2 of this chapter) and replace n_s by 1, 2, 4 and 8 stems. Thus, with 2 stems it is 0.8 times smaller than with 1, and it takes 8 to be half.

2. Effect of the stem number on leaf biomass production

In all cases, there was a positive relationship between the stem number and leaf biomass production (Figure 18) per stem unit. B_l/B_s . Finally, the 3 species do not have the same leaf biomass per stem unit production but display the same pattern with a hint of convergence towards the same point $y = 0.325$ when resprout have more than 8 stems.

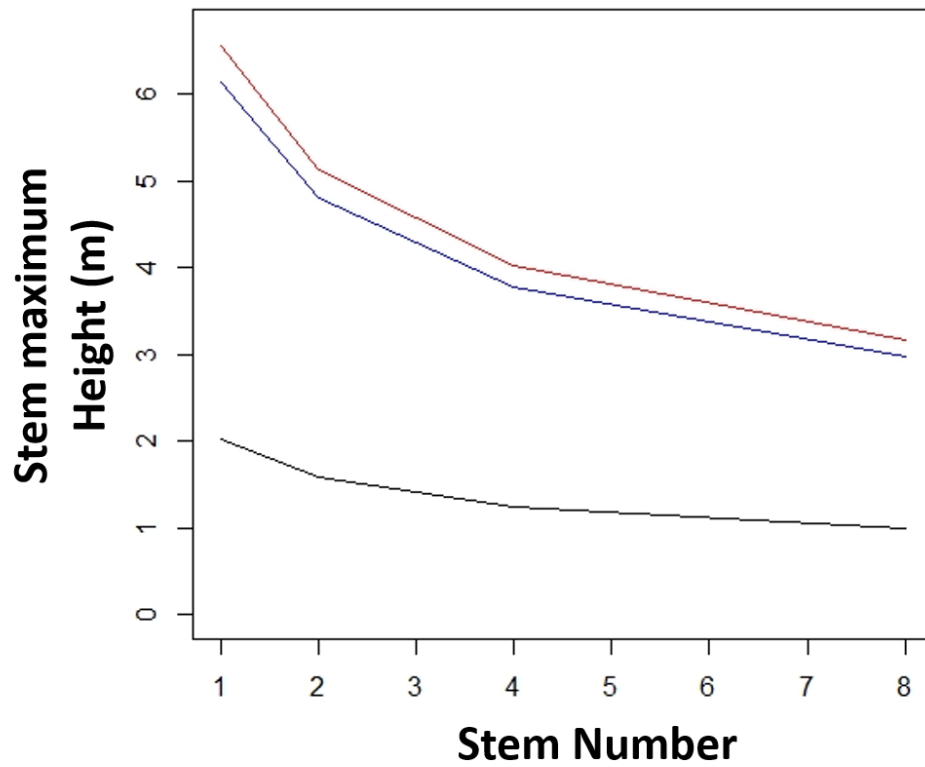


Figure 17 : Effect of the stem number on stem(s) maximum height (m) for all biomass allocation strategies of 50 years old for *Crossopteryx febrifuga* (red), *Bridelia ferruginea* (blue) and *Piliostigma thonningii* (black), for photosynthesis rate $a = 2 \text{ g g}^{-1}\text{month}^{-1}$ and translocation rate of reserves (b) $b = 0.9 \text{ gg}^{-1}\text{month}^{-1}$. y axis: stem maximum height, x axis: stem number.

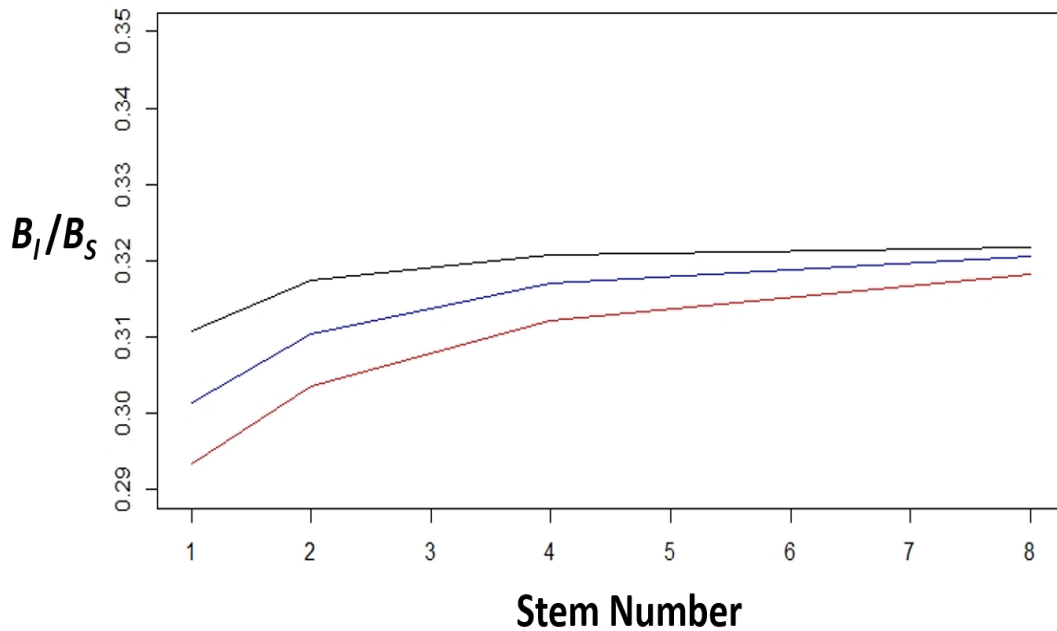


Figure 18 : Effect of stem number on leaf biomass per unit stem production (B_l/B_s) during 50 years for *Bridelia ferruginea* (blue), *Crossopteryx febrifuga* (red) and *Piliostigma thonningii* (black).

D. Discussion

Our goal was to compare how carbon allocation to more than one stem affects both the capacity to escape the fire trap in the long term and the biomass production per stem unit of savanna trees in fire prone ecosystem.

1. The stem number reduces resprout height growth capacity

In our results, the fewer stems a resprout has, the higher these stems are (Figure 17). This result is supported by Maguire & Menges (2011) who found in their experiments a negative correlation between the relative height growth rate and stem number of plant.

Based on these experiments results and ours (model results), resprouts with less stem production strategy appears more competitive for quickly growth to escape the fire trap than those with multiple stems. We certainly need more experiments and model simulations to support this assertion.

One explanation of this results is the fact that with biomass allocation strategy in a few stems, resprouts concentrate all biomass in fewer stems and have less maintenance and respiratory cost for each of them. This strategy gives to resprouts a competitive advantage for height growth in comparison to resprouts with several stems production which have constraint to share their biomass in many stems. Smith et al. (1992) argued that there were no strong physiological differences in terms of rates of photosynthesis and transpiration, between resprouts with less stems (reseeders) and those with many stems (resprouters). He argued that there are additional respiratory costs to maintaining a bud-bank. Also, many different allocation dynamics in reseeders and resprouters has been noted by Hansen et al., (1991). Based on these physiological observations, Midgley, (1996) suggest that resprouts with less stem tend to be taller than those with many stems because the diversion of resources to many stems and to the maintenance of a bud-bank, is likely to reduce the resources available to maintaining vertical extension of a single stem. Also, multi-stemmedness may result in weaker support for each stem than would be the case for a single-stem and this too reduces the height to which resprouts can grow.

2. The increase of stem number influences positively leaf biomass production of resprout

Our results showed that, for all studied species, the more a resprout has stems, the higher the total leaf biomass and leaf biomass production per stem unit (Figure 18).

When we take the $B_l^3 = n_s^2 \beta^3 B_s$ equation where B_l , B_s , n_s et β represent respectively the leaf biomass, the stem biomass, the stem number, and the constant calculated previously. We can see that, when the resprout has more stem n_s , then n_s^2 increases, which leads to an increase in the product $n_s^2 \beta^3 B_s$ which represents the resprout total leaf biomass.

Also, as shown in Figure 18, the more the resprout has stems, the more B_l/B_s ratio increases. This mean that, the leaf biomass production per stem of the resprout is maximized when resprout has several stems. Thus, having several stems, probably allow the resprout to minimize the parts of the unified stems to make nodes to produce the leaves, then to produce biomass by photosynthesis and help resprout to escape fire by allocation to above ground part more than 60 % as suggested by Akpoue et al., 2021.

Neke et al., (2006) found the opposite relationship of our results. According to their results from field measurements, the number of stems produced per plant is positively influenced by plant leave biomass production. Thus, not stem number which influence positively plant biomass production according to their results even if they do not see this part on their study. Also, several studies have explored the effect of resprouts pre-fire size on its post-fire production (Aspinall, 1960; Bosela et al., 2018), but no studies, to our knowledge have been carried out on the relations between resprout stem number and biomass production after fire only.

Finally, the fact that our 3 study species do not have the same leaf biomass per stem unit production but display the same pattern with a hint of convergence towards the same point $B_l/B_s = 0.325$, allows us to speculate that an optimal B_l/B_s ratio increases ratio could exist for all resprouts regardless of the species when this resprout has several stems. Thus, resprout with the optimal stems will be selected for the next population for these species. This eventuality could be tested in a future model on resprout leaf biomass production per stem unit.

3. Is there a good or best allocation strategy between resprout with one stem and those with more than one stem?

Although our model does not take them into account, several other mechanisms could explain the fact of observing in the field different types of biomass allocation strategies using either the same resprout at different times, or by different resprouts at the same time.

According to Bellingham & Sparrow, (2000) and Götmark & Jensen, (2016) a multi-stemmed resprout strategy gives to resprouts a competitive advantage over single-stemmed trees. This result support our results as we found that resprouts with more stems have greater leaf biomass production per unit (Figures 18). Also, a stem competition between two resprouts tends to have more severe effects on resprout leaf biomass production in time (Aspinall, 1960; Martin & Field 1984). It is therefore clear that pre-disturbance tree or resprout size, height and both pre- and post-disturbance competition may simultaneously affect the establishment, growth and survival of individual resprouting trees (Matula et al., 2019). With buds protection and resources (BPR) framework based on bud bank location, protection, and how buds are resourced, Clarke et al., (2013) show that resprouts stem number depend on the position of buds and the location of resprouting shoots after fire because bud location is a primary constraint for resprout to grow after fire. Thus, plants which have several buds protected from fire will have a resprout with several stems. Here, our model allows to simulate resprout biomass production and its ability to escape fire trap by growing according to its post-fire situation (with stems), not its pre-fire situation. But it will be interesting to integrate the above-mentioned mechanisms in our model to build a stronger model with many mechanisms.

A possible hypothesis concerning a long term allocation strategies to escape fire trap for resprouts would be to invest quickly in more than one stem, but not too much, to produce robust and strong stems (diameter resistance) and more biomass quicker, and later invest in a single stem (Nesmith et al., 2021). This would allow them grow quicker and escape the fire trap. In fact, a resprout developing fewer but more robust stem (a strategy that could be adopted by inherently fast- growing species) may be better suited to reach a disturbance- resistant size than a resprout apportioning to multiple smaller stems, particularly in fire-prone ecosystems where topkill is strongly size-dependent (Higgins et al., 2000a).

Another possible hypothesis could be that, when a resprout has several stems with 1 or 2 stems located in the middle of the others, the latter will suffer less damage from fire compared to those

which are peripheral. This could be also explained by the fact that with several stems, it would have an increased proximity between grasses (main fuel of the fire in savannah) and the resprout stems in the periphery than that those in the middle, thus protecting them potentially from the flames of fire.

E. Conclusion

Our model allows to study how resprouts stem number influences resprout leaf biomass per stem unit and stem growth in height (resprout survival) in fire prone savanna.

Our analysis suggests that producing more than one stem has a positive effect on resprout total leaf biomass production per stem unit, but this advantage is too small to give multiple-stem individuals an advantage in terms of the height of the tallest stem and their capacity to escape the fire trap. Thus, in fire prone savannas, it will be profitable for resprouts to grow more stems to eliminate others resprouts by competition (for light in our model) and later in their life story to invest in a single stem to maximize its growth in height and escape the fire trap.

To consider this new strategy, the addition in our model of the following mechanisms would be desirable:

- (1) change of stem production strategies during a determined period (resprout will produce one stem in a certain period, then it will produce more than one stem, or do the contrary) and,
- (2) go to the scale of the population to integrate the competition between resprouts for light (to produce biomass by photosynthesis) and space, and,
- (3) finally, consider the role of the underground parts in the absorption of carbon by plants and the competition for aerial carbon and competition for nutrients.

Field experiments and measurements would be also desirable to compare them with our model results concerning the effect of the stem number on resprout biomass production as well as the effect on its growth.

Acknowledgements

We would like to acknowledge the financial support of the Ministry of Higher Education and Scientific Research of Côte d'Ivoire. We also thank Sorbonne University and Institute of Ecology and environmental sciences of Paris (iEEs-Paris) for the provision of the logistics necessary for this PhD project.

Chapitre IV

IV. Modélisation de la dynamique d'une population de rejets de rejets dans une savane sujette au feu.



(Photo de Guillaume Simioni, Savane de Lamto, Côte d'Ivoire)

Dans le chapitre précédent il s'agissait de modéliser l'allocation des ressources carbonées créées par photosynthèse d'un rejet avec 1, 2, 4 et 8 tiges après le feu.

Le premier résultat majeur est que les rejets ayant plusieurs tiges produisent plus de biomasse foliaire par unité de tige et au total que les rejets en ayant moins par rapport à leur biomasse de tige : l'allométrie biomasse de tiges / biomasse de feuilles est donc modifiée. Il a aussi été montré que les rejets avec moins de tiges croissent plus vite en hauteur que ceux en ayant plusieurs. Il apparaît donc avantageux qu'un rejet fasse plusieurs tiges résistantes dans un premier temps afin de produire plus de biomasse en excluant les voisins par compétition pour ensuite investir ses ressources dans une seule tige afin de grandir et d'échapper plus rapidement au piège du feu appelé « fire trap ».



Figure 19 : Population de rejets avec une et plusieurs tiges de nos 3 espèces étudiées.

La plupart des arbres de savane étant capables de produire de nouvelles tiges une fois que leur biomasse aérienne a brûlé durant un feu, j'ai alors paramétré et simulé un modèle de dynamique des populations de rejets avec le Logiciel 3worlds (Logiciel de modélisation individu-centré utilisant le langage Java).

Le but est d'étudier la dynamique des populations de rejets de plusieurs espèces et de comparer leur stratégie au niveau de l'individu et de la population pour l'allocation de leur biomasse lors de la phase végétative après le feu.

Ce chapitre cherche à répondre aux questions suivantes :

1. Les stratégies d'allocation de biomasse à succès au niveau individuel des rejets sont-elles toujours à succès dans une communauté d'arbres ?
2. Existe-t-il une stratégie au niveau des populations permettant aux rejets de résister et survivre au feu ?

Je présente dans ici ma thèse la stratégie de modélisation, le plan d'expérience et les premiers résultats sous forme d'un article en préparation pour une soumission une fois terminé.

Modeling the dynamics of resprouting trees in a fire-prone savanna

Jean-Philippe Akpoué¹, Sébastien Barot¹, Jacques Gignoux¹ ¹*Institute of Ecology and Environmental Sciences, CNRS UMR 7618, 4 place Jussieu, bât. 44-45, CC 237, 75005 Paris, France*

Kouadio.akpoue@etu.sorbonne-universite.fr; sebastien.barot@ird.fr;
jacques.gignoux@sorbonne-universite.fr

Abstract

Savannas are spatially structured ecosystems dominated by a dense layer of C₄ grasses and C₃ trees and are geographically present in both temperate and tropical areas. Fire is a key factor driving the distribution of this ecosystem. In fire-prone ecosystems, resprouts allocate more resources to belowground structure and store large carbohydrate reserves for resprouting after fire. They also, allocate more biomass to aerial parts to quickly grow and escape fire trap. Based on the previous studies carried out at the individual level (Chapter II and III), we present here a new model linking tree resources allocation and resprout strategies to their growth and their population dynamics. We added to our previous model, the stem survival in relation to its resistance to fire depending on the height and diameter of resprouts and the stochastic aspects of the occurrence of fire.

