UNIVERSITÉ POLYTECHNIQUE DE BOBO-DIOULASSO (UPB) -----INSTITUT DU DÉVELOPPEMENT RURAL (IDR)



THESE Présentée en vue de l'obtention du

DOCTORAT UNIQUE EN DEVELOPPEMENT RURAL

Option: Systèmes de Production Végétale

Spécialité: Science du sol

Par Wendkouni Sabine Marie Flore DOAMBA

Feu et propriétés biogéochimiques des sols en savane soudanienne



Soutenue le 02 Juin 2014, devant le jury d'examen composé de :

Président : Dr Michel P. SEDOGO, Directeur de recherche, INERA/CNRST Membres :

- Pr Issaka BOUSSIM, Professeur titulaire, Université de Ouagadougou (Examinateur)
- Dr Antoine N. SOME, Maître de conférences, Université polytechnique de Bobo-Dioulasso (Rapporteur)
- Dr Louis SAWADOGO, Maître de recherche, INERA/CNRST (Rapporteur)
- Pr Antoine SANON, Professeur titulaire, Université de Ouagadougou (Rapporteur)
- Dr Hassan Bismarck NACRO, Maître de conférences, Université polytechnique de Bobo-Dioulasso (Directeur de thèse)

Illustrations photographiques de la page de garde
Photo de gauche : Application du feu précoce par les populations riveraines dans la forêt classée de
Dindéresso (Burkina Faso); Photo du milieu : Feu précoce dans les parcelles expérimentales dans la forêt classée de Dindéresso (Burkina Faso);
Photo de droite: Reprise de la végétation herbacée après le passage du feu en saison pluvieuse (Septembre 2011) dans la forêt classée de Dindéresso (Burkina Faso).
ii

Dédicace

A mon père, Doamba Arthur ;

A ma mère, Wangraoua Germaine;

A mon époux, Thiombiano Boundia Alexandre;

Votre amour me donne « l'énergie et la force » pour avancer

Merci d'avoir existé;

Merci d'avoir apporté au monde un exemple et une conscience

(Hommage à Nelson Mandela)

Remerciements

La réalisation de cette thèse a bénéficié de l'appui financier de la Fondation Internationale pour la Science (Grant Agreement No. C/4816-1), du projet RIPIECSA et du Ministère des Enseignements Secondaire et Supérieur du Burkina Faso. Que ces institutions trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude.

J'ai bénéficié d'une aide considérable et précieuse de plusieurs personnes de la conception à la réalisation de cette thèse, en passant par la collecte, le traitement des données et la publication des résultats. Sans prétendre être exhaustive, il me plait de remercier sincèrement :

Professeur Hassan Bismarck Nacro, Directeur de thèse, je vous remercie pour votre disponibilité et votre patience tout au long de ce chemin parcouru. Merci d'avoir guidé mes premiers pas dans la recherche depuis l'ingéniorat. J'avoue avoir trouvé le sujet très complexe au départ mais avec les nombreux échanges enrichissants avec vous sur le sujet, il a pu finalement être orienté comme il le faut.

Professeur Patrice Savadogo, je vous suis profondément reconnaissante pour le grand intérêt accordé à mon travail et pour votre implication très active qui a permis l'aboutissement de cette thèse. Votre appui a été considérable dans le traitement des données, la rédaction et à la publication de cette thèse. Votre simplicité, votre sens de l'humour et du travail bien fait, m'ont particulièrement marquée tout au long de ces travaux. J'ai beaucoup appris avec vous et je ne saurais en quelques lignes vous faire preuve de ma profonde reconnaissance.

Professeur Michel P. Sédogo, je vous suis très reconnaissante pour avoir suivi ce travail avec attention. Toujours disponible, vos critiques objectives et suggestions ont été d'un grand apport dans ce travail.

Aux Docteurs, Zacharia Gnankambary et Fidèle Bognounou, je vous remercie grandement pour les corrections et les critiques apportées à ce document;

Aux enseignants de l'Institut du Développement Rural (IDR), je vous vous remercie d'avoir accepté partager avec moi vos connaissances et j'ose espérer que par vos actions et directives, une charte de thèse pourra voir le jour très prochainement afin de faciliter la rédaction des thèses pour les futures promotions.

