

Les incendies dans la forêt semi-décidue saisonnière: impact et régénération à la lisière des forêts

A.C.G. Melo et G. Durigan

À la lisière de fragments forestiers, la récupération des arbres après un incendie est entravée par les graminées et les lianes, qui se régénèrent plus rapidement et sont moins vulnérables au feu.

Le feu est l'une des principales causes de la perte de biodiversité dans les forêts tropicales. Ses effets les plus marqués sur les processus écologiques dans ces forêts sont la destruction des stocks de biomasse, les changements dans le cycle hydrologique et les éléments nutritifs (Salati et Vosep, 1984), et l'appauvrissement des communautés indigènes de végétaux et d'animaux (Pinard, Putz et Licona, 1999), auxquels peuvent faire suite des invasions biologiques (Mueller-Dombois, 2001).

D'après les statistiques, la perte de biodiversité est particulièrement intense à la lisière des forêts. L'humidité plus faible et le nombre plus important d'arbres morts (matériel inflammable) rendent la lisière des forêts fragmentées plus exposée à des incendies fréquents que l'intérieur de la forêt (Cochrane, 2003; Laurance *et al.*, 2001; Uhl et Kauffman, 1990). En outre, la densité de lianes et de graminées exotiques provenant des pâturages environnants tend à s'accroître. Des études menées dans le passé ont montré que les lianes entravent la régénération des fragments touchés par le feu (Castellani et Stubblebine, 1993; Rodrigues *et al.*, 2004, par exemple) et que la densité réduite et l'appauvrissement de la banque de semences après un incendie se manifestent davantage à la lisière de la forêt (Melo, Durigan et Gorenstein, 2007). On pourrait donc s'attendre à ce que les pertes structurelles et floristiques, ainsi que la résilience des communautés végétales, soient fonction de la distance de la lisière de la forêt.

Pour tester cette hypothèse, l'étude qui fait l'objet du présent article a examiné les effets du feu sur les communautés végétales à différentes distances de la lisière d'un fragment de forêt semi-décidue saisonnière au Brésil. L'article explique aussi les dynamiques de récupération de la structure

forestière et de la richesse des espèces après l'incendie.

DÉTAILS DE L'ÉTUDE

La superficie observée se situe dans le nord de la Station écologique de Caetetus dans l'État de São Paulo, au Brésil (22°23'17"S et 49°41'47"O). Le climat est tropical, avec une saison sèche qui dure normalement d'avril à août. La forêt est séparée des plantations de café avoisinantes par une route en terre de 5 m de large, où prolifère la graminée envahissante *Panicum maximum*.

Un incendie accidentel s'est déclaré en octobre 2003, à la fin d'une saison sèche exceptionnellement longue, et a brûlé une superficie d'environ 60 à 80 m de large et 300 m de long. Cette superficie a été comparée à une forêt voisine non touchée par le feu à 40 m de distance de la forêt brûlée et présentant les mêmes conditions environnementales que la zone sous observation.

Cinq transects permanents (de 10 m de large et 50 m de long) ont été établis dans chaque secteur (brûlé et non brûlé), depuis la lisière jusqu'à l'intérieur de la forêt, consistant chacun en cinq parcelles de 10 × 10 m². Une distance d'au moins 10 m séparait les transects. Pour effectuer la comparaison, les parcelles ont été regroupées en deux bandes en fonction de leur distance de la lisière de la forêt: de 0 à 20 m (extérieure) et de 20 à 50 m (intérieure).

Six mois après l'incendie, tous les individus des espèces d'arbres (d'au moins 1,7 m de haut) avaient été identifiés, étiquetés, mesurés et classés comme suit:

- survivants: arbres vivants, sans aucun signe de brûlage du houppier;
- morts: plantes dépourvues de feuilles et sans signe de recré;
- rejets: structures aériennes brûlées,

Antônio Carlos Galvão de Melo et Giselda Durigan sont ingénieurs forestiers et chercheurs scientifiques, Forêt publique d'Assis, Institut forestier, État de São Paulo (Brésil).