The objective of this study was to simulate the dynamics of a population of resprouting savanna trees in a stochastic disturbance context. These tree resprouts have one or many stems. We use Menaut et al., (1990) plant survival and competition model, coupled to our sub model for growth and resprouting after disturbance (Akpoue et al., 2021) (Chapter II and III). We aim at answering the following questions: what is the dynamics of a resprouting tree population in a fire prone savanna? In other words, what is the interaction between fire and vegetation structure and composition in time with our new model? Results will help us to determine the impacts of the resprout dynamic on the dynamics of tree population.

Key words: Savanna, resprouting population, fire, biomass allocation strategy.

A. Introduction

Savannas are spatially structured ecosystems dominated by a dense layer of C₄ grasses and C₃ trees and are geographically present in both temperate and tropical areas (Scholes & Archer, 1997). In Savannas the continuous grass layer is dominated by woody individuals at variable densities and promotes the recurrence of fire (Frost et al., 1985). Fire is a key factor driving the distribution of many of the world's vegetation communities (Wilson et al., 1994; Bond & Keeley, 2005), through interactions with vegetation composition and structure (Araújo et al., 2017; Paul et al., 2016). Fire has operated for many millions of years (McLauchlan et al., 2020). It consumes aboveground plant biomass (green or dead) and transforms organic nutrients into forms available to plants (e.g. Potassium, Phosphorus) or volatilizes them (e.g. Nitrogen).

In fire-prone ecosystems, resprouts allocate more resources to belowground structure than to shoot biomass and store more carbohydrate reserves for resprouting after fire than do reseeders (Bowen & Pate, 1993; Peter et al., 2005). Thus, savanna trees are able to quickly grow back after topkill from belowground storage structures such as lignotuber (Schutz, et al., 2009). Topkill is mainly due to fire (Bellingham & Sparrow, 2000; Wigley et al., 2009; Bond & Midgley, 2003), and herbivores (Sankaran et al., 2005).

The resprouting ability depends on the severity of disturbances (Clarke & Knox, 2014), on their impact on the aboveground biomass and their capacity to mobilize resources stored in belowground structures (Clarke & Knox, 2014). The ability to grow back (resprouting) is a tolerance trait that confers persistence to plant individuals, enabling them to survive diverse disturbance regimes (Clarke et al., 2013). At the community level, this gives rise to an ecosystem that is resilient to severe disturbances such as very frequent fires. In resprouting species, Akpoue et al., (2021) found that allocation to leaves after plant topkill is also determinant for resprout survival as leaves are the primary source of assimilates that can then be turned into fire-resistant structures (reserves and roots). Moreover, they found that fires only weakly slow down tree growth compared to dry seasons.

Akpoue et al., (2021) (Chapter III) found that the number of stems of a resprout has a positive effect on the total biomass production per stem length, but this advantage is too small to give multiple-stem individuals an advantage in terms of the height of the tallest stem. These two models of resprout biomass allocation strategies are at the individual level.

As we know, there are different levels of observation and study in ecology, from the scale of individuals, species, and population to the scale of community or biome, depending on specific question you want to answer. Thus, based on the previous studies carried out at the individual level, we present here a new model linking tree resource allocation and resprout strategies to their growth and the dynamics at the population scale. We added to our previous model, the stem survival in relation to its resistance to fire depending on the height and diameter of resprouts and the stochastic aspects of the occurrence of fire

The objective of this study was to simulate the dynamic of a population of resprouting savanna trees in a stochastic disturbance context. These tree resprouts have one or more stems. We use (Menaut et al., 1990) plant survival and competition model. A sub model for growth and resprouting after disturbance is considered (Akpoue et al., 2021). We considered three resprouting savanna species: *Crossopteryx febrifuga*, *Bridelia ferruginea* and *Piliostigma thonningii*. These three species represent 90% of the tree cover in Lamto Savanna (Menaut & César, 1979). Model aims to understand resprouting tree population dynamic in fire prone savanna with stochastic disturbance events.

We aim at answering the following questions: what are trees resprouting population dynamic in fire prone savanna? In other words, what is the interaction between fire and vegetation structure and composition in time with our new model?

Results will help us to determine the possible impact of resprout dynamics on tree population, then on savanna ecosystem dynamics.

B. Materials and methods

1. Model description

The model (Figure 20) simulates the population dynamics of resprouts having one or more than one stem in savanna submitted stochastically to fires. The model is based on two life history stages: (1) seedlings (defined by the presence of cotyledons, or the appearance on a previously vacant place correlated with small size), and (2) adult trees (individuals with aboveground perennial structure, i.e. with a fire resistant trunk).

Resprout individuals are characterized by six state variables: leaf biomass (bmL), stem biomass (bmS), roots biomass (bmR), reserve (reserve), stem height (h) and stem diameter (d). Survival constraints depends on fire resistance.

Accounting for plant architecture (Akpoue et al., 2021):

- (1) the size of belowground parts and stem limits the size of the reserve compartment.
- (2) the sum of the allocation coefficients (Table 1) is equal to 1 due to mass conservation.
- (3) the stem biomass limits leaf biomass as leaves are carried by the stem.

Resprouts can resist to fire thanks to their height (taller than 2m) and diameter (in relation to bark thickness)(Gignoux et al., 1997, Hoff mann et al., 2003; Ibanez et al., 2013) and belowground parts mobilize nutrients for resprouts growth (Simioni et al., 2000).

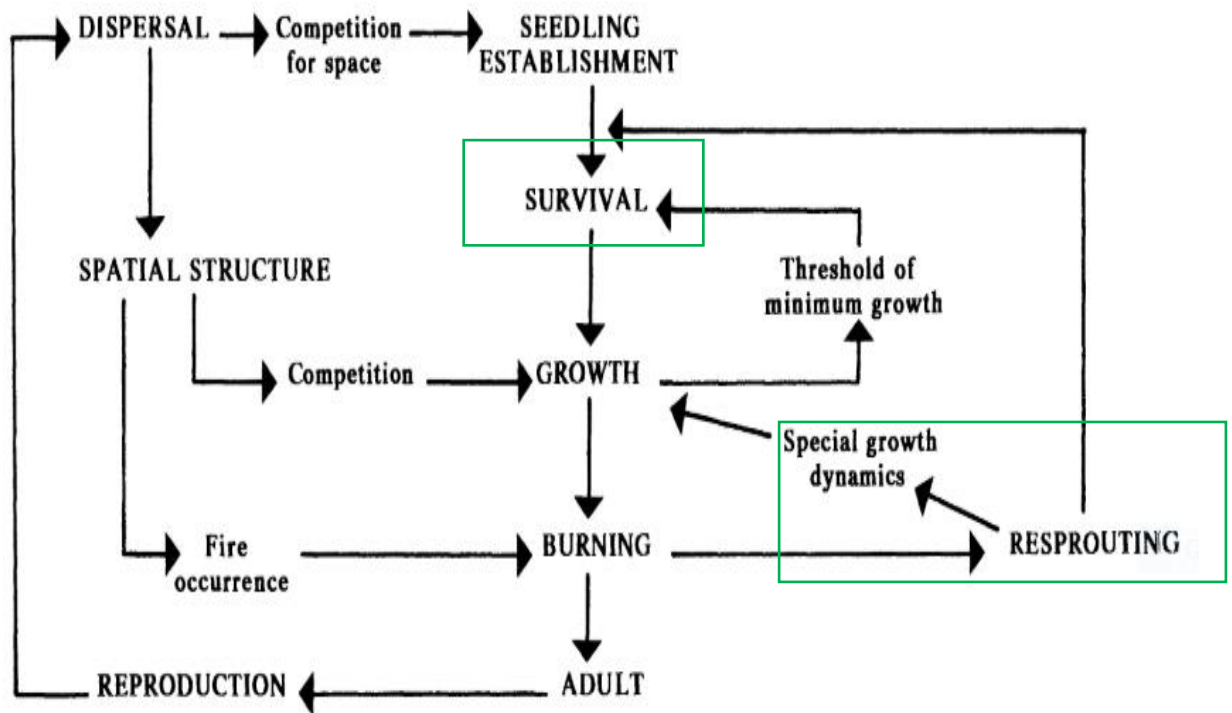


Figure 20 : resprout model description (Menaut et al., 1990), the green box represents the Sub model from Akpoue et al., (2021).

The model has been implemented with 3worlds, a software developed by Gignoux et al., (2005). 3worlds implements the concepts developed in Gignoux et al., (2011) and Gignoux et al., (2017). We used this platform because it aims to provide ecological modellers with a simulation tool that allows to describe simply but in detail a complex system, to provide quick feedback while building model, to smoothly scale up to large simulation experiments and to facilitate model comparison.

The different steps of a model iteration are:

- Time is running on a yearly cycle with a monthly time step (9 months of rainy season and 3 months of dry season).
- We start with a resprout or seedling that grows during the vegetative season.
- This seedling will be exposed to fire in the 10th month of the year corresponding to the dry season as in Akpoue et al., 2021.

However, the model gives the possibility to set fire at any time since it is defined by a probability of ignition.

- A curve of fire temperature profile is defined. To do this, the Gamma distribution was used for the distribution of high temperatures (z) at one point of space as follows:

$$f(z, \alpha, \theta) = (z^{\alpha-1} e^{-z/\theta}) / (\Gamma(\alpha) \theta^\alpha) \text{ with } z > 0, \alpha > 0 \text{ and } \theta > 0.$$

Where Γ is gamma function evaluated at α , and α , θ and z are respectively shape parameter, rate parameter and temperature height. These parameters will be found numerically with 3worlds software.

The resistance of the stems to this fire is captured by the lethal temperature curve (temperature at which the part of the resprout is destroyed if exposed to fire) adapted from (Gignoux et al., 1997) (Figure 21).

- The resprout was able to resist to fire due to its diameter. We deduced from Gignoux et al., (1997) (Figure 21) the fire-resistant diameter that at a maximum temperature of 1000 °C is no more than 40 mm for *Crossopteryx*, 60 mm for *Piliostigma* and 80 mm for *Bridelia*.

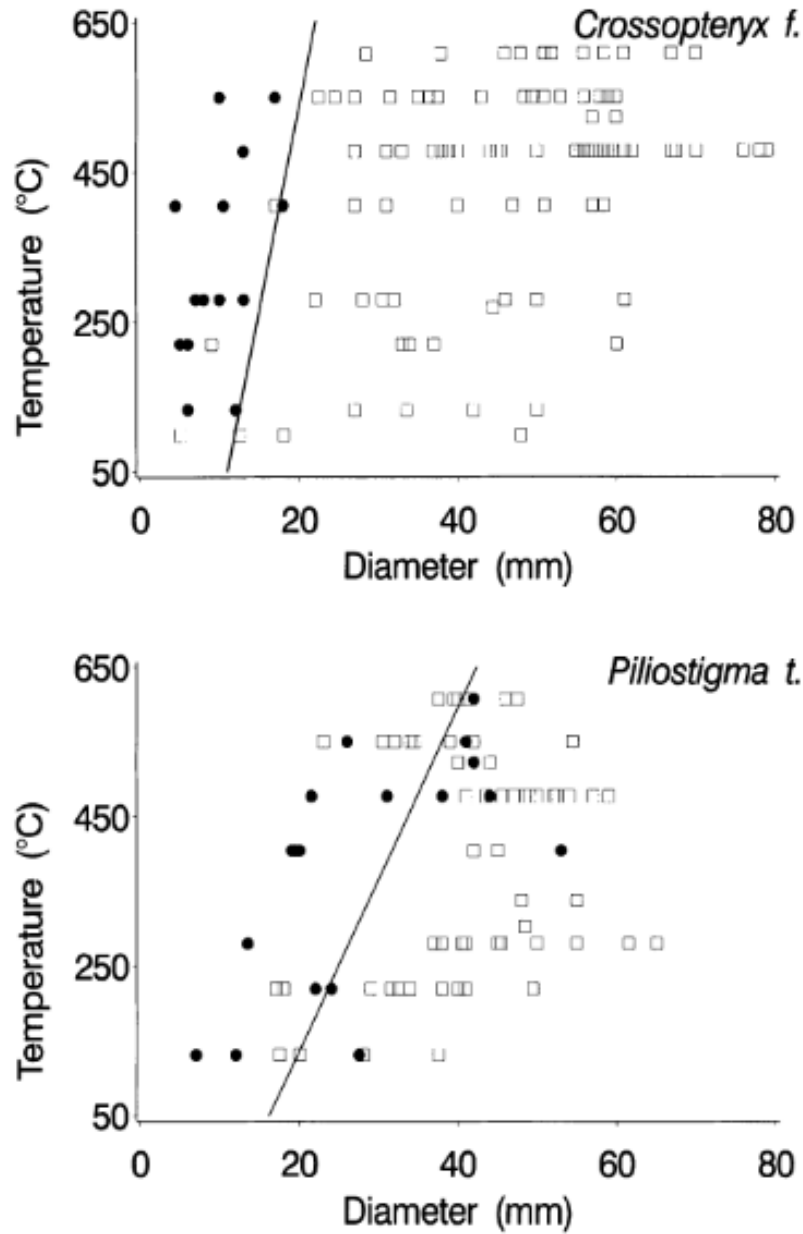


Figure 21 : Lethal temperature curves of *Crossopteryx* and *Piliostigma*. (Gignoux et al., 1997).

- The lowest intersection point between the temperature profile and the lethal temperature curves is identified (Figure 22).
- This yields the regrowth height (height Z of resprout: $Z \mid T(Z) \leq T_l(Z)$ where T represents the resprout lethal temperature and T_f is fire temperature (Figure 22); from which the remaining stem volume after fire is computed: $v = \pi d^2 \frac{(h-Z)}{8}$; and the remaining biomass is obtained by multiplying by the wood density m .

- Once in adulthood, the plant can finally reproduce and disperse its seeds around it.
 - There is competition between plants in the colonization of their seed through space.
- Once the plant is fire resistant, it continues to grow from its regrowth height until the next fire.