C'est aussi le moment pour moi de remercier mes aînés, Dr Sangaré Sheick Ahmed Khalil S.B., Dr Kiba Delwendé Innocent, Dr Yaméogo T. Gérôme pour leur amitié, leur soutien et les discussions constructives que j'ai eues avec eux;

C'est également l'occasion de rendre un hommage aux institutions partenaires :

Au projet BKF012/PAGREN, et au Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie, qui nous ont accordé un site pour la réalisation de nos travaux de terrain mais aussi pour leur franche collaboration;

Aux laboratoires LERF (Laboratoire d'Etude de Recherche sur la Fertilité des sols) de l'Université Polytechnique de Bobo Dioulasso, Sol-Eau-Plante de l'INERA Kamboinsé et GRN-SP de Farako-Ba et à tous leurs personnels, en particulier, Messieurs Ouandaogo Noufou, Ramdé Martin, Ouattara Amoro, Simporé Pascal, et Mademoiselle Alice Naré pour leur soutien et l'accueil lors de mes séjours pour les différentes analyses de sol;

A l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et à tout le personnel en particulier Mr Saïbou Nignan pour l'installation des sites et les travaux d'inventaires; Au Département de Productions Forestières (DPF)/CNRST, et à tout son personnel pour leur accueil et leur franche collaboration;

Je n'oublie pas mon instituteur du Primaire, Mr Patrice Y. Bacyé, à qui je dois mon amour pour la quête de la connaissance et pour la culture du travail bien fait ;

A mes amis et camarades de longue date avec qui j'ai partagé des moments chaleureux en particulier Mathieu Yaméogo et Nongma Zongo ;

A mon frère, Doamba N. Rodrigue à qui je passe le témoin et à mes Sœurs (Lydie, Elisabeth et Tatiana) bien aimées, je les remercie pour leur soutien indéfectible.

A tous ceux dont les noms n'apparaissent pas ici, ce silence n'enlève rien de l'estime que je leur porte; « Y Barka » Merci à tous!

Table des matières

Remerciements	iv
Table des matières	vi
Résumé	ix
Abstract	x
Liste de sigles et abréviations	xi
Liste des tableaux	xii
Liste des figures	xiii
Listes des annexes et photos	xiv
Introduction générale	1
Chapitre 1	
Revue bibliographique et présentation de la zone d'étude	5
I. Savane : un écosystème complexe	6
II. Feu et cycle des nutriments en savane	6
III. Feu et fonctionnement des écosystèmes savanicoles	8
III.1. Intensité et sévérité du feu en savane	12
III.2. Comportement du feu	13
III.3. Typologie des feux en savane	15
III.4. Influence du feu sur les écosystèmes savanicoles	17
III.4.1. Feu et végétation	17
III.4.2. Feu et paramètres physiques du sol	18
III.4.3. Feu et cycle des nutriments	19
III.4.4. Feu et activité biologique du sol	21
III.4.4.1.Les organismes du sol	21
III.5.Importance de l'étude en Afrique de l'ouest	25
III.6. Législation et pratique des feux de brousse au Burkina Faso	27
IV. Présentation du site d'étude	30
IV.1. Site d'étude	30
IV 2 Climat	33

IV.3. Végétation et sols	35
IV.4. Dispositif expérimental	36
Chapitre 2	
Effet du taux de recouvrement ligneux et des caractéristique combustible sur le comportement et la température des feux en s soudanienne boisée en Afrique de l'Ouest	avane
II.1. Introduction	40
II.2. Matériel et Méthodes	41
II.3. Analyses statistiques	42
II.4. Résultats	43
II.4.1. Caractéristiques du combustible et comportement du feu	43
II.4.2. Les modèles de prédictions du comportement du feu	45
II.5. Discussion	45
II.6. Conclusion partielle	46
Chapitre 3	
Modifications induites dans les propriétés physico-chimiques par le répétés à différentes saisons et à des quantités variables de combusti savane soudanienne boisée	ble en
III.1. Introduction	
III.2. Matériel et Méthodes	50
III.3. Analyses statistiques	52
III.4. Résultats	53
III.4.1. Feu et distribution des particules dans le sol	53
III.4.2.Discussion	55
III.4.3.Feu et propriétés chimiques du sol	56
III.4.4. Feu et cycle de l'azote et du phosphore	62
III.5. Discussion	64
III.6. Conclusion partielle	67
Chapitre 4	
Effets des feux répétés sur la structure et la diversité taxonomique macrofaune du sol en savane soudanienne boisée	
IV.1. Introduction	69