Paramètres structuraux et richesse floristique d'espèces arborescentes dans la régénération d'une forêt après un incendie, par rapport à une forêt non brûlée, à la Station écologique de Caetetus, Brésil

Temps après l'incendie (mois)	Superficie terrière (m ² /ha)								Densité (arbres/ha)							
	Total		Arbres survivants		Banques de semences arboricoles		Arbres rejetant		Total		Arbres survivants		Banques de semences arboricoles		Arbres rejetant	
	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.
6	0,78	3,58	0	2,12	0,58	1,37	0,20	0,09	1 290	3 559	0	193	1 100	3 235	190	131
15	2,57	6,47	0	2,12	2,16	4,00	0,41	0,36	1 690	4 120	0	193	1 310	3 555	380	372
24	3,49	10,01	0	2,12	2,96	7,48	0,53	0,41	1 890	4 327	0	193	1 430	3 787	460	520
Forêt non brûlée	20,68	20,26							1 870	3 607						

Temps après l'incendie (mois)	Couvert (%)								Nombre d'espèces arborescentes							
	Arbres		Lianes		Graminées		Rejetant		Issues de graines		Survivantes		Richesse spécifique totale			
	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.	Ext.	Int.		
6	20,0	50,6	79,9	69,3	11,8	0,6	8	10	6	10	0	16	14	26		
15	47,7	85,6	81,2	70,1	13,4	1,8	13	22	11	13	0	11	19	32		
24	47,3	87,5	85,2	76,9	14,1	0,1	15	23	13	23	0	11	24	37		
Forêt non brûlée	62,4	70,8	71,4	62,0	9,8	0							45	66		

rejets de la base du tronc ou des racines jusqu'à une distance maximale de 50 cm de la tige;

- recrues: plantes issues de semences après l'incendie.

Le couvert végétal a aussi été évalué, en pourcentage de la superficie occupée par la projection des structures aériennes (branches, feuilles) dans deux lignes parallèles dans chaque parcelle, à 3 m de ses limites latérales. Les arbres, les lianes et les graminées (seulement *P. maximum*) ont été mesurés séparément.

Dans le secteur touché par le feu, toutes les données ont été collectées 6, 15 et 24 mois après l'incendie. Dans le secteur non touché, elles ont été collectées 24 mois après l'incendie.

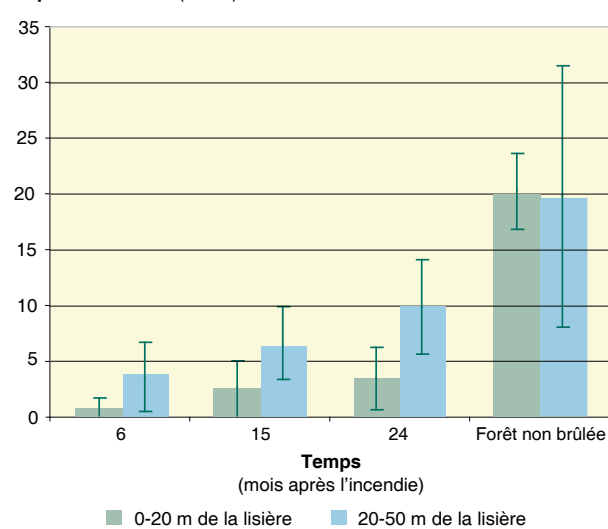
INTENSITÉ DES DOMMAGES

L'incendie a causé des dommages importants à la structure et à la composition floristique de la forêt. Les bandes intérieure et extérieure de forêt brûlée différaient considérablement de la forêt non touchée par le feu en termes de densité des arbres et de biomasse (représentée par la surface terrière) (tableau). Plus la distance de la lisière était courte, plus l'intensité des dommages était élevée (figure 1).

La perte estimée de biomasse causée par le feu se situait entre 89 pour cent de la surface terrière dans la bande intérieure

1
Superficie terrière arboricole à différentes périodes post-incendie, par rapport à la forêt non brûlée, Station écologique de Caetetus, Brésil (les lignes verticales indiquent l'écart type)

Superficie terrière (m²/ha)



et 100 pour cent dans la bande extérieure. La perte de biomasse indique l'intensité du feu, et donc la dégradation de la communauté végétale que l'événement aurait provoquée (Kruger, 1984a; Whelan, 1995). Dans la bande extérieure, où les arbres étaient plus disséminés, le feu a probablement été plus intense en raison de la présence majeure de graminées et de lianes facilement combustibles, ainsi que de l'humidité relativement plus faible qui caractérise normalement la lisière de fragments forestiers (Forman, 1995).

RÉCUPÉRATION DE LA STRUCTURE APRÈS L'INCENDIE

Le taux de récupération de la forêt changeait aussi avec la distance de la lisière. Tant la vulnérabilité au feu que la récupération variaient suivant les espèces.