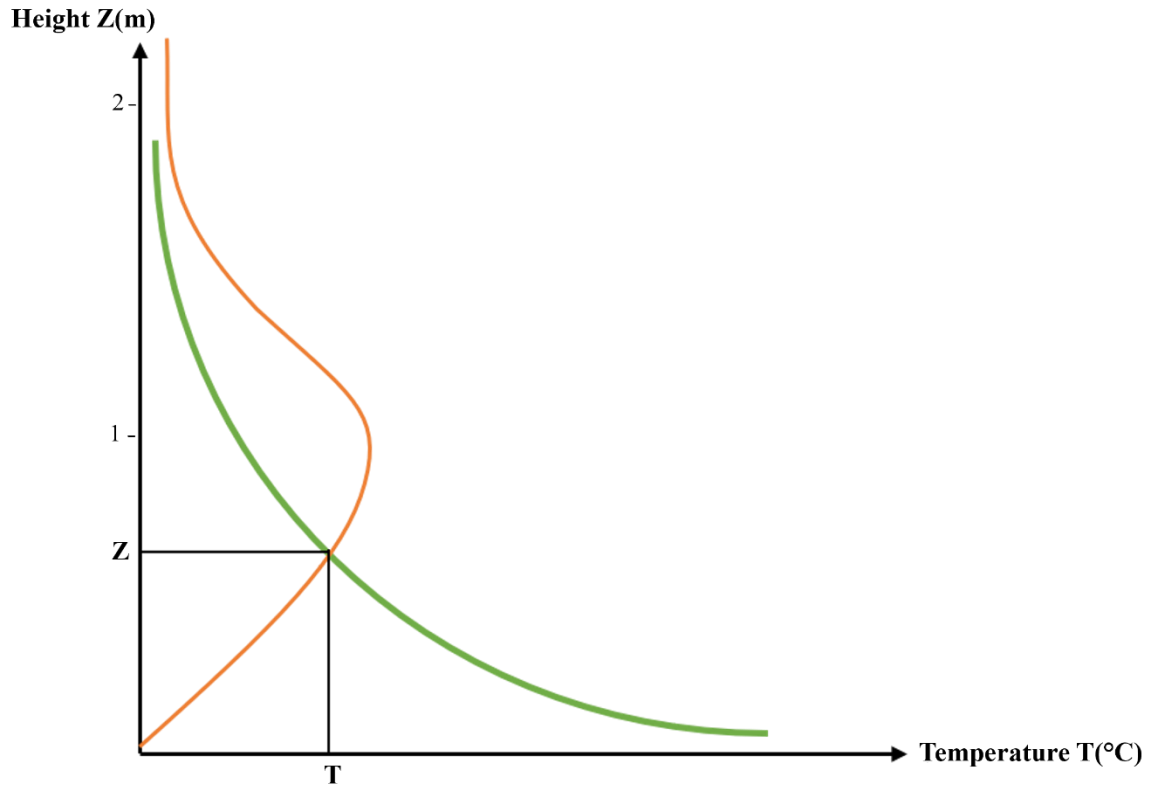


Figure 22 : Illustration of the determination of the lethal temperature of the release. The temperature profile is in green and the plant's response in orange. We can see that at the maximum temperature plant height is too small compared to when temperature is minimum.

2. Simulation experiment

The purpose is to study the structure over time of a tree population composed of at least 2 species. In our case, we will use 3 species, *Crossopteryx febrifuga*, *Bridelia ferruginea* and *Piliostigma thonningii* as in Chapter II and III.

There are two parts in simulation experiments.

The first part is about an individual level resprout with diameter and length resistance (Figure 21). We did this simulation to be sure that 3worlds can simulate our model at first

community level which is individual. Simulation parameters were $a=1.4 \text{ g.g}^{-1}\text{month}^{-1}$, $b=0.5 \text{ g.g}^{-1}\text{month}^{-1}$, $q=0.2 \text{ g.g}^{-1}\text{month}^{-1}$, $p=0.2$, $r=0.2$ and $s=0.6$ where they represent respectively photosynthesis rate, translocation rate, respiration cost, allocation to reserve, allocation to belowground part and allocation to aboveground party.

In the second part we will have 4 simulations at resprouts population level.

In the first simulation *Crossopteryx* will have 50% of resprouts area occupancy, *Bridelia* will have 25% and the others 25% will be attributed to *Piliostigma*. In the second simulation *Bridelia* will have 50%, *Crossopteryx* will have 25% coverage and then *Piliostigma* will have 25% of resprout area occupancy. In the third simulation *Piliostigma* will have 50%, *Crossopteryx* will have 25% and finally *Bridelia* will have 25%. In the last simulation, species will have 33,33% of space occupation. Each species will have the possibility to start the simulation with more resprout occupancy than the others.

The aim of these simulations is to see if the species with a maximum occupation area at the beginning of simulation will remain more competitive regarding space occupation and growth in height over the time.

We test here the hypothesis that in a population of resprouts randomly composed of several species with one or many stems, the most competitive species (to grow faster and escape the fire trap compared to the others) would be more competitive for space occupation than the others.

Note that each species will randomly have resprouts with 1 or many stems. There will be intra- and interspecific competition from the resprout neighborhood for space occupation and for seed dispersal during reproduction. The model outputs will be:

1. The final compositions of species in proportion to their occupancy proportion at the beginning. This will allow to know the most competitive species which will gain more occupancy area than its initial occupancy.
2. Final resprout number with 1 or more than one stem,
3. Number of resprout individuals that have escaped the fire trap.

C. Results

Here, we present our first results at individual level after simulation with the 3worlds software.

1. *Crossopteryx febrifuga*

In figure 23 we have the variation of flame height in time, and this is the same for all simulations and species.

This variation influences *Crossopteryx* resprout height (Figure in 24 red with right scale) and diameter (Figure 24 in blue with left scale) in time and we note that *Crossopteryx* escape the fire trap in the first year with stem height between 3 and 3.5 m.

Figure 25 shows dynamic of all biomasses of resprout in kg. Leaf biomass (Figure 25 in blue) come to zero at each fire episode but not the other biomasses. Stem biomass stays higher than others at each time (Figure 25).

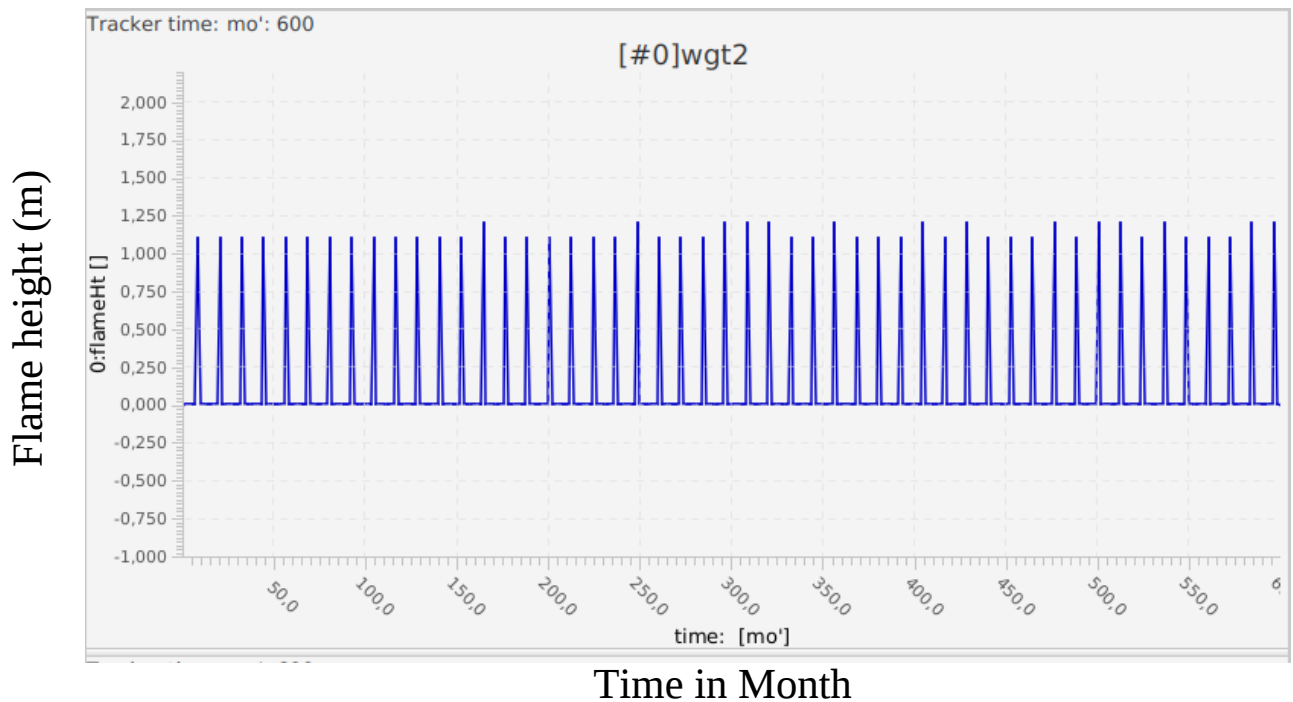


Figure 23 : Flame length (m) in time according resprout resistance in diameter and height. x axis represents simulation time in month and y axis flame height in m.

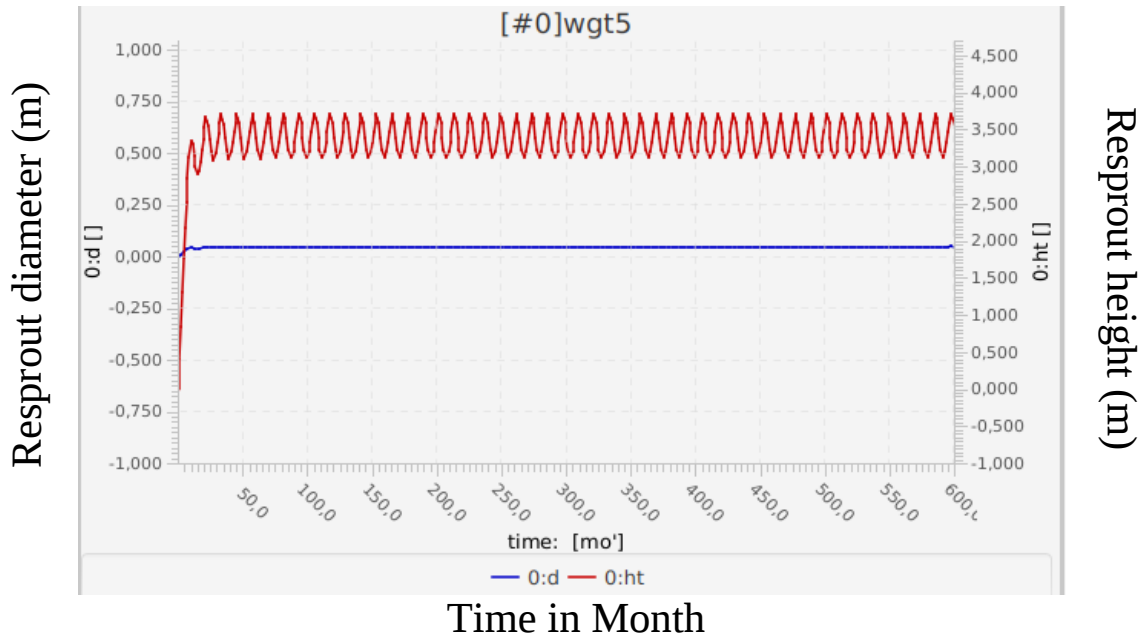


Figure 24 : Resprout height (m) in red (y axis, right scale) and diameter (m) in blue (y axis, left scale) in time. x axis represents simulation time in month.

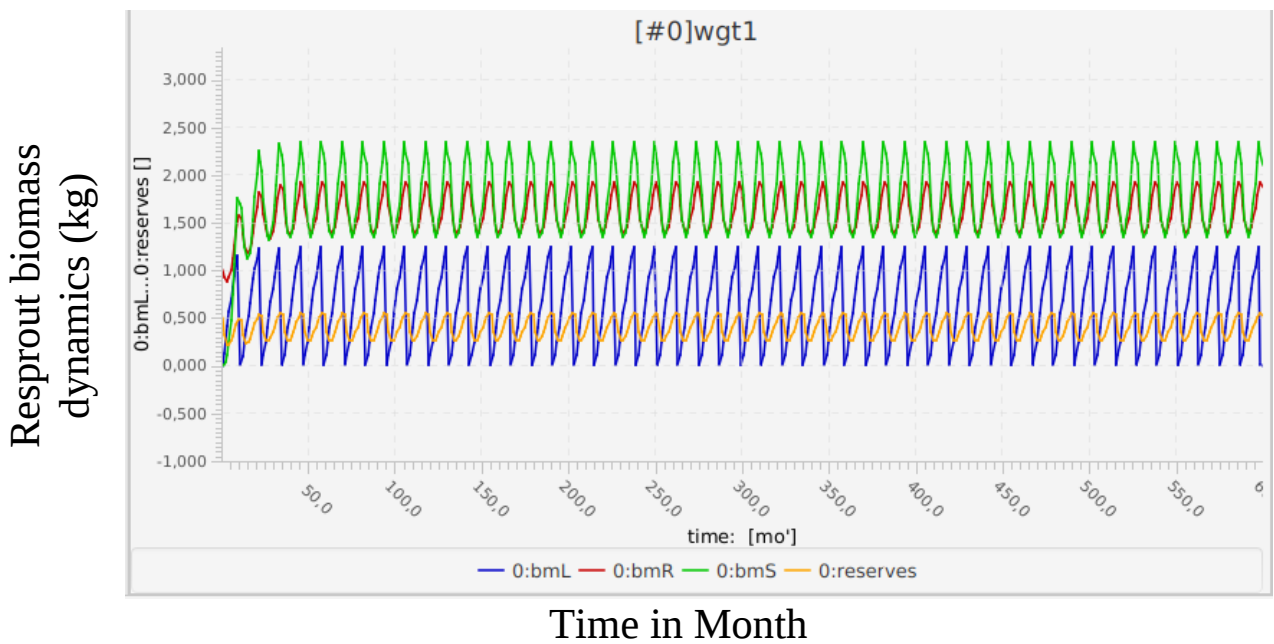


Figure 25 : Resprout biomass dynamics in time. x axis represents time in month and y axis represents all biomass in kg. We have leaf biomass in blue, root biomass in red, stem biomass in green, reserves biomass in orange.

2. *Bridelia ferruginea*

This variation influences *Bridelia* resprout height (Figure in 26 red with right scale) and diameter (Figure 26 in blue with left scale) in time and we note that *Bridelia* sometimes escapes

the fire trap reaches 3.5 m, but, depending on flame height, may reverse to a resprout with no aerial parts. Figure 27 shows dynamics of all biomasses of resprout in kg. Stem biomass comes to zero some time but not the other biomass dynamics and roots biomass stays higher than others at each time (Figure 27).

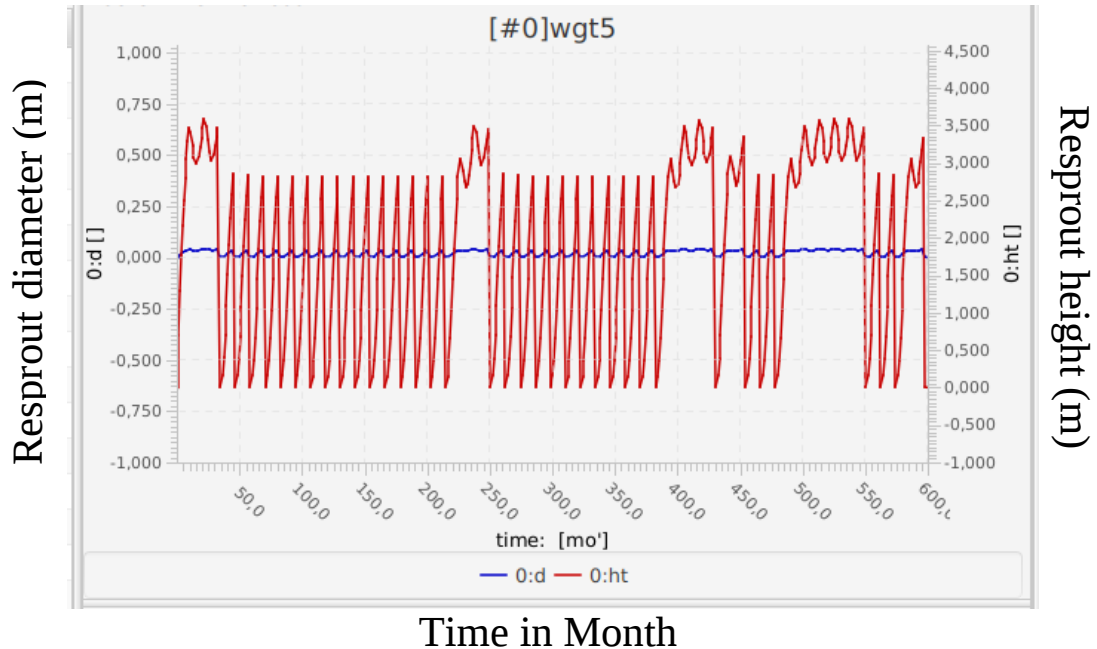


Figure 26 : Resprout individual height in red (y axis, right scale) and diameter in blue (y axis, left scale) in time. x axis represents simulation time in month.