IV.3. Analyses statistiques	73
IV.4. Résultats	75
IV.4.1. Composition et structure de la communauté de la macrofaune du sol	75
IV.4.2. Variation inter-annuelle de la macrofaune du sol	76
IV.4.3. Résilience de la macrofaune du sol après le passage du feu	77
IV.4.4. Distribution verticale de la macrofaune du sol	78
IV.4.5. Facteurs gouvernant la structure de la communauté de la macrofaune de sol	
IV.5.Discussion	83
IV.5.1. Composition et structure de la macrofaune du sol	83
IV.5.2. Diversité taxonomique de la macrofaune du sol	85
IV.5.3. Les facteurs gouvernants la structure de la communauté de la macrofaur du sol	
IV.6. Conclusion partielle	86
Chapitre 5	
Réponse respiratoire du sol à la variation de la quantité du combustib dans une savane soudanienne boisée en Afrique de l'Ouest	
V.1. Introduction	89
V.2. Matériel et Méthodes	90
V.3. Analyses statistiques	93
V.4. Résultats	94
V.4.1. Effet de la quantité de combustible sur l'activité microbienne	94
V.4.2. Réponse de la communauté microbienne à l'apport de nutriment	95
V.4.3. Discussion	95
V.5. Conclusion partielle	96
Conclusion générale et recommandations	97
Références	99

RESUME

Les feux de brousse dont les effets dépendent aussi bien de leur intensité que de leur saison d'occurrence, sont considérés comme une perturbation écologique majeure des écosystèmes savanicoles. L'objectif général de cette thèse est de générer des connaissances sur l'effet de la quantité du combustible et de la saison du feu sur les propriétés biogéochimiques du sol afin d'aider à la gestion des écosystèmes savanicoles. Les travaux de recherches ont été menés sur un dispositif expérimental couvrant 11,16 ha et installé dans la forêt classée de Dindéresso dans l'Ouest du Burkina Faso. Sur la base de la quantité du combustible, trois traitements ont été considérés en plus du témoin (parcelle protégée du feu) pour les deux régimes de feu (précoce et tardif). Les résultats de l'étude ont montré que l'intensité du feu a été significativement et positivement corrélée avec la quantité du combustible (r²=0,913) et négativement avec son humidité (r²=0,731). Par ailleurs, la température du feu a été significativement et négativement corrélée avec l'humidité de l'air (r²=0,686). Aucun effet significatif sur la texture du sol n'a été observé. Le feu précoce n'a pas entraîné à court terme une modification significative des propriétés du sol, contrairement au feu tardif qui a eu un effet nocif. Le feu précoce a cependant entraîné une réduction considérable du nombre d'individus de la macrofaune du sol. Des variations annuelles ont aussi été observées dans la composition de cette macrofaune. Les résultats ont également montré que la profondeur du sol a été un facteur qui a gouverné la distribution de la structure de la macrofaune du sol. La quantité du combustible n'a pas eu un effet significatif sur la respiration du sol. Cependant, l'addition de l'azote et du phosphore aux sols prélevés ont montré qu'ils en sont déficients. Le feu étant une perturbation écologique inévitable dans les écosystèmes savanicoles, son intégration dans les schémas d'aménagement s'impose. Les enseignements tirés de l'étude sur le comportement du feu ainsi que les résultats de l'effet du feu sur les paramètres chimiques et biologiques du sol peuvent donc aider à une meilleure gestion des formations boisées en zone soudanienne. Les investigations doivent se poursuivre pour affiner les connaissances à l'échelle du paysage.