Dans l'ensemble, 24 mois après l'incendie, le volume de biomasse de la forêt brûlée n'avait pas atteint celui de la forêt intacte, et la récupération de la biomasse était plus lente dans la bande extérieure (figure 1). À ce moment-là, les arbres issus de la banque de semences ou de la dispersion



Lisière de forêt deux jours après l'incendie

A.C.G. MELO



Lisière de forêt six mois après l'incendie; les arbres et la biomasse aérienne de la graminée *Panicum maximum* brûlés sont visibles

A.C.G. MELO



Lisière de forêt 18 mois après l'incendie, avec une abondance de graminées et de lianes grim pant sur des arbres morts et vivants

A.C.G. MELO

aérienne des graines recouvraient déjà la majorité de la surface terrière (tableau) par rapport aux arbres survivants et aux rejets d'individus préexistants.

Si l'extension de la surface terrière de la forêt brûlée reste constante au taux estimé par régression pour les deux premières années, la bande intérieure aura besoin de 5 ans et la bande extérieure de 11 ans pour reconstituer la biomasse originale.

Le couvert forestier s'est stabilisé près de 15 mois après l'incendie dans les deux bandes, mais il était plus élevé dans la bande intérieure.

Plusieurs facteurs expliquent les différences dans la biomasse des arbres (densité, couvert et surface terrière) entre les bandes 24 mois après l'incendie:

- La densité des arbres était également inférieure près de la lisière avant l'incendie, réduisant la disponibilité des rejets nécessaires à la régénération.
- La banque de semences s'était considérablement amenuisée dans la bande extérieure (Melo, Durigan et Gorenstein, 2007).
- Les plantules et rejets d'espèces arborescentes déjà rares dans la bande extérieure devaient soutenir la forte concurrence des lianes et des graminées envahissantes.

Les graminées et les lianes (issues de la banque de semences ou de rejets de drageons) se sont rapidement reconstituées dans la zone brûlée dans les six premiers mois qui ont suivi l'incendie. Les lianes ont vite occupé la zone pendant ce temps, mais elles ne se sont pas développées sensiblement par la suite. Les lianes ont un spectre plus varié d'adaptation à la multiplication végétative que les arbres (Gerwing, 2003) et une plus grande capacité de recrû, qui assure l'occupation rapide des sites perturbés, si bien qu'elles sont manifestement plus abondantes à la lisière (Janzen, 1980; Putz, 1984). La fréquence accrue de lianes (ligneuses et herbacées) due à l'intensité majeure des incendies a également été signalée (Cochrane et Schulze, 1999).

Le taux de croissance des graminées était très élevé. L'occupation par *P. maximum* était toujours plus étendue dans les parcelles brûlées extérieures qu'intérieures. Le taux de croissance était également plus élevé en général dans la bande brûlée extérieure que dans la forêt non brûlée. Une fois établies, les graminées peuvent réduire

de 99 pour cent l'illumination du tapis forestier (Hughes et Vitousek, 1993), compromettant la germination et le recrutement des espèces arborescentes. Les graminées non seulement entravent le développement de ces dernières, mais représentent aussi un combustible sec en hiver, exposant la zone à de nouveaux incendies.

IMPACT ET RÉCUPÉRATION DE LA RICHESSE FLORISTIQUE

La réaction des plantes au feu, même au sein de la même population, dépend de l'intensité de l'incendie dans chaque lieu, ainsi que des caractéristiques morphologiques et de l'emplacement de chaque individu (Whelan, 1995). En étudiant les effets des incendies sur les forêts saisonnières du Mato Grosso au Brésil, Ivanauskas, Monteiro et Rodrigues (2003) ont enregistré des taux de mortalité allant de 0 à 100 pour cent chez 76 espèces.

Dans la présente étude, la forêt brûlée avait en général une richesse d'espèces arborescentes très inférieure à celle de la forêt non brûlée (tableau). Sur les 77 espèces arborescentes échantillonnées dans la forêt intacte, 43 espèces (56 pour cent) n'étaient pas présentes dans la forêt brûlée 24 mois après l'incendie.

L'élimination des espèces dans une forêt brûlée peut être temporaire si le feu n'atteint qu'une partie de la forêt, puisqu'elles peuvent être réintroduites par la dispersion des graines ou par le vent. Cependant, les résultats laissent entendre que le feu peut déterminer l'extinction locale de certaines espèces si le fragment tout entier est brûlé.