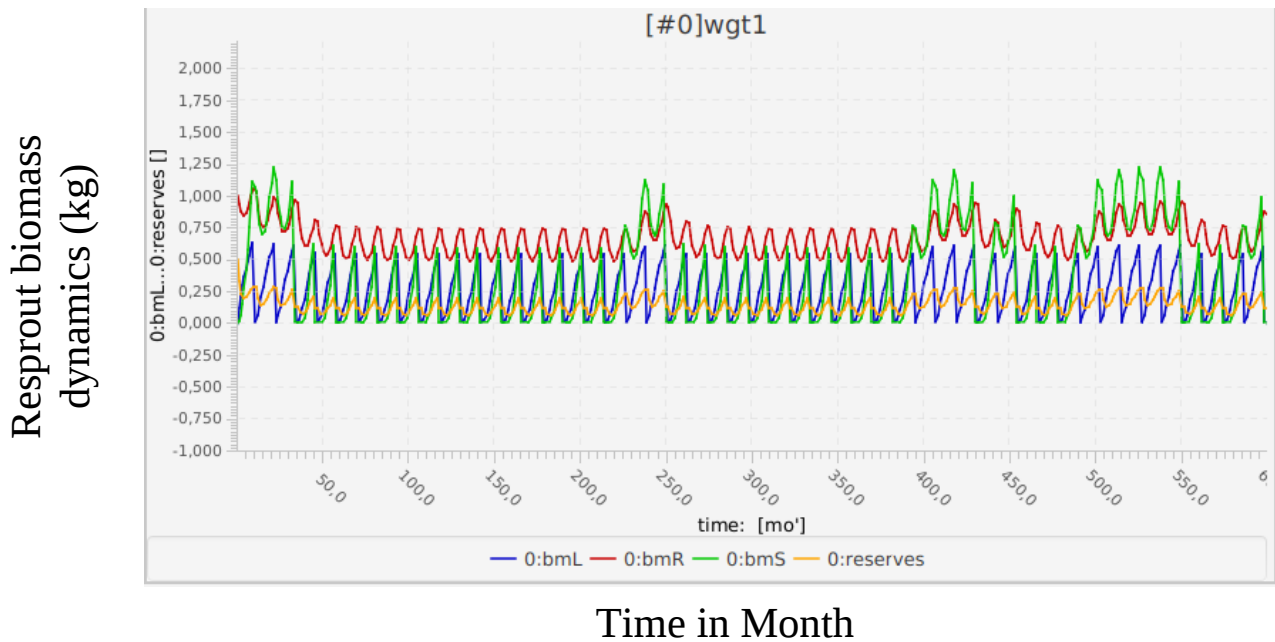


Figure 27 : Resprout individual biomass dynamics. x axis represents time in month and y axis represents biomass in kg. We have leaf biomass in blue, root biomass in red, stem biomass in green, reserves biomass in orange.

3. *Piliostigma thonningii*

This variation influences *Piliostigma* resprout height (Figure 28 in red with right scale) and diameter (Figure 28 in blue with left scale) in time and we note that *Bridelia* escape the fire trap at each moment and reach 3.5 m, but at other moments resprout height come back to 0 m.

Figure 29 shows the dynamics of all biomasses of resprout in kg. Leaf, stem, and reserves biomasses (Figure 29 in blue) come to zero at each fire episode. Roots biomass stays higher than others at each time (Figure 29 in red).

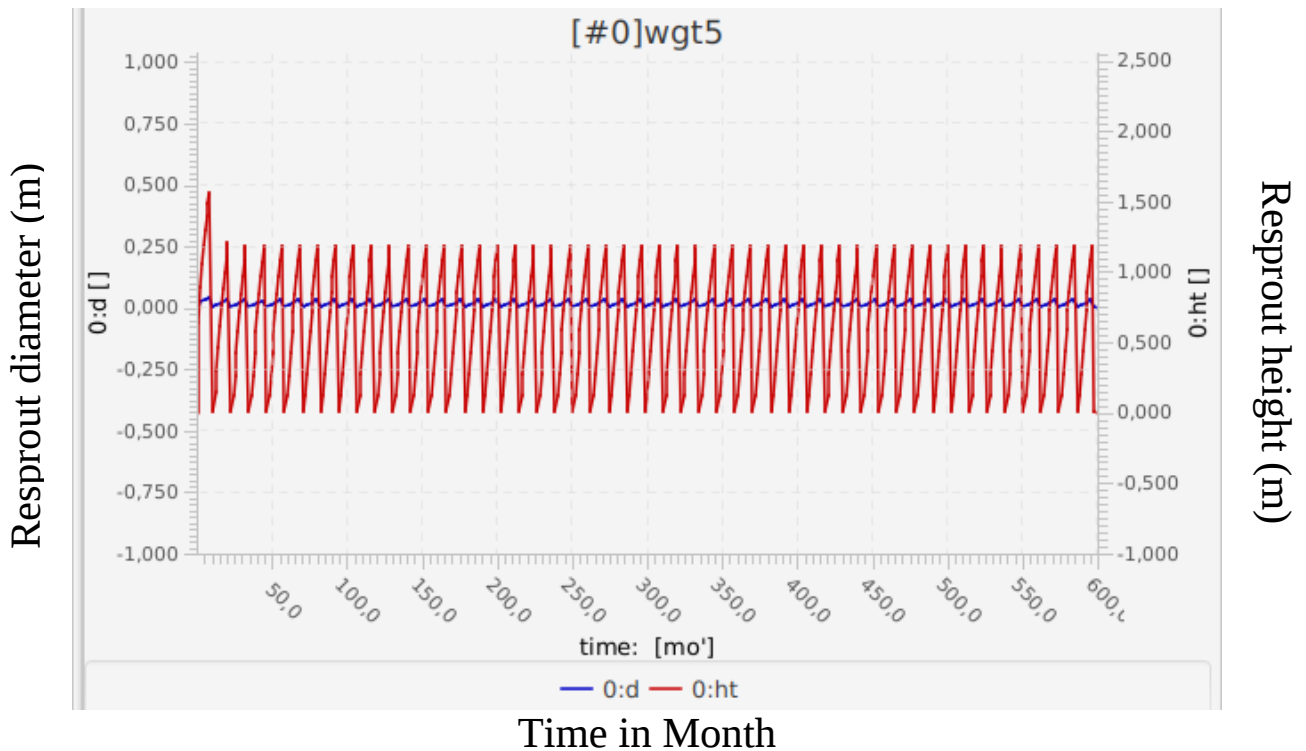


Figure 28 : Resprout height in red (y axis, right scale) and diameter in blue (y axis, left scale) in time. x axis represents simulation time in month.

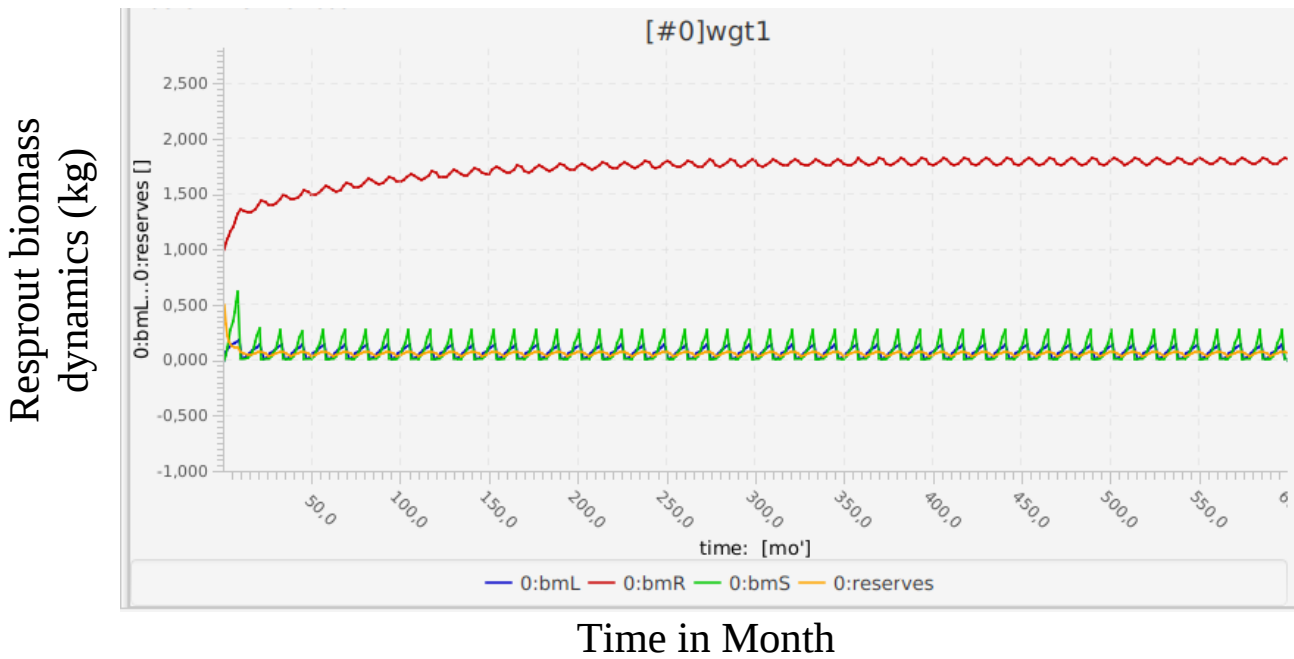


Figure 29 : Resprout individual biomass dynamics. x axe represents time and y axe represents biomass in kg. We have leaf biomass in blue, roots biomass in red, stem biomass in green, reserves biomass in orange.

D. Discussion and Conclusion

Our first results (Figures 24,26,28) show that *Crossopteryx febrifuga* would exclude *Bridelia ferruginea* and *Piliostigma thonningii* though competition in speed growth.

In figure 24, *Crossopteryx febrifuga* resists to fire flame despite the variation in height of fire flame (Figure 23) and stem biomass stays higher in time (Figure 25). We can explain *Crossopteryx* resistance by its diameter constant over the time and always higher than 4 mm (Figures 23 and 24). This results is supported by Hoffmann & Solbrig, (2003) who found in their experiment on savanna woody species that burning increased complete mortality (i.e. death of the individual) of five of the seven species of their study, but primarily among individuals with stem diameters <4 mm and fires of higher intensity (flame length >2 m) caused greater mortality and topkill than fires of lower intensity (flame length <2 m) (Figure 23,26 and 29).

At the population level, as simulations and research are underway for this model, we make the following assumptions about the expected results:

- The most competitive species will be those with an advantage over the occupancy of space (in proportion to the others)
- In tree population with resprouts with more than one stem, the most competitive species will be the one with the strategy of making several stems when it is closer to another species and less stems when in its vicinity it is the only one. This will allow it to eliminate other species by competition while promoting its growth in height.

The results of these simulations with the consideration of herbs and animal interactions will allow to participate in understanding the mechanisms governing the dynamics of savannah tree populations, also in the scientific debate about mechanisms for explaining tree-grass coexistence while maintaining endemic biodiversity and feeding nearly 20% of the human world's population.

Acknowledgements

We would like to acknowledge the financial support of the Ministry of Higher Education and Scientific Research of Côte d'Ivoire.

We also thank Institute of Ecology and environmental sciences of Paris for the provision of the logistics necessary for this PhD project and Jacques Gignoux which allows me to become the first PhD student to use 3world software for simulations and publication in scientific journal.

Chapitre V

V. Discussion, perspectives et conclusion générale



(Photo Fulgence Koffi, savane de Lamto en feu, Côte d'Ivoire)

A. Rappel des principaux résultats

Comme développé en grande partie dans l'introduction, les plantes de savane ont une capacité de repousse assez élevée. Cette repousse intervient après une perturbation grâce au stockage de ressources dans leurs parties souterraines (Lehmann et al., 2014) avant la mise en place des feuilles pour la production de biomasse par la photosynthèse. Nous avons déduit qu'il existe différentes stratégies d'allocations de biomasse qui permettent à la plante de grandir assez vite pendant une période inter-feu afin d'aller au-delà de la hauteur des flammes observé et mesuré entre 2 et 3m sur le terrain (N'Dri et al., 2014).

C'est dans ce contexte que j'ai proposé un modèle général d'allocation du carbone contenu dans les réserves de la partie souterraine lors de la repousse des arbres. Il s'agit d'un modèle général de rejet avec une ou plusieurs tiges. Le modèle est en temps continu et composé d'équations différentielles. Nous avons utilisé une méthode de résolution numérique effectuée avec le logiciel R (Soetaert et al., 2010, package *DeSolve*) pour conduire des expériences par simulation où nous avons fait varier les paramètres d'allocation, inconnus, sur tout leur domaine de variation, pour déterminer les stratégies permettant d'échapper au feu. Les données de terrain proviennent de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) sur 3 des espèces d'arbres dominantes. J'ai également proposé un modèle de dynamique de population de rejets prenant en compte le sous modèle d'allocation de biomasse afin d'étudier le rôle des rejets dans la dynamique des arbres en savane tropicale. Les principaux résultats présentés par chapitre sont.

Dans le Chapitre II :

- Pour pousser vite et échapper au piège du feu, les plantes ont besoin d'allouer plus de la moitié de leur réserve de carbone (au moins 60%) - accumulée entre deux épisodes de feu – à leur partie aérienne (dans la ou les tiges et les feuilles). Une fois ce processus effectué, la plante assure le reste de sa croissance grâce à la biomasse carbonée produite par ses feuilles via la photosynthèse.
- L'architecture de la plante, la saisonnalité (saison sèche ou pluvieuse) le taux de photosynthèse ont un effet positif sur les stratégies d'allocations de la plante pour échapper au feu.
- Le feu ne ralentit que faiblement (10 à 20 %) la croissance des plantes par rapport à la saison sèche.

Dans le Chapitre III :

- Produire plus d'une tige permet d'augmenter le ratio entre la biomasse de feuille et la biomasse de tige, ce qui permet, toutes choses étant égales par ailleurs, de produire plus de nouvelle biomasse par photosynthèse.
- Cependant, produire plus d'une tige diminue nécessairement la hauteur de la tige la plus haute, ce qui augmente le temps pour obtenir au moins une tige d'au moins 2 m de haut.
- L'hypothèse suivante a été émise : la stratégie optimale serait de faire plusieurs tiges en début de saison pour ensuite investir dans une seule tige (pour la croissance en hauteur) pour échapper au feu.

Dans le Chapitre IV :

- Avec une résistance en hauteur (hauteur de redémarrage différent de 0) et en diamètre intégrée dans le nouveau modèle, les rejets individuels de *Crossopteryx febrifuga* croissent plus vite en hauteur et échappent au piège du feu plus vite que *Bridelia ferruginea* et *Piliostigma thonningii* sous les mêmes conditions environnementales,

Ainsi, nous émettons l'hypothèse que dans une population de rejets avec une tige, *Crossopteryx febrifuga* exclurait par compétition en hauteur *Bridelia ferruginea* et *Piliostigma thonningii*,

- L'hypothèse suivante a été également émise : dans un écosystème, les populations les plus compétitives pour échapper au piège du feu seront à priori celles qui produiront rapidement au début de la repousse (juste après le feu) une plus grande surface foliaire (afin de maximiser la production de biomasse par la photosynthèse) et un plus grand nombre de tiges que les autres espèces afin de gagner la compétition aérienne (pour la lumière et les précipitation). Le but étant d'investir après dans une seule (ou quelques) tige et grandir au-delà du piège de feu estimé au-delà de 2m (N'Dri et al., 2014)

En somme, ma thèse a permis de montrer que prendre en compte l'allocation des ressources carbonées entre les différentes parties des arbres de savanes après le feu et l'allocation de ces ressources entre différentes tiges est nécessaire pour comprendre les stratégies biodémographiques de ces arbres et prédire leur dynamique dans un contexte de changement climatique.