Mots clés: Comportement du feu; cycle des nutriments; propriétés du sol; macrofaune du sol; respiration du sol; perturbation écologique; savane.

THESIS TITLE:

Fire and soil biogeochemical properties in the sudanian savanna-woodland

ABSTRACT

Bush fires which effects depend on their intensity as well as the season of occurrence are considered as a major disturbance of savanna ecosystems. The general objective of this thesis is to generate knowledge on the effect of fuel load and fire season on soil biogeochemical properties to contribute improving savanna ecosystems management. The research was conducted on an experiment of 11.16 ha set in the forest reserve of Dinderesso in Western Burkina Faso. Based on fuel load, three treatments were considered in addition to the control (plot protected from fire) for the two fire regimes (early and late). The results showed that fire intensity was significantly and positively correlated with fuel load (r²=0,913), and negatively correlated with fuel moisture (r²=0,731). Moreover, fire temperature was found significantly and negatively correlated with relative air humidity ($r^2=0,686$). No significant effect was found on soil texture. Results also showed that early fire had not significant effect on soil properties in the short term, on the contrary to late fire which had a negative effect. Early fire however dramatically reduced the population of soil macrofauna. Furthermore, annual variations were observed in the composition of soil macrofauna. Soil depth was a factor that played an important role in the distribution of soil macrofauna structure. As to fuel load, it had no significant effect on soil respiration. But the addition of nitrogen and phosphate showed the deficiency of soil in these nutrients. Fire being an unavoidable ecological disturbance in the savanna ecosystem, its integration in the management plans is required. The knowledge gained from the study of fire behavior as well as results on the effect of fire on the chemical and biological soil parameters can therefore contribute to a better management of savanna ecosystems. Nevertheless, further investigation is needed to improve the knowledge on ecological effects of fire at the landscape scale.

Keywords: Fire behavior; nutrients cycling; soil properties; soil macrofauna; soil respiration; ecological disturbance; savanna.

Liste des sigles et abréviations

BUNASOLS: Bureau National des Sols

CANOCO: Canonical Community Ordination

CTIG: Cellule de Télédétection et d'informations Géographiques

CA: Combustible augmenté

CN: Combustible normal

CR : Combustible réduit

CNRST: Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique

DPF: Département Productions Forestières

FC: Forêt Classée

GRN-SP: Gestion des ressources Naturelles/Systèmes de Production

IDR: Institut du Développement Rural

IRD: Institut de Recherche pour le Développement

INERA: Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles

PAGREN: Projet d'Appui à la Gestion Participative des Ressources Naturelles

LERF: Laboratoire d'Etude de Recherche sur la Fertilité des Sols

UPB: Université Polytechnique de Bobo-Dioulasso

Liste des tableaux

Tableau I: Equations de régression pour la prédiction de la vitesse de propagation du feu (VP), la température et l'intensité du feu45
Tableau II: Résultats de l'analyse de variance pour les parcelles brûlées (A) et non brûlées (B)
Tableau III. Effet du traitement « quantité du combustible », de la profondeur de prélèvement du sol et de l'environnement spatial avant-après le passage du feu précoce sur les paramètres chimiques du sol en savane soudanienne
Tableau IV. Résultats de l'analyse de variance des parcelles protégées du feu (témoin)
Tableau V. Variation inter-annuelle des propriétés du sol des parcelles protégées en savane soudanienne boisée au Burkina Faso
Tableau VI. Les effets principaux du traitement « quantité de combustible », de la profondeur de prélèvement du sol et de l'environnement spatial avant-après feu sur les paramètres du sol du feu tardif dans la savane soudanienne au Burkina Faso
Tableau VII. Effet du traitement du combustible, de la profondeur de prélèvement du sol et de l'environnement spatial avant et après feu sur la dynamique du phosphore et de l'azote durant le feu précoce en 2009 et 2010, dans une savane soudanienne boisée au Burkina Faso
Tableau VIII: Composition et structure de la communauté de la macrofaune du sol en 2009 (A) et 2010 (B) en fonction de la quantité de combustible en savane soudanienne au Burkina Faso
Tableau IX. Les effets principaux de l'environnement du feu (avant et après le passage du feu) sur la densité et la diversité taxonomique de la macrofaune du sol au cours de deux années d'application de feux précoces dans une savane soudanienne boisée au Burkina Faso
Tableau X. Valeurs propres, et coefficients de corrélation issus des analyses de correspondance
Tableau XI. Les coefficients canoniques et les coefficients de corrélation des variables environnementales pour les deux premiers axes dans l'ordination (CCA) avant et après le passage du feu et dans chaque année d'étude (2009 et 2010) 81
Tableau XII: Quantité de nutriments appliqués par traitement91
Tableau XIII : Effet de l'apport des nutriments sur les paramètres de la respiration du sol
Tableau XIV: Effet de la quantité du combustible sur les paramètres de la respiration du sol