D'une manière générale, dans les environs de la lisière, on a noté une augmentation du nombre d'espèces arborescentes pendant toute la période de surveillance (tableau). Les espèces revenaient au fil du temps pour reconstituer progressivement la richesse de la communauté. Malgré cela, 24 mois après l'incendie, la forêt brûlée avait encore dans les deux bandes un nombre d'espèces inférieur à celui de la forêt non brûlée.

Du sixième au vingt-quatrième mois après le feu, on observait une augmentation sensible de la densité des rejets dans les deux bandes. L'importance de la production de rejets comme stratégie de survie dans la régénération post-incendie a été signalée pour divers écosystèmes forestiers tropicaux (Uhl *et al.*, 1981; Kruger,

1984b; Rouwn, 1993; Marod *et al.*, 2002; Kennard *et al.*, 2002).

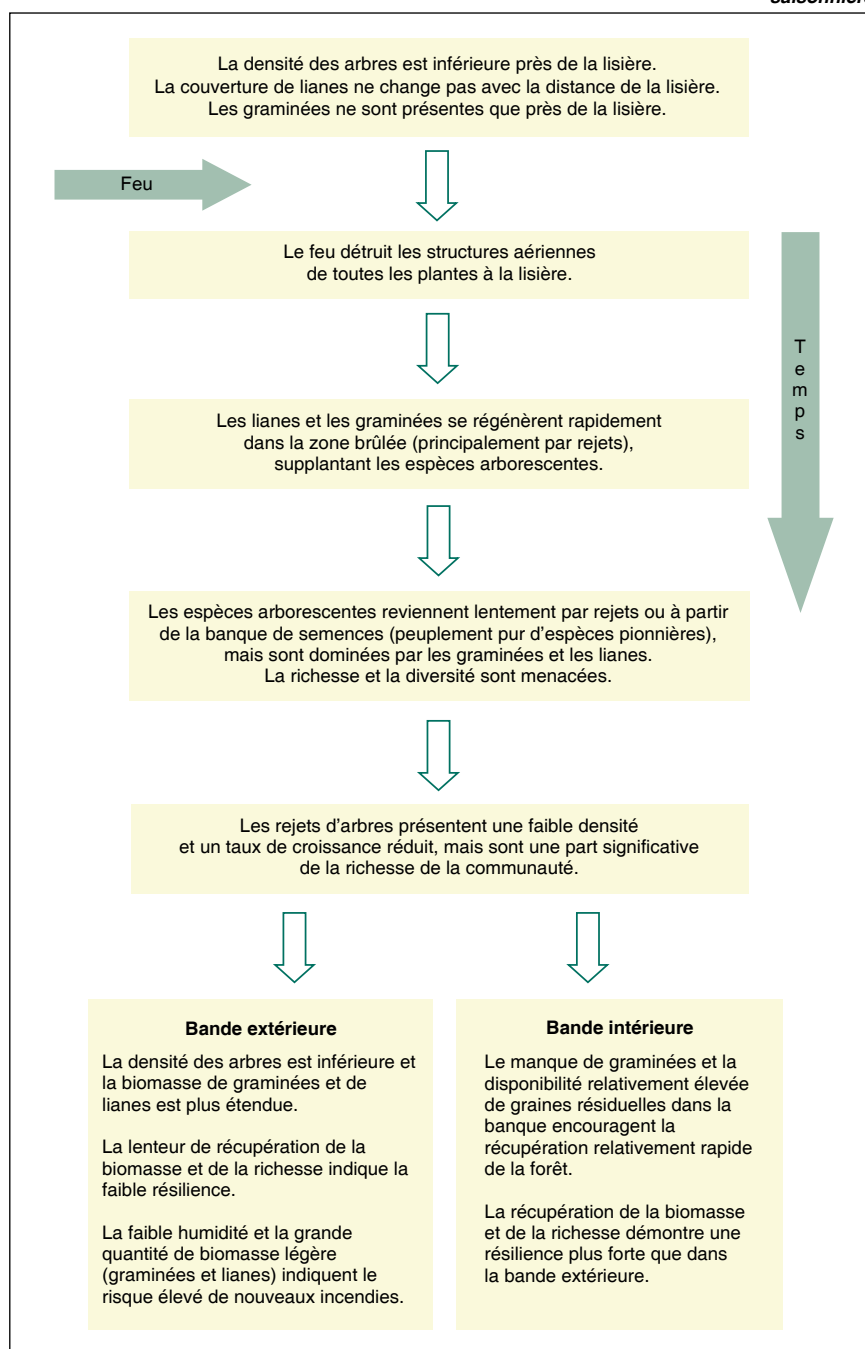
Des études menées précédemment ont montré que la forêt semi-décidue saisonnière renferme un nombre considérable d'espèces capables de régénération après un incendie (Castellani et Stubblebine, 1993; Hayashi *et al.*, 2001; Rodrigues *et al.*, 2004). Toutefois, le manque de surveillance à long terme des communautés brûlées interdit la formulation de