B. Sensibilité des résultats du modèle d'allocation aux principaux paramètres

Du modèle d'allocation de biomasse d'un rejet à une tige (chapitre II), à sa généralisation à un rejet avec plusieurs tiges (Chapitre III) et enfin au passage au niveau de la population de rejets (Chapitre IV), j'ai décrit certaines conséquences de l'allocation de la biomasse de la plante sur la croissance d'un rejet soumis régulièrement au feu avec les précédents modèles de la littérature (principalement dans le chapitre II) ayant abordé le mécanisme de repousse des plantes en savane (Lacointe, 2000; Müller et al., 2000b; Thornley, 1972b).

Les taux de photosynthèse a et de translocation des ressources b (la distribution des ressources vers les organes de plante) étant inconnus dans la littérature ont été fixés sur la base de connaissances empiriques. J'ai donc utilisé pour chacun de ces deux paramètres, une faible intensité et l'autre plus forte. Ainsi, on a des résultats comparables et réalistes sur les paramètres estimés. Cependant, ayant constaté un fort impact de ces paramètres sur nos résultats, une mesure directe sur le terrain ou une analyse de sensibilité approfondie de ceux-ci aurait donné une large gamme de résultats donnant plus de précision (car plus de simulations) sur les stratégies d'allocations trouvées.

En somme un modèle d'allocation de carbone des rejets dans le temps a été construit pour les 3 espèces dominantes de savane de Lamto – *Crossopteryx febrifuga*, *Bridelia ferruginea* et *Piliostigma thonningii* - afin d'étudier les stratégies d'allocation des repousses des plantes de savane.

Ce modèle peut, cependant, être appliqué à d'autres types d'espèces d'arbres de savanes tropicales humide, voire d'autres types d'écosystèmes où les espèces d'arbres sont soumises à des perturbations comme dans les forêts par exemple.

C. Modification de mes résultats par la prise en compte future de l'interaction entre le sol et la plante

Les interactions plantes-sol sont importantes pour le fonctionnement des écosystèmes et particulièrement pour la dynamique des communautés végétales et les processus écosystémiques. En effet, les plantes peuvent modifier les propriétés physiques, chimiques et

biologiques de leur environnement immédiat (Harrison & Bardgett, 2010), ce qui se répercute sur elles-mêmes. Nous avons ainsi une boucle de rétroaction. Ces interactions peuvent être positives ou négatives selon leur influence sur la croissance des plantes (Bever, 2003). Une plante individuelle peut modifier le sol de manière à augmenter (rétroaction positive) ou diminuer (rétroaction négative) son propre taux de croissance par rapport à d'autres espèces (Bever et al., 1997). Les rétroactions plante-sol affectant les individus de l'espèce modifiant le sol sont considérées comme directes, tandis que celles affectant une autre espèce végétale sont indirectes (Van der Putten et al., 2013). La plupart des interactions entre les plantes et les microorganismes du sol influencent la disponibilité de l'eau, des nutriments (Azote (N) et potassium (K) par exemple) et leur utilisation pour la croissance de la plante.

La non prise en compte du système souterrain, comme un organe actif a été motivée par le fait que les racines servent principalement à la nutrition minérale (azote, phosphore...) et non carbonée de la plante. Or dans un premier temps nous nous sommes intéressés à la biomasse carbonée produite par la plante. Il faudrait cependant dans le future prendre en compte deux processus importants :

(1) les racines servent à absorber les nutriments minéraux du sol et la croissance des plantes qui tendra à être co-limitée par la disponibilité des nutriments minéraux et des photo-assimilats.

(2) les exsudats racinaires : en effet, pour absorber des nutriments minéraux, les plantes stimulent les micro-organismes du sol à l'aide d'exsudats racinaires qui représentent un coût en photo-assimilats, ces exsudats pouvant représenter jusqu'à 40% de la photosynthèse nette (Lynch & Whipps, 1990).

Ce rôle des racines n'a pas été pris en compte dans nos modèles (par soucis de simplicité et de clarté). Nos modèles sont donc très optimistes dans leur estimation de la quantité totale de carbone produite par la plante. Ce qui expliquerait pourquoi, par rapport à d'autres résultats de la littérature (Voir Chapitre I), et de façon assez contre-intuitive, nos résultats prédisent qu'il n'est pas nécessaire de mettre beaucoup de carbone dans les racines en début de saison de croissance et que cela assurerait une croissance rapide de la plante pour atteindre la taille de résistance minimale (2m) au feu. Aussi, les racines sont hétérogènes, c'est-à-dire qu'il y a les racines fines, à turnover très rapide, et les grosses racines, qui sont pérennes, comme le tronc, mais les réserves se trouvent dans la partie pérenne. Les racines fines représentent une fraction

importante de la masse racinaire (au moins 50%), comme elles ne contiennent pas ou peu de réserves, le stock de réserves possibles ne peut pas dépasser la proportion de grosses racines. Comme elles ont une durée de vie courte (qui se compte en jours ou semaines), on sous-estime très probablement la quantité de carbone qui y est allouée avec ces modèles simples qui ne considèrent que le coût respiratoire q mais pas la mortalité comme on le fait par exemple pour les feuilles.

En somme, c'est notre intérêt majeur pour la biomasse carbonée produite par la plante (dans ces premiers modèles) qui a orienté notre choix vers un modèle prenant les racines justes comme des contenants de réserves. Ce intérêt est basé sur la capacité à repousser de manière répétée après chaque feu dépend des réserves carbonées, notamment les glucides qui sont reconstitués entre les évènements de feux (Hoffmann et al., 2000).

D. Effets de l'architecture des espèces étudiées sur les stratégies d'allocations

Tous les paramètres mesurés que j'ai utilisés au cours de cette thèse (hauteur, diamètre, la longueur d'entre nœud, la densité de la tige et la biomasse de feuille) (Table 1) sont différents entre les espèces de savane que j'ai prises en compte sauf le nombre de feuilles par nœud qui est le même pour *Bridelia ferruginea* et *Piliostigma thonningii*. Les 3 espèces étudiées sont parmi les plus abondantes de la savane de Lamto. *Crossopteryx febrifuga* est l'espèce qui a plus de stratégies d'allocations à succès (c'est-à-dire qui permettent d'échapper au feu) suivie de *Bridelia ferruginea* et enfin *Piliostigma thonningii* (Chapitre II). Nous avons expliqué cela principalement par la différence du nombre de feuilles par nœud entre les 3 espèces, mais aussi la longueur d'entre nœud. En effet, les stratégies permettant aux plantes d'échapper aux flammes sont liées à la production de biomasse (en hauteur et en largeur notamment l'épaisseur) par la photosynthèse et celles avec plus de nœuds par tige. Naturellement ce sont les plantes qui mettent en place le plus rapidement possible (par rapport aux autres plantes voisines) une large surface foliaire (donc plus de feuilles par nœud probablement ou une large surface par feuille tout simplement) et celles ayant la capacité de faire plus de feuilles qui ont un avantage compétitif dans notre modèle. Ce qui est le cas pour *Crossopteryx* qui a plus de feuilles par nœud $n=2$ contre $n=1$ pour *Bridelia* et *Piliostigma*, et la plus courte longueur d'entre nœud $e=3,3cm$. Ainsi, que l'on soit dans le cas d'un rejet avec une seule tige ou avec plusieurs, les espèces qui mettent en place le plus rapidement possible plus de feuilles avec une large surface

foliaire sont celles qui auront un grand nombre de stratégies d'allocation de biomasse pour échapper au piège du feu d'après notre modèle. De ce fait, si notre modèle avait utilisé une ou plusieurs autres espèces de savanes avec potentiellement 3 feuilles par nœud et une longueur d'entre nœud assez faible comparée à celle de *Crossopteryx*, ces espèces auraient eu plus de meilleures stratégies d'allocation de biomasse pour échapper au feu que *Crossopteryx*. Il faudrait aussi prendre en compte les plantes mettant en place une écorce (le diamètre) robuste permettant de protéger la plante (ce qui a moins d'impact quand il s'agit de repousse comme dans notre cas).

Une coévolution entre les stratégies d'allocation et l'architecture de la plante est possible à long terme. En effet, par le fait de la sélection naturelle, les espèces de plantes qui résistent au feu en échappant à la hauteur de flammes grâce à leur avantage compétitif dû à leur architecture seront les plus sélectionnées et excluront potentiellement les autres espèces spécifiquement en hauteur. Cette coévolution pourrait également se faire sur d'autres traits ou capacité de la plante à résister au feu telle que la production d'une écorce plus large et résistante (Hoffmann et al., 2003; Ibanez et al., 2013).

E. Comparaison de nos résultats avec les études précédentes

Les plantes de savane ont une capacité de repousse très élevée après une perturbation grâce au stockage de ressources dans leurs parties souterraines (Lehmann et al., 2014). Cette observation a été aussi faite sur le terrain, notamment dans les savanes fréquemment brûlées telle que la savane de Lamto en Côte d'Ivoire (N'Dri et al., 2014). Des mesures ponctuelles sur l'allocation de ressources lors de la repousse ont été également faites par Schutz et al., (2009) sur *Accacia karro* en Afrique du Sud. Cependant, l'ensemble des stratégies permettant à la plante d'échapper au piège du feu sont restées floues dans la littérature.

Deux stratégies (regroupant en moyenne celles proposées dans la littérature) ont été évoquées pour la survie des plantes en savanes soumis au feu. Gignoux et al., (1997) ont proposés la « hide-and-resprout strategy » et la « stay-and-resist strategy ». Selon eux, il existe deux types de stratégies pour les plantes de savanes. Il y a celles qui résistent à la perturbation quelle que soit son intensité « stay-and-resist strategy » et celles qui ne résistent qu'à de faibles intensités « hide-and-resprout strategy » mais tirent parti des variations spatiales et temporelles d'intensité. Dantas et al., (2013) ont proposés les mêmes types de stratégies avec des noms différents et une explication différente. Il s'agit des plantes qui grandissent vite pour aller au-

delà de la flamme de feu avec le « lanky strategy » et celles qui investissent plus dans le diamètre afin de résister au feu avec « corky strategy ». Ces stratégies dépendent selon eux de l'intensité et du type de la perturbation à laquelle la plante est soumise. Dans ces deux types de stratégies, la dynamique de l'allocation de la biomasse dans le temps qui permettent de les réaliser notamment pour la croissance en hauteur et en épaisseur n'a été évoquée que partiellement et sans démonstration formelle par un modèle mathématique utilisable dans les futurs modèles de dynamique de population.

Dans l'étude de Schutz et al., (2009), où une expérience a été menée sur la croissance d'*Accacia Karro* après le feu, les rejets ont alloué plus de biomasse aux feuilles qu'aux tiges en début de saison de croissance. Les repousses avaient ainsi en début de la saison de croissance un rapport de biomasse feuille/tiges élevé et l'allocation de biomasse aux feuilles représentait 75% de l'allocation à la partie aérienne (Figure 30). Akpoue et al., (2021) ont montré l'importance de la production de biomasse des rejets pour la survie au feu. Une partie de la biomasse produite est utilisée comme stock dans la partie racinaire (première caractéristique des plantes de savane) et l'autre grande partie (> 60%) pour redémarrer plus vite est allouée à la partie aérienne. En effet, la plante n'a que très peu de temps pour atteindre la taille critique (2 à 3 m) et échapper au piège du feu pendant les épisodes inter feu. Ces résultats sont soutenus par les études de Moreira et al., (2012) (Figure 31) où les différentes étapes de la croissance de la plante avant et après une perturbation ont été décrites. Il en ressort que la capacité de la plante à produire assez de biomasse appelée « resprouting vigor » (située à l'étape 2 du processus) traduit dans notre cas par l'allocation massive à la partie aérienne (>60%) favorisant une photosynthèse élevée - est un facteur clé pour la survie de plante après une perturbation.

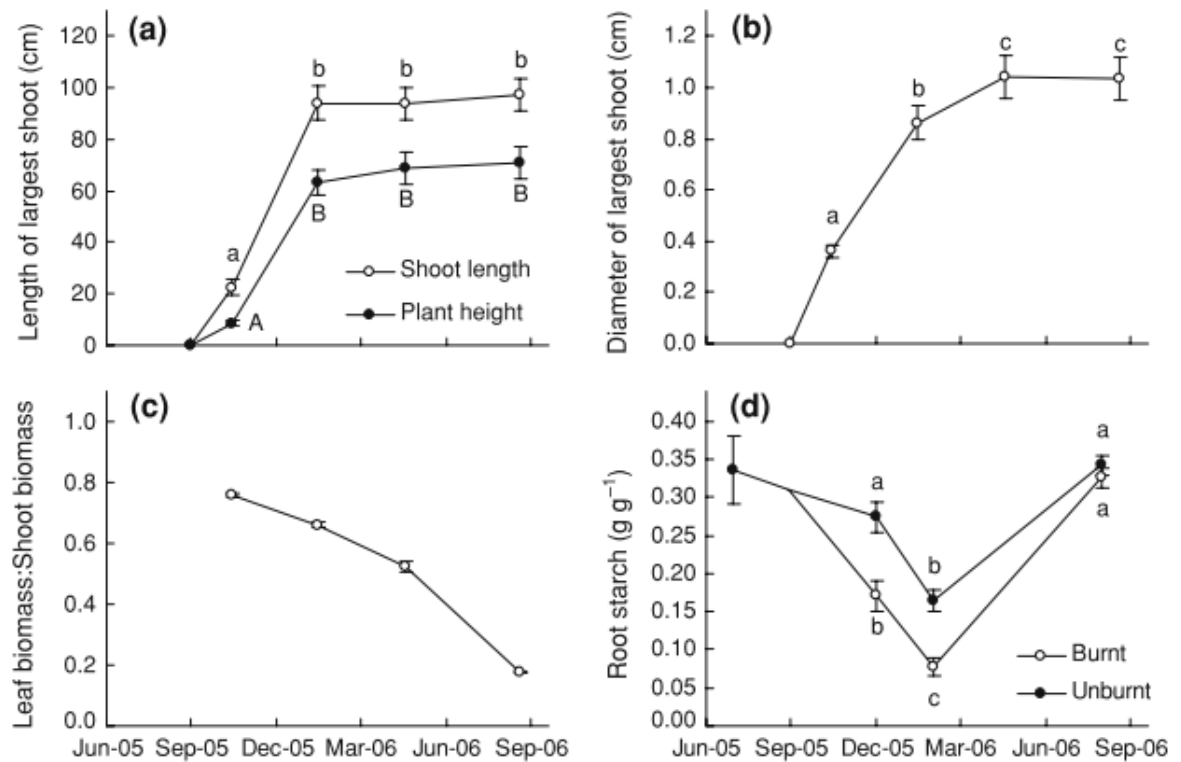


Figure 30 : Taille de la plante, et la longueur des tiges, **b** diamètre des tiges des plus grandes pousses de taillis des plantes brûlées, **c** le ratio feuilles de biomasse des plantes brûlées pendant la repousse, **d** les concentrations d'amidon des plantes brûlées et non brûlées (moyenne $\pm$ erreur standard) (d'après Schutz et al., 2009)).