Liste des Figures

Figure 1: Cadre conceptuel simplifié illustrant les interactions entre les caractéristiques du feu, la végétation et les conditions climatiques8
Figure 2: Types et taille des organismes du sol pouvant être affectés par le feu (DeBano et al., 1998)
Figure 3 : Localisation des feux sur la carte de végétation en Afrique de l'Ouest (Dolidon, 2005)
Figure 4: La distribution des feux au Burkina Faso (Dolidon, 2007)30
Figure 5: Localisation de la forêt classée (FC) de Dindéresso selon la zone phytogéographique et les isohyètes
Figure 6: Carte d'occupation des terres de la forêt classée de Dindéresso avec localisation du dispositif de recherche
Figure 7: Evolution de la pluviosité moyenne annuelle et du nombre de jour de pluie par an de 1989 à 2012 dans la zone de Dindéresso
Figure 8 : Humidité relative et vitesse du vent à la station synoptique de Bobo- Dioulasso, moyenne calculée sur la période 1981 à 2012 (n=32)
Figure 9: Localisation des blocs d'étude dans la forêt classée de Dindéresso 36
Figure10: Dispositif expérimental d'étude installé dans la forêt classée de Dindéresso
Figure 11: Caractéristiques du combustible (quantité du combustible « A », taux d'humidité du combustible « B ») et des paramètres du comportement du feu (température du feu (C), sa vitesse de propagation (D) et son intensité (E) dans des parcelles soumises à différents traitements de combustible en savane soudanienne
Figure 12 : Effet du traitement de combustible (quantité du combustible) (A), de l'échantillonage avant et après feu (B) et de la profondeur de prélèvement du sol (C) sur la granulométrie du sol (g) en savane soudanienne au Burkina Faso 54
Figure 13: Schéma du protocole d'extraction de la faune du sol72
Figure 14 : Effet de la quantité du combustible sur la densité et la diversité taxonomique de la macrofaune du sol durant deux années consécutives de pratique de feu dans la savane soudanienne au Burkina Faso
Figure 15 : Effet de la profondeur du sol sur la densité et la diversité taxonomique de la macrofaune du sol durant deux années consécutives de pratique de feu en savane soudanienne au Burkina Faso79
Figure 16: Ordination des groupes taxonomiques en relation avec les deux premiers facteurs extraits du CCA (Canonical Correspondance Analysis); les flèches indiquent l'inclinaison des facteurs environnementaux
Figure 17: Modèle de la cinétique de la respiration des microorganismes du sol avant et après addition de substrat (llstedt et al., 2003)93

Table des photos

Photo1: Processus d'extraction (a et b) et d'identification (c et d) de la macrofaune du sol
Photo 2: Schémas descriptif des différents composants du Respicond IV92
Photo 3: Respicond IV
Photo 4: Les récipients contenant le sol dans le Respicond IV92
Photo 5: Mise en place des nutriments
Table des annexes
Annexe 1: Liste des espèces herbeuses inventoriées dans les parcelles expérimentales à Dindéresso
Annexe2: Liste des espèces ligneuses inventoriées dans les parcelles expérimentales à Dindéressoiv
Annexe