conclusions sur l'incidence du feu comme élément de pression évolutive sur ce type de forêt.

CONCLUSIONS

Dans la forêt surveillée, le feu était un facteur de dégradation déterminant, qui a non seulement détruit presque complètement la biomasse des arbres, mais a aussi réduit considérablement la richesse des espèces dans la strate arborée. La récupération de la

2
Modèle proposé pour deux ans de régénération post-incendie à la lisière d'une forêt semi-décidue saisonnière





Bibliographie

biomasse forestière a été très lente (faible résilience) dans les deux bandes.

La reconstitution de la structure de la forêt a été plus rapide loin de la lisière, ce qui paraît être lié à l'effet lisière qui existait déjà avant l'incendie.

Les graminées, présentes presque exclusivement près de la lisière de la forêt, n'interdisent pas l'arrivée des graines mais inhibent la germination, l'établissement et le développement des plantules. Certes, leur prolifération rapide dans la communauté post-incendie ralentit le développement des espèces arborescentes issues de la banque de semences, et compromet la régénération des communautés. Ainsi, dans la bande de 0 à 20 m de la lisière du fragment, la densité des arbres est très inférieure à celle de la bande intérieure, où les graminées sont pratiquement absentes.

Les résultats permettent de proposer un modèle de changements structurels dans les fragments de forêt semi-décidue saisonnière sur une période de deux ans après un incendie (figure 2). Il est suggéré que le taux de récupération de la biomasse des arbres est entravé principalement par la présence de graminées et de lianes qui occupent rapidement la zone brûlée et sont hautement inflammables. Les conclusions issues de cette étude et d'autres (Cochrane et Schulze, 1999; Pinard, Putz et Licona, 1999; Cochrane, 2001, 2003; Mueller-Dombois, 2001; Slik *et al.*, 2008; Veldman *et al.*, 2009) convergent pour suggérer que le modèle proposé est applicable à d'autres forêts tropicales fragmentées partout où le feu a représenté une menace persistante, stimulée par les effets lisière dans un cercle vicieux.

Les stratégies de gestion visant à prévenir les dommages du feu dans les fragments de forêt devraient viser la lutte contre la prolifération des graminées et des lianes le long de la lisière des forêts, plutôt que le simple établissement de pare-feux. On peut utiliser des rideaux-abris d'espèces résistantes au feu et non envahissantes pour réduire l'incidence de la lumière à la lisière de la forêt, afin de décourager la croissance des graminées et comme solution de substitution à la lutte chimique à l'aide d'herbicides. ♦