F. Quel impact sur la stabilité de la savane à long terme dans le contexte du changement climatique ?

La dynamique des rejets affecte inéluctablement celle de la savane qui est un écosystème où coexistent les arbres et les herbes. Ainsi, une savane avec des espèces qui ne sélectionnent pas les stratégies qui leur permettent d'aller au-delà du fire trap sera une savane qui tendra vers une prédominance d'herbes. Dans le cas inverse on aura une prédominance d'arbres. Les rejets étant la première étape de la croissance aérienne des arbres en général. Ceux-ci jouent alors un rôle important dans la dynamique de la coexistence herbe-arbre en savane, donc de la stabilité de la savane à moyen et long terme.

Aussi, en raison de la complexité des interactions herbe-arbres (non pris en compte dans mon modèle), la réponse des savanes au changement climatique et anthropogéniques sur la végétation de la savane est nécessaire (Beringer et al., 2014 ; GIEC, 2014b). Le Groupe

d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC, 2013) prévoit que le changement climatique futur inclura des régimes de précipitations de plus en plus variables ainsi que le réchauffement. Pour les savanes africaines, Scheiter & Higgins, (2009; 2012) avec leur modèle de dynamique globale de la végétation en zone tropicale aDGVM (adaptive dynamic global vegetation model) ont projeté des changements de régime des systèmes de savane à dominance d'herbacé (C_4) vers les zones boisées et les forêts dans les conditions futures, car un CO_2 élevé combiné à la suppression des feux favorise la végétation C_3 (plantes ligneuses), contrairement aux Graminées C_4 . Cet effet conduit à un avantage compétitif des arbres sur les graminées et influence le rapport herbe-arbre (Scheiter & Higgins, 2012). Cet avantage compétitif pourrait également apparaître dans les communautés d'arbres en favorisant certaines par rapport aux autres. Aussi, la réponse de la végétation et particulièrement des plantes à une augmentation du CO_2 sera probablement influencée par le changement prévu de la moyenne et de la saisonnalité des précipitations.

Dans le chapitre IV, notre modèle de population intègre la réponse à des variations de température du feu avec des hauteurs de redémarrage différentes. N'Dri et al., (2014) ont montré qu'il y a bien des différences d'intensité entre feux précoces et tardifs. Donc potentiellement, on peut avoir un effet de l'intensité du feu sur la dynamique des arbres, donc de la savane à long terme. Nous avons désormais, un modèle pouvant être introduit dans les modèles de dynamique des populations d'arbres existants pour mieux tenir compte du mécanisme naturel d'allocation de biomasse de la plante lors de la repousse.

G. Une utilisation pour quantifier la séquestration du carbone en savane ?

Les stocks mondiaux de carbone des forêts sont estimés à 861 ± 66 Petagramme de carbone (Pg C), dont 44 % sont stockés dans le sol, 42 % dans la biomasse vivante (en surface et en dessous du sol) et le reste dans le bois mort et les litières (Pan et al., 2011). Pendant ce temps, la savane tropicale et les prairies correspondent à un stock 336 Pg C (Carvalhais et al., 2014), mais les sols contiennent au moins autant de carbone que stockés dans la biomasse (Anderson, 1991, Eswaran et al., 1993, Scholes & Hall, 1996).

Le stockage du carbone en savane est un sujet très peu abordé dans la littérature, et des études le faisant sont concentrées sur le carbone stocké dans le sol et non dans la partie aérienne

des végétaux. En effet, le carbone dans la partie (dans les tiges et feuilles) hors sol tend à être plus sensible aux changements dans le régime de perturbation (Higgins et al., 2007).

Nous avons abordé 3 types de feu selon la date d'occurrence (précoce, mi-saison et tardif) dans l'état de l'art. Le feu tardif est celui qui brûle le plus (avec une destruction drastique les touffes) les végétaux et principalement les herbes (Kouamé Fulgence 2019). Il serait alors plus avantageux dans un contexte de changement climatique où le but est de retenir le plus longtemps possible le carbone dans les végétaux ; d'utiliser soit le feu précoce ou celui de mi-saison pour la gestion des savanes afin que le CO₂ rejeté pendant ces épisodes de feux soit le moins possible en comparaison avec le feu tardif où toute biomasse de combustible (principalement les herbes) disponible est pratiquement sèche à 100%.

Ainsi, le modèle d'allocation de biomasse présenté dans cette thèse, avec une présence du feu, en y ajoutant la dynamique et la croissance des herbes (les graminées) - principalement les combustibles du feu - en plus de celle des arbres pourrait être utilisé pour étudier l'impact du feu sur la séquestration du carbone dans les parties aériennes des plantes en savane avec l'approche d'allocation de biomasse.

H. Perspectives générales

1. Acquisition sur le terrain du taux de photosynthèse et de translocation

Les modèles développés lors de cette thèse sont basés sur des données terrains provenant de la savane de Lamto. L'utilisation de ces données a permis de modéliser les espèces en étant le plus proche possible du réel. Tandis que certaines mesures ont pu être faites sur les plantes (la hauteur, le diamètre, le nombre de feuilles par nœud, la longueur d'entre nœud, la biomasse de feuilles et de tige) certaines comme le taux de photosynthèse et le taux de translocation des arbres de savanes n'ont pas été faites. Ainsi, nous avons fait des estimations de ces deux paramètres les plus proches possible de la réalité en les calibrant avec le modèle. En prenant le taux de photosynthèse à 2 gg⁻¹mois⁻¹, nous avons émis l'hypothèse qu'une plante peut au plus doubler sa taille en un mois au stade de rejet.

Pour la valeur de 3 gg⁻¹mois⁻¹, il s'agissait d'analyser l'effet de l'augmentation du taux sur les stratégies d'allocation de la plante. Concernant le taux de translocation, nous avons supposé que la plante utiliserait à chaque pas de temps une portion de sa biomasse disponible

pour la croissance, cette portion comprise entre 0 et 90 %. Il est évident que des données réelles auraient été mieux afin de se rapprocher encore plus du réel afin de mieux le prédire.

2. Intégration des nouveaux modèles d'allocation de biomasse dans les anciens modèles.

Le modèle d'allocation de biomasse développé au cours de cette thèse pourrait être intégré dans les modèles de dynamique de population existants ou futurs afin de prendre en compte ce mécanisme crucial dans la croissance de la plante, surtout dans les zones soumises au feu comme les savanes. Il pourrait être intégré dans des modèles tel que TREEGRASS (Simioni et al., 2000) Il peut aussi être utilisé dans le modèle FRENCH (Menaut et al 1990), ou autre afin de voir l'apport de la prise en compte de celle-ci.

A. Conclusion générale

Cette étude sur les stratégies d'allocations de carbone dans les repousses des plantes de savanes a permis de répondre à des questions scientifiques qui jusque-là n'avaient pas encore de réponses assez formelles. Parmi elles on retiendra plus particulièrement :

(1) l'importance de l'allocation de carbone aux feuilles lors de la repousse afin de maximiser la photosynthèse très tôt dans la saison de végétation et grandir plus vite pour échapper au piège du feu / stocker des réserves.

(2) la stratégie optimale pour une plante de résister au feu lors de sa repousse après une perturbation est l'allocation de plus 60% du carbone disponible et de celle qui sera produite par la photosynthèse dans les parties aériennes jusqu'à atteindre 2m.

(3) la stratégie optimale entre l'allocation à une seule tige ou à plusieurs tiges lors de la régénération après une perturbation est la deuxième.

Nous avons désormais, un modèle théorique pouvant être introduit dans les modèles de dynamique des populations d'arbres existant pour mieux tenir compte du mécanisme naturel lors de la repousse.

Dans la continuité de mes résultats de thèse, je propose l'hypothèse suivante comme la stratégie d'allocation de biomasse optimale pour les rejets. Cette hypothèse reste à vérifier dans

les travaux avenir sur le même sujet : dans une savane sujette au feu, les rejets faisant plusieurs tiges robustes en diamètre, mais pas trop, dans un premier temps, ensuite investissant dans une seule tige afin de croître plus rapidement au-delà de la flamme du feu sont ceux qui seront les plus dominants la strate arborée.

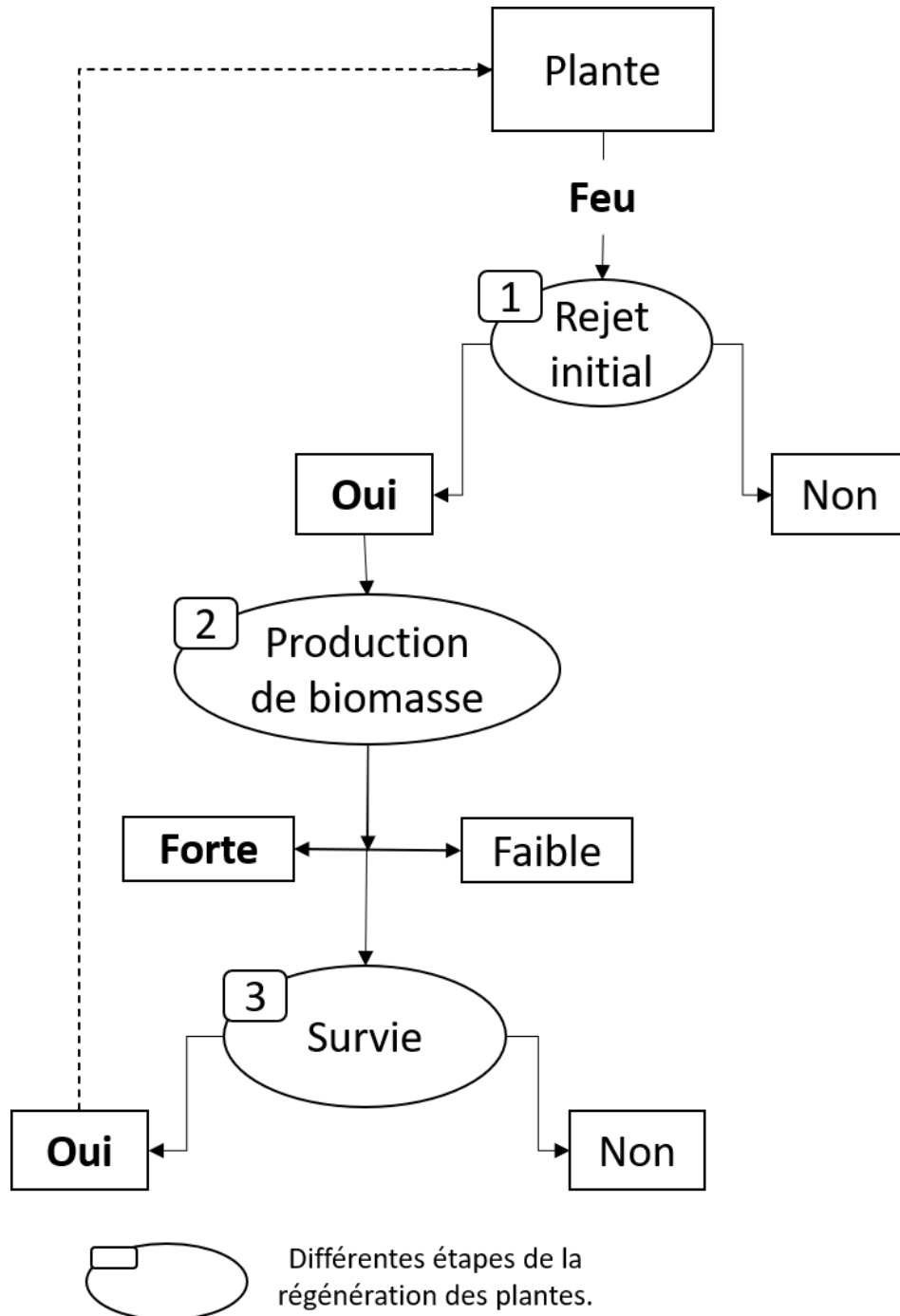


Figure 31 : Les différentes étapes de la repousse (Moreira, Tormo, & Pausas, 2012) adaptée par Kouadio Jean-Philippe AKPOUE. 1: correspond au rejet initial, 2: à la capacité du rejet à produire de la biomasse et 3: à la survie du rejet influencée fortement par sa production de biomasse.

Bibliographie générale

- 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(2), 235–242. doi: 10.1016/j.jtbi.2010.08.012
- Agee, J., K. (1993).** Fire Ecology of Pacific Northwest Forests. *Island Press*. doi : 10.5070/g31710279
- Akpoue, K. J., Barot, S., Raynaud, X., & Gignoux, J. (2021).** Modeling the biomass allocation of tree resprout in a fire-prone savanna. *Ecological Modelling*, 448. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2021.109527
- Andersen, A.N., Cook, G.D., Williams, R.J. (2003).** Fire in tropical savannas. The Kapalga experiment. Springer
- Anderson, J. M. (1991).** The Effects of Climate Change on Decomposition Processes in Grassland and Coniferous Forests. *Society, Ecological*, 1(3), 326–347.
- Anekonda, T. S., Criddle, R. S., Libby, W. J., Bredenbach, R. W., & Hansen, L. D. (1994).** Respiration rates predict differences in growth of coast redwood. *Plant, Cell & Environment*, 17(2), 197–203. doi: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00283.x
- Araújo, F. D. C., Tng, D. Y. P., Apgaua, D. M. G., Coelho, P. A., Pereira, D. G. S., & Santos, R. M. (2017).** Post-fire plant regeneration across a closed forest-savanna vegetation transition. *Forest Ecology and Management*, 400, 77–84. doi: 10.1016/j.foreco.2017.05.058
- Archibald, S., & Bond, W. J. (2003).** Growing tall vs growing wide: Tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos*, 102(1), 3–14. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12181.x
- Aspinall, D. (1960).** An Analysis of Competition Between Barley and White Persicaria. *Annals of Applied Biology*, 48(3), 637–654. doi: 10.1111/j.1744-7348.1960.tb03565.x

- Badjaré, B., Kokou, K., Bigou-laré, N., Koumantiga, D., Akpakouma, A., Adjayi, M. B., & Abbey, G. A. (2018).** Étude ethnobotanique d'espèces ligneuses des savanes sèches au Nord-Togo: diversité, usages, importance et vulnérabilité. *Ethnobotanical Study of Woody Species of the Dry Savannah in Northern Togo: Diversity, Uses, Importance and Vulnerability.*, 22(3), 152–171.
- Barot, S. (2006).** Modeling Tree and Grass Dynamics: From Demographic to Spatially Explicit Models. *Lamto Structure Functioning Dynamics of a Savanna Ecosystem*, 179, 365–378. doi: 10.1007/978-0-387-33857-6_19
- Beckage, B., Platt, W. J., & Gross, L. J. (2009).** Vegetation, fire, and feedbacks: A disturbance-mediated model of savannas. *American Naturalist*, 174(6), 805–818. doi: 10.1086/648458
- Beerling, D. J., & Osborne, C. P. (2006).** The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12(11), 2023–2031. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x
- Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (1997).** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89(2), 409–416. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x
- Bellingham, P. J., & Sparrow, A. D. (2000).** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*, 89(2), 409–416. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x
- Bever, J. D. (2003).** Soil community feedback and the coexistence of competitors: Conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, 157(3), 465–473. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00714.x
- Bever, J. D., Westover, K. M., & Antonovics, J. (1997).** Incorporating the Soil Community into Plant Population Dynamics: The Utility of the Feedback Approach Published by : British Ecological Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2960528>. *Journal of Ecology*, 85(5), 561–573.
- Blarer, A., & Doebeli, M. (1996).** Heuristic optimization of the general life history problem:

- A novel approach. *Evolutionary Ecology*, 10(1), 81–96. doi: 10.1007/BF01239349
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001).** Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. 16(1), 45–51. doi: 10.1016/S0169-5347(00)02033-4
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2003).** The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. *J. Plant Sci*, 164(May).
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005).** Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 387–394. doi: 10.1016/j.tree.2005.04.025
- Bond, W. J. (2008).** What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 641–659. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411
- Bosela, M., Lukac, M., Castagneri, D., Sedmák, R., Biber, P., Carrer, M., ... Büntgen, U. (2018).** Contrasting effects of environmental change on the radial growth of co-occurring beech and fir trees across Europe. *Science of the Total Environment*, 615(October 2017), 1460–1469. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.092
- Bowen J., B., & Pate, J. S. (1993).** The significance of root starch in post-fire shoot Recovery of the Resprouter *Stirlingia R.BR.(Proteaceae)* (pp. 7–16). pp. 7–16.
- Breshears, D. D., & Barnes, F. J. (1999).** Interrelationships between plant functional types and soil moisture. 465–478.
- Bruzon, V. (1994).** Les pratiques du feu en Afrique subhumide, exemple des milieux savaniques de la Centrafrique et de la Côte d’Ivoire. Blanc Pamard Ch., Boutrais J., À La Croisée Des Chemins, Paris, Orstom, 147–163.
- Canadell, J., & López-Soria, L. (1998).** Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. *Functional Ecology*, 12(1), 31–38. doi: 10.1046/j.1365-2435.1998.00154.x
- Carvalhais, N., Forkel, M., Khomik, M., Bellarby, J., Jung, M., Migliavacca, M., ...**

- Reichstein, M. (2014).** Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature*. doi: 10.1038/nature13731
- César, J. 1992.** Étude de la production biologique des savanes de Côte d'Ivoire et de son utilisation par l'homme: biomasse, valeur pastorale et production fourragère. IEMVT-Cirad, Maisons-Alfort (France).
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2015).** Bud protection: A key trait for species sorting in a forest-savanna mosaic. *New Phytologist*, 207(4), 1052–1060. doi: 10.1111/nph.13406
- Clarke, Peter J., Knox, K. J. E., Wills, K. E., & Campbell, M. (2005).** Landscape patterns of woody plant response to crown fire: Disturbance and productivity influence sprouting ability. *Journal of Ecology*, 93(3), 544–555. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.00971.x
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., Enright, N.J., Knox, K. J. E. (2013).** Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197(1), 19–35. doi: 10.1111/nph.12001
- Clarke, Peter J., & Knox, K. J. E. (2014).** Trade-offs in resource allocation that favour resprouting affect the competitive ability of woody seedlings in grassy communities. *Journal of Ecology*, 102(3), 733–742. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.02026.x
- Cruz, A., Pérez, B., & Moreno, J. M. (2003).** Resprouting of the Mediterranean-type shrub *Erica australis* with modified lignotuber carbohydrate content. *Journal of Ecology*, 91(3), 348–356. doi: 10.1046/j.1365-2745.2003.00770.x
- Davies, A. B., & Asner, G. P. (2019).** Elephants limit aboveground carbon gains in African savannas. *Global Change Biology*, 25(4), 1368–1382. doi: 10.1111/gcb.14585
- Devineau, J.L., Lecordier, C., Vuattoux, R. (1984).** Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte d'Ivoire). *Candollea* 39 :103–134

- Dietze, M. C., & Clark, J. S. (2008).** Changing the gap dynamics paradigm: Vegetative regeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs*, 78(3), 331–347. doi: 10.1890/07-0271.1
- Eklom, A., & Gillson, L. (2010).** Hierarchy and scale: Testing the long-term role of water, grazing and nitrogen in the savanna landscape of Limpopo National Park (Mozambique). *Landscape Ecology*, 25(10), 1529–1546. doi: 10.1007/s10980-010-9522-x
- Ernest, A., Schutz, N., Bond, W. J., & Cramer, M. D. (2009).** Juggling carbon: allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. *Oecologia*, 160, 235–246. doi: 10.1007/s00442-009-1293-1
- Eswaran H, Vandenberg E, Reich P. (1993).** Organic carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal* 57 : 192–194.
- Fensham, R. J., Fairfax, R. J., & Archer, S. R. (2005). Rainfall, land use and woody vegetation cover change in semi-arid Australian savanna. *Journal of Ecology*, 93(3), 596–606. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.00998.x
- Frost, P. G. H., Medina, E., Menaut, J.-C., Solbrig, O., Swift, M., & Walker, B. H. (1985).** Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative programme of research. *Biology International*, (10), 63.
- Gignoux, J., Clobert, J., & Menaut, J. C. (1997).** Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, 110(4), 576–583. doi: 10.1007/s004420050198
- Gignoux, J., Barot, S., Menaut, J.-C., Vuattoux, R. (2006).** Structure, long term dynamics and demography of the tree community. In: Abbadie L, Gignoux J, Le Roux X, Michel L (eds) *Lamto: structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem*. Springer-Verlag, pp 335–364
- Gignoux, J., Lahoreau, G., Julliard, R., & Barot, S. (2009).** Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology*, 97(3), 484–495. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01493.x

- Gignoux, J., Davies, I. D., Flint, S. R., & Zucker, J. D. (2011).** The Ecosystem in Practice: Interest and Problems of an Old Definition for Constructing Ecological Models. *Ecosystems*, 14(7), 1039–1054. doi: 10.1007/s10021-011-9466-2
- Gignoux, J., Konaté, S., Lahoreau, G., Le Roux, X., & Simioni, G. (2016).** Allocation strategies of savanna and forest tree seedlings in response to fire and shading: Outcomes of a field experiment. *Scientific Reports*, 6(November), 1–15. doi: 10.1038/srep38838
- Gignoux, J., Chérel, G., Davies, I. D., Flint, S. R., & Lateltin, E. (2017).** Emergence and complex systems: The contribution of dynamic graph theory. *Ecological Complexity*, 31, 34–49. doi: 10.1016/j.ecocom.2017.02.006
- Gillon, D. (1970).** Recherches ecologiques dans la savane de lamto (cote d’ivoire): les effets du feu sur les arthropodes de la savane. *Pengaruh Harga Diskon Dan Persepsi Produk Terhadap Nilai Belanja Serta Perilaku Pembelian Konsumen*, 7(9), 27–44.
- Götmark, F., Götmark, E., & Jensen, A. M. (2016).** Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. *Frontiers in Plant Science*, 7(JULY2016), 1–14. doi: 10.3389/fpls.2016.01095
- 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(4), 748–758. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01184.x
- Grady, J. M., & Hoffmann, W. A. (2012).** Caught in a fire trap: Recurring fire creates stable size equilibria in woody resprouters. *Ecology*, 93(9), 2052–2060. doi: 10.1890/12-0354.1
- Grime, J. P. (1974).** Vegetation classification by reference to strategies. *Nature Publishing Group*, 250, 26–31.
- Hansen, L. D., Hopkin, M. S., Rank, D. R., Anekonda, T. S., Breidenbach, R. W., & Criddle, R. S. (1994).** The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model. *Planta*, 194(1), 77–85. doi: 10.1007/BF00201037

- Harrison, K. A., & Bardgett, R. D. (2010).** Influence of plant species and soil conditions on plant-soil feedback in mixed grassland communities. *Journal of Ecology*, 98(2), 384–395. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01614.x
- Higgins, S. i., Bond, W. j., February, edmund c., Bronn, A., Euston-brown, W., D. i., ... W., W. s. (2007).** EFFECTS OF FOUR DECADES OF FIRE MANIPULATION ON WOODY VEGETATION STRUCTURE IN SAVANNA. 88(5), 1119–1125.
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S. W. (2000a).** Fire, resprouting and variability: A recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213–229. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00435.x
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S. W. (2000b).** Fire, resprouting and variability: A recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213–229. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00435.x
- Hochberg, M. E., Menaut, J. C., & Gignoux, J. (1994).** The influences of tree biology in the spatial and fire of the West African structure savannah. *Journal of Ecology*, 82(2), 217–226.
- Hodgkinson, K. C. (1998).** Sprouting success of shrubs after fire: Height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia*, 115(1–2), 64–72. doi: 10.1007/s004420050492
- Hoffmann, W. A., Bazzaz, F. A., Chatterton, N. J., Harrison, P. A., & Jackson, R. B. (2000).** Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia*, 123(3), 312–317. doi: 10.1007/s004420051017
- 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(1–3), 273–286. doi: 10.1016/S0378-1127(02)00566-2
- Ibanez, T., Curt, T., Hély, C. (2013).** Low tolerance of New Caledonian secondary forest species to savanna fires. *Journal of Vegetation Science* 24 :177–188
- IPCC. (2013).** Contribution of Working Group I to the fifth assessment report of the

- Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Stocker TF, Qin D, Plattner M, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, eds. Climate change 2013: the physical science basis. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- IPCC. (2014b).** Part B: regional aspects. Contribution of Working Group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Barros VR, Field CB, Dokken DJ, Mastrandrea MD, Mach KJ, Bilir TE, Chatterjee M, Ebi KL, Estrada YO, Genova RC et al., eds. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- James, K. A. (1993).** Fire Ecology of Pacific Northwest Forests. Island Press. doi: 10.5070/g31710279
- Jeltsch, F., Weber, G.E. & Grimm, V. (2000).** Ecological buffering mechanisms in savannas: a unifying theory of long-term tree- grass coexistence. *Plant Ecol.*, 161, 161–171.
- Kaggwa-Asiimwe, R., Andrade-Sanchez, P., & Wang, G. (2013).** Plant architecture influences growth and yield response of upland cotton to population density. *Field Crops Research*. doi: 10.1016/j.fcr.2013.02.005
- Keeley, J. E., & Brennan, T. J. (2012).** Fire-driven alien invasion in a fire-adapted ecosystem. *Oecologia*, 169(4), 1043–1052. doi: 10.1007/s00442-012-2253-8
- KOFFI, K. F. (2019).** Impact du feu sur la démographie des Poacées pérennes de savane (Lamto : Côte d'Ivoire).
- Lacointe, A. (2000).** Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 57(5–6), 521–533. doi: 10.1051/forest:2000139
- Le Roux, X., Leriche, H., Abbadie, L., & Fritz, H. (2006).** Modification of the savanna functioning by herbivores. *Structure, Function and Dynamics of a Savanna Ecosystem*, 10(2), 185–200. doi: 10.1007/0-387-33857-8_10

- Leach, M. K., & Givnish, T. J. (1996).** Ecological Determinants of Species Loss in Remnant Prairies Published by: American Association for the Advancement of Science Stable URL: <http://www.jstor.com/stable/2891057> American Association for the Advancement of Science is collaborating with JSTOR. 273(5281), 1555–1558.
- Lehmann, C.E.R., Anderson, T.M., Sankaran, M., Higgins, S.I., Archibald, S., Hoffmann, W.A., Hanan, N.P., Williams, R.J., Fensham, R.J., Felfili, J., Hutley, L.B., Ratnam, J., Jose, J.S., Montes, R., Franklin, D., Russell-smith, J., Ryan, C.M., Durigan, G., Hiernaux, P., Haidar, R., Bowman, D.M.J.S., Bond, W.J. (2014).** Savanna Vegetation-Fire-Climate, pp. 548–552
- Liedloff, A. C., Coughenour, M. B., Ludwig, J. A., & Dyer, R. (2001).** Modelling the trade-off between fire and grazing in a tropical savanna landscape, northern Australia. *Environment International*, 27(2–3), 173–180. doi: 10.1016/S0160-4120(01)00079-4
- Lynch, J. M., & Whipps, J. M. (1990).** Substrate flow in the rhizosphere. 1–10.
- Maguire, A. J., & Menges, E. S. (2011).** Post-fire growth strategies of resprouting Florida scrub vegetation. *Fire Ecology*, 7(3), 12–25. doi: 10.4996/fireecology.0703012
- Matula, R., Šrámek, M., Kvasnica, J., Uherková, B., Slepíčka, J., Matoušková, M., ... Svátek, M. (2019).** Pre-disturbance tree size, sprouting vigour and competition drive the survival and growth of resprouting trees. *Forest Ecology and Management*, 446(February), 71–79. doi: 10.1016/j.foreco.2019.05.012
- Maurin, O., Davies, T. J., Burrows, J. E., Daru, B. H., Yessoufou, K., Muasya, A. M., ... Bond, W. J. (2014).** Savanna fire and the origins of the “underground forests” of Africa. *New Phytologist*, 204(1), 201–214. doi: 10.1111/nph.12936
- McLauchlan, K. K., Higuera, P. E., Miesel, J., Rogers, B. M., Schweitzer, J., Shuman, J. K., ... Watts, A. C. (2020).** Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology*, 108(5), 2047–2069. doi: 10.1111/1365-2745.13403
- Menaut, J. C., Gignoux, J., Prado, C. and Clobert, J. (1990).** Tree community dynamics in

a humid savanne of the Côte d'Ivoire: modelling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of Biogeography*, Vol. 17, pp. 471–481.

Menaut, J. C., & Cesar, J. (1979). Structure and Primary Productivity of Lamto Savannas, Ivory Coast (Vol. 60).

Mlambo, D.I D., & Maparet, I. (2006). Post-Fire Resprouting of *Colophospermum mopane* Saplings in a Southern African Savanna. 22(2), 231–234. doi: 10.1017/SO26646740500297X

Monnier Y. (1968). Les effets des feux de brousse sur une savane pré-forestière de Côte-d'Ivoire. Ministère de l'éducation nationale de la République de Côte-d'Ivoire.

Moreira, B., Tormo, J., & Pausas, J. G. (2012). To resprout or not to resprout: Factors driving intraspecific variability in resprouting. *Oikos*, 121(10), 1577–1584. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20258.x

Moreno, J. M., & Oechel, W. C. (1991). Fire intensity and herbivory effects on postfire resprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. *Oecologia*, 85(3), 429–433. doi: 10.1007/BF00320621

Moreno, J. M., & Oechel, W. C. (1993). Demography of *Adenostoma fasciculatum* after fires of different intensities in southern California chaparral. *Oecologia*, 96(1), 95–101. doi: 10.1007/BF00318035

Müller, I., Schmid, B., & Weiner, J. (2000a). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(2), 115–127. doi: 10.1078/1433-8319-00007

Müller, I., Schmid, B., & Weiner, J. (2000b). The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(2), 115–127. doi: 10.1078/1433-8319-00007

Murphy, B. P., Lehmann, C. E. R., Russell-smith, J., Lawes, J., Wiley, P., Brett, P., ...

- Michael, J. (2014).** Fire regimes and woody biomass dynamics in Australian savannas. Linked references are available on JSTOR for this article: Fire Fire regimes regimes and and woody biomass biomass dynamics dynamics in in Australian Australian savannas savannas. 41(1), 133–144. doi: 10.1111/jbi.
- N'Dri, A. B., Gignoux, J., Dembélé, A., Konaté, S. (2012).** Short term effects of fire intensity and fire regime on vegetation dynamic in a tropical humid savanna (Lamto, central Côte d'Ivoire). *Natural Science* 4:1056–1064
- N'Dri, A. B., Gignoux, J., Barot, S., Konaté, S., Dembélé, A., & Werner, P. A. (2014).** The dynamics of hollowing in annually burnt savanna trees and its effect on adult tree mortality. *Plant Ecology*, 215(1), 27–37. doi: 10.1007/s11258-013-0276-9
- Nano, C. E. M., & Clarke, P. J. (2011).** How do drought and fire influence the patterns of resprouting in Australian deserts? *Plant Ecology*, 212(12), 2095–2110. doi: 10.1007/s11258-011-9988-x
- Neke, K. S., Owen-Smith, N., & Witkowski, E. T. F. (2006).** Comparative resprouting response of Savanna woody plant species following harvesting: the value of persistence. *Forest Ecology and Management*, 232(1–3), 114–123. doi: 10.1016/j.foreco.2006.05.051
- Nesmith, J. E., Twine, W., & Holdo, R. M. (2021).** Interspecific variation in post-disturbance growth responses of a savanna tree community and its implications for escaping the fire trap. (March). doi: 10.1111/btp.12936
- Osborne, C. P., Charles-Dominique, T., Stevens, N., Bond, W. J., Midgley, G., & Lehmann, C. E. R. (2018).** Human impacts in African savannas are mediated by plant functional traits. *New Phytologist*, 220(1), 10–24. doi: 10.1111/nph.15236
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V.N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P. and Kassem, K. R. (2001).** Terrestrial ecoregions of the world : A new map of life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933–938. doi: 10.1641/0006-

3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2

Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Pekka, E., Kurz, W. A., ... Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. New Series.