- Castellani, T.T. et Stubblebine, W.H.** 1993. Sucessão secundária em mata tropical mesófila após perturbação por fogo. *Revista Brasileira de Botânica*, 16: 181–203.
- Cochrane, M.A. et Schulze, M.D.** 1999. Fire as a recurrent event in tropical forests of the eastern Amazon: effects on forest structure, biomass and species composition. *Biotropica*, 31: 2–16.
- Cochrane, M.A.** 2001. Synergistic interactions between habitat fragmentation and fire in evergreen tropical forests. *Conservation Biology*, 15: 1515–1521.
- Cochrane, M.A.** 2003. Fire science for rainforests. *Nature*, 421: 913–919.
- Forman, R.T.** 1995. *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press.
- Gerwing, J.J.** 2003. A diversidade de histórias de vida natural entre seis espécies de cipós em floresta nativa na Amazônia Oriental. In E. Vidal & J.J. Gerwing, éd. *Ecologia e manejo de cipós na Amazônia Oriental*, p. 95–119. Belém, Brésil, Imazon.
- Hayashi, A.H., Penha, A.S., Rodrigues, R.R. et Appezzato-da-Glória, B.** 2001. Anatomical studies of shoot bud-forming roots of Brazilian tree species. *Australian Journal of Botany*, 49: 745–751.
- Hughes, F. et Vitousek, P.M.** 1993. Barriers to shrub establishment following fire in the seasonal submontane zone of Hawaii. *Oecologia*, 93: 557–563.
- Ivanauskas, N.M., Monteiro, R. et Rodrigues, R.R.** 2003. Alterations following a fire in a forest community of Alto Rio Xingu. *Forest Ecology and Management*, 184: 239–250.
- Janzen, D.H.** 1980. *Ecologia vegetal nos trópicos*. Temas de Biología, vol. 7. São Paulo, Brésil, EPU/EDUSP.
- Kauffman, J.B.** 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forest of the eastern Amazon. *Biotropica*, 23: 219–224.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S. et Morales, F.** 2002. Effects of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 162: 197–208.
- Kruger, F.J.** 1984a. Effects of fire on vegetation structure and dynamics. In P.V. Booyesen & N.M. Tainton, éd. *Ecological effects of fire in South African ecosystems*, p. 220–243. Berlin, Allemagne, Springer-Verlag.
- Kruger, F.J.** 1984b. Fire in forest. In P.V. Booyesen & N.M. Tainton, éd. *Ecological effects of fire in South African ecosystems*, p. 177–197. Berlin, Allemagne, Springer-Verlag.
- Laurance, W.F., Perez-Salicrup, D., Delamonica, P., Fearnside, P.M., Dangelo, S., Jerolinski, A., Pohl, L. et Lovejoy, T.E.** 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, 82: 105–116.
- Marod, D., Kutintara, U., Tanaka, H. et Nakashikuza, T.** 2002. The effects of drought and fire on seed and seedling dynamics in a tropical seasonal forest in Thailand. *Plant Ecology*, 161: 41–57.
- Melo, A.C.G., Durigan, D. et Gorenstein, M.R.** 2007. Efeito do fogo sobre o banco de sementes em faixa de borda de Floresta Estacional Semidecidual, SP, Brésil. *Acta Botânica Brasílica*, 21: 927–934.
- Mueller-Dombois, D.** 2001. Biological invasions and fire in tropical biomes. In K.E.M. Galley & T.P. Wilson, éd. *Proceedings of the invasive species workshop: the role of fire in the control and spread of invasive species*, p. 112–121. Miscellaneous Publications 11. Tallahassee, Floride, États-Unis, Tall Timbers Research Station.
- Pinard, M.A., Putz, F.E. et Licona, J.C.** 1999. Tree mortality and vine proliferation following a wildfire in a subhumid tropical forest in eastern Bolivia. *Forest Ecology and Management*, 116: 247–252.
- Putz, F.E.** 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology*, 65: 1713–1724.
- Rodrigues, R.R., Torres, R.B., Matthes, L.A.F. et Penha, A.F.** 2004. Trees species resprouting from root buds in a semideciduous forest affected by fires, Campinas, southeast Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47: 127–133.
- Rouwn, A.** 1993. Regeneration by sprouting in slash and burn rice cultivation, Taï rain forest, Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 387–408.
- Salati, E. et Vosep, B.** 1984. Amazon Basin: a system in equilibrium. *Science*, 225: 129–138.
- Slik, W.F., Bernard, C.S., Van Beek, M., Breman, F.C. et Eichhorn, K.A.O.** 2008. Tree diversity, composition, forest structure and aboveground biomass dynamics after single and repeated fire in a Bornean rain forest. *Oecologia*, 158: 579–588.
- Uhl, C. et Kauffman, J.B.** 1990. Deforestation effects on fire susceptibility and the potential

response of tree species to fire in the rain forest of the eastern Amazon. *Ecology*, 71: 437–449.

Uhl, C., Clark, K., Clark, H. et Murphy, P. 1981. Early plant succession after cutting

and burning in the upper Rio Negro region of the Amazonian basin. *Journal of Ecology*, 69: 631–649.

Veldman, J.W., Mostacedo, B., Peña-Claros, M. et Putz, F.E. 2009. Selective logging

and fire as drivers of alien grass invasion in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258: 1643–1649.

Whelan, J. 1995. *The ecology of fire*. Cambridge, Royaume-Uni, Cambridge University Press. ◆