Pate, J. S., Froend, R. H., Bowen, B., Hansen, A., & Kuo, J. (1990). Seedling Growth and Storage Characteristics of Seeder and Resprouter Species of Mediterranean-type Ecosystems of S. W. Australia. *Annals of Botany*, 65(6), 585–601. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a087976

Paul, K. I., Roxburgh, S. H., Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., ... Sinclair, J. (2016). Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continent scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106–2124. doi: 10.1111/gcb.13201

Peterson, D. W., & Reich, P. B. (2001). Prescribed fire in oak savanna: Fire frequency effects on stand structure and dynamics. *Ecological Applications*, 11(3), 914–927. doi: 10.1890/1051-0761(2001)011[0914:PFIOSF]2.0.CO;2

Poorter, L., Kitajima, K., Mercado, P., Chubiña, J., Melgar, I., & Prins, H. H. T. (2010). Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: Relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology*, 91(9), 2613–2627. doi: 10.1890/09-0862.1

Porter, S. D., & Briano, J. A. (2000). Parasitoid-host matching between the little decapitating fly *Pseudacteon curvatus* from Las Flores, Argentina, and the black fire ant *Solenopsis richteri*. *Florida Entomologist*, 83(4), 422–427. doi: 10.2307/3496717

R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Rutten, G., Prati, D., Hemp, A., & Fischer, M. (2016). Plant-soil feedback in East-African savanna trees. *Ecology*, 97(2), 294–301. doi: 10.1890/15-1316.1

Sabi Lolo Ilou, I., Sogbohossou, E. A., Toko Imorou, I., Houinato, M. R. B., & Sinsin, B. (2017). Diversite Et Importance Socio- Economique Des Services Ecosystemiques Dans

- la reserve de biosphere de la pendjari au nord-benin. *Unasylva*, 19(3) (January), 15–28.
- Sankaran, M., Augustine, D. J., & Ratnam, J. (2013).** Native ungulates of diverse body sizes collectively regulate long-term woody plant demography and structure of a semi-arid savanna. *Journal of Ecology*, 101(6), 1389–1399. doi: 10.1111/1365-2745.12147
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G.H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N. (2005).** Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846–849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>.
- Sankaran, M., Ratnam, J., & Hanan, N. (2008).** Woody cover in African savannas: The role of resources, fire, and herbivory. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2), 236–245. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00360.x
- Scheiter, S., & Higgins, S. I. (2009).** Impacts of climate change on the vegetation of Africa: An adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology*, 15(9), 2224–2246. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01838.x
- Scheiter, S., & Higgins, S. I. (2012).** How many elephants can you fit into a conservation area. *Conservation Letters*, 5(3), 176–185. doi: 10.1111/j.1755-263X.2012.00225.x
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997).** Tree-grass interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517–544. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517
- Schutz, A. E. N., Bond, W. J., & Cramer, M. D. (2009).** Juggling carbon: Allocation patterns of a dominant tree in a fire-prone savanna. *Oecologia*, 160(2), 235–246. doi: 10.1007/s00442-009-1293-1
- Shade, A., Peter, H., Allison, S. D., Baho, D. L., Berga, M., Bürgmann, H., ... Handelsman, J. (2012).** Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology*, 3(DEC), 1–19. doi: 10.3389/fmicb.2012.00417

- Shade, A., Read, J. S., Youngblut, N. D., Fierer, N., Knight, R., Kratz, T. K., ... McMahon, K. D. (2012).** Lake microbial communities are resilient after a whole-ecosystem disturbance. *ISME Journal*, 6(12), 2153–2167. doi: 10.1038/ismej.2012.56
- Simioni, G., Le Roux, X., Gignoux, J., & Sinoquet, H. (2000).** Treegrass: a 3D, process-based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. *Ecological Modelling*, 131, 47–63.
- Sinoquet, H., Le Roux, X., Adam, B., Ameglio, T., & Daudet, F. A. (2001).** RATP: A model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration, and photosynthesis within canopies: Application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment*, 24(4), 395–406. doi: 10.1046/j.1365-3040.2001.00694.x
- Simpson, K. J., Ripley, B. S., Christin, P. A., Belcher, C. M., Lehmann, C. E. R., Thomas, G. H., & Osborne, C. P. (2016).** Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology*, 104(1), 138–148. doi: 10.1111/1365-2745.12503
- Sillans, R. (1958).** Les savanes de l'Afrique centrale; essai sur la physionomie, la structure et le dynamisme des formations végétales ligneuses des régions sèches de la République centrafricaine., Pref. de Jean-L. Trochain. Avant-propos du Reverend Pere Charles Tisserant (Doctoral dissertation, Montpellier.).
- Soetaert K, Petzoldt T, Setzer RW (2010).** “Solving Differential Equations in R: Package deSolve.” *Journal of Statistical Software*, 33(9), 1–25. ISSN 1548-7660, doi: 10.18637/jss.v033.i09, <http://www.jstatsoft.org/v33/i09>
- Sow, M., Hély, C., Mbow, C., & Sambou, B. (2013).** Fuel and fire behavior analysis for early-season prescribed fire planning in Sudanian and Sahelian savannas. *Journal of Arid Environments*, 89, 84–93. doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.09.007
- Stayer, A. C., Archibald, S., & Levin, S. (2011).** Tree cover in sub-Saharan Africa: Rainfall and fire constrain forest and savanna as alternative stable states Author (s): A . Carla Staver, Sally Archibald and Simon Levin Published by: Wiley Stable URL:

<http://www.jstor.org/stable/41151234> REFERENC. Ecology, 92(5), 1063–1072. doi: 10.1890/i0012-9658-92-5-1063

Thornley, J. H. M. (1972a). A balanced quantitative model for root: Shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany*, 36(2), 431–441. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a084602

Thornley, J. H. M. (1972b). A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Annals of Botany*, 36(2), 419–430. doi: 10.1093/oxfordjournals.aob.a084601

Tredennick, A. T., Bentley, L. P., & Hanan, N. P. (2013). Allometric Convergence in Savanna Trees and Implications for the Use of Plant Scaling Models in Variable Ecosystems. 8(3), 1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0058241

Tree functional attributes and ecological database. (2020). <https://www.worldagroforestry.org/output/tree-functional-and-ecological-databases>.

Trollope, W.S.W. (1974). Role of fire in preventing bush encroachment in the Eastern Cape. *Proceedings of the Annual Congresses of the Grassland Society of southern Africa* 9 (1), 67–72

Uys, R. G., Bond, W. J., & Everson, T. M. (2004). The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grasslands. *Biological Conservation*, 118(4), 489–499. doi: 10.1016/j.biocon.2003.09.024

Van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., ... Wardle, D. A. (2013). Plant-soil feedbacks: The past, the present and future challenges. *Journal of Ecology*, 101(2), 265–276. doi: 10.1111/1365-2745.12054

Van Langevelde, F., Van De Vijver, C. A. D. M., Kumar, L., Van De Koppel, J., De Ridder, N., Van Andel, J., Skidmore, K. A. Hearne, J. W., stroosnijder, L., Bond, W. J., Prins, H. H., Rietkerk, M. (2003). Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84(2), 337–350. doi: 10.1890/0012-9658(2003)084[0337:EOFAHO]2.0.CO;2

- Verdaguer, D., & Ojeda, F. (2002).** Root starch storage and allocation patterns in seeder and resprouter seedlings of two Cape Erica (Ericaceae) species. *American Journal of Botany*, 89(8), 1189–1196. doi: 10.3732/ajb.89.8.1189
- Vesk, P. A., & Westoby, M. (2004).** Funding the bud bank: A review of the costs of buds. *Oikos*, 106(1), 200–208. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.13204.x
- Vuattoux, R. (1976).** Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note. *Annales de l'Université d'Abidjan, Série C* 12:35–63
- Walker, B. H. (1987).** A general model of savanna structure and function. IUBS MONOGR. SER. 1987.
- Warner, R.R. & Chesson, P. L. (1985).** Coexistence Mediated by Recruitment Fluctuations : A Field Guide to the Storage Effect. 125(6), 769–787.
- 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), 1–11. doi: 10.1007/s11258-008-9495-x
- Wilson, B.A., & D. M. J. S., Bowman. (1994).** Factors Influencing Tree Growth in Tropical Savanna: Studies of an Abrupt *Eucalyptus* Boundary at Yapilika, Melville Island, Northern Australia. *Tropical Ecology*, 10(1), 103–120.
- Woodward, F. I., Lomas, M. R., & Kelly, C. K. (2004).** Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1450), 1465–1476. doi: 10.1098/rstb.2004.1525

Liste des publications

- Articles publiés :

1. Akpoue, K. J., Raynaud, X., Barot S., & Gignoux, J. (2021). Modeling the biomass allocation of tree resprout in a fire-prone savanna. *Ecological Modelling*, 448(October 2020). doi: 10.1016/j.ecolmodel.2021.109527

- En préparation :

1. Akpoue, K. J., Raynaud, X., Barot S., & Gignoux, J. (2021), Is it a good strategy for trees to grow multiple resprouts in a fire-prone savanna ? *Journal Of Ecology*
2. Akpoue, K. J., Raynaud, X., Barot S., & Gignoux, J. (2021). Modelling tree resprouts dynamics in fire prone savanna.

Liste des communications

- Congrès :

1. **Savanna Network Meeting**, 28 au 9 Mars 2020 à Skukuza en Afrique du sud (Park de kruger)(Akpoue, K. J., Raynaud, X., Barot S., & Gignoux, J. (2021). Présentation orale en 15 min, Modeling the biomass allocation of tree resprout in a fire-prone savanna).
Lien de la présentation : <https://www.sanparks.org/scientific-services/virtual-library/presentations-posters/a-model-of-tree-resprout-biomass-allocation-in-a-fireprone-savanna-a-model-of-tree-resprout-biomass-allocation-in-a-fireprone-savanna>.
2. **European Conference of TROPICAL ECOLOGY**, 26 au 29 mars 2018 (Staff d'organisation : accueil et orientation des intervenants, passage de micro, chargement des présentations sur l'ordinateur...).
3. **YASE - Young African Scientists in Europe**/jeunes chercheurs Afro en Europe (6 juillet 2018, Toulouse).

- Workshop :

1. **'Plant Trait' Workshop**, 28 au 9 Mars 2020 à Skukuza en Afrique du sud (Park de kruger), Formations.
2. **Finale** Sorbonne Université du concours MT180 (Ma Thèse en 180 secondes), présentation en 3 min avec une seule diapositive le 10 mars 2020 à l'Amphithéâtre de Sorbonne Université Science sur le campus de Jussieu devant plus de 200 personnes

Résumé:

Les savanes sont des écosystèmes où cohabitent les herbes et les arbres. Elles occupent au moins 12% de la couverture terrestre totale, 40% des terres tropicales et abritent une biodiversité endémique à protéger. Dans les savanes tropicales guinéennes, le feu est le principal perturbateur du cycle de vie des végétaux. Après le feu et, souvent, la destruction de ses parties aériennes, la plante alloue la biomasse carbonée disponible dans ses racines à toutes ses parties pour sa régénération. Plusieurs modèles ont été construits sur les rejets des arbres en savane, cependant, la dynamique de l'allocation des réserves de ces rejets permettant à celle-ci de survivre au feu a été prise en compte sans démonstration formelle.

Le but de ma thèse est d'étudier par modélisation les stratégies d'allocation des ressources carbonées permettant aux arbres des savanes de repousser après la destruction de toute leurs parties aériennes par le feu. J'ai proposé un modèle général d'allocation du carbone contenu dans les réserves de la partie souterraine lors de la régénération des arbres. Il s'agit d'un modèle de rejet avec une ou plusieurs tiges. Le modèle est en temps continu, composé d'équations différentielles. Nous avons utilisé une méthode de résolution numérique effectuée avec le logiciel R (package *DeSolve*) pour conduire des expériences par simulation où nous avons fait varier les paramètres d'allocation, inconnus, sur tout leur domaine de variation, pour déterminer les stratégies permettant d'échapper au feu. Les données de terrain proviennent de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) sur 3 des espèces d'arbres dominantes. J'ai également proposé un modèle de dynamique de population de rejets prenant en compte le sous modèle d'allocation de biomasse afin d'étudier le rôle des rejets dans la dynamique des arbres en savane tropicale.

Les stratégies qui permettent aux plantes de survivre au feu (grandir au-delà de la hauteur des flammes) sont celles où l'allocation de biomasse à la partie aérienne est supérieure à 60 %. L'architecture de la plante a une influence sur ces stratégies d'allocation. Concernant les stratégies d'allocation, l'action du feu apparaît comme une saison sèche renforcée, comparée à la saison des pluies. Le nombre de tiges change l'allocation feuilles/tiges et permet de produire plus de biomasse foliaire par rapport à la biomasse de tige. Couplé à un modèle démographique, ces modèles vont nous permettre de prendre en compte le rôle de la stratégie d'allocation de biomasse des plantes, dans les zones soumises au feu où les pressions anthropiques et les changements globaux menacent la survie de plusieurs espèces.

Mots clés : Savanes, feu, stratégie d'allocation de biomasse, photosynthèse.

Modelling the dynamics of plant resource allocation in the face of disturbances

Abstract :

Savannas are ecosystems where grasses and trees coexist. They occupy at least 12% of the total land cover, 40% of tropical land and are home to endemic biodiversity to be protected. In the Guinea tropical savannas, fire is the main disturbance of the plant life cycle. After the fire and often the destruction of its aerial parts, the plant allocates the biomass of carbon available in its belowground parts to all its parts for its regeneration. Several models were built on tree resprouts in savanna, however, the dynamics of the allocation of reserves of these resprouts allowing it to survive the fire was considered without formal demonstration.

The purpose of my thesis is to study by modelling the carbon resources allocation strategies allowing savannah trees to regrow after topkill by fire. I have proposed a general model for the allocation of carbon in belowground reserves during tree regeneration. This is a resprout model with one or many stems. The model is in continuous time, composed of differential equations. We used a numerical resolution method using the R (Desolve package) software to conduct simulation experiments where we varied the unknown allocation parameters over their entire range of variation to determine the strategies for escaping fire trap. Field data are from the Lamto savanna (Ivory Coast) on 3 of the dominant tree species. I also proposed a population dynamics model that considers the biomass allocation sub-model to study the role of resprouts in tropical savanna trees dynamics.

Strategies that allow plants to survive the fire (grow above the height of the flames) are those where the allocation of biomass to the aerial parts is greater than 60%. The plant's architecture has an influence on these allocation strategies. As far as allocation strategies are concerned, the action of fire appears to be a strengthened dry season, compared to the rainy season. The stem number changes the leaf/stem ratio allocation and allows more leaf biomass to be produced compared to stem biomass. Coupled with a demographic model, these models will allow us to consider the role of the plant biomass allocation strategy in areas subject to fire where anthropogenic pressures and global warming threaten the survival of several species.

Keywords: Savanna, fire, biomass allocation strategy, photosynthesis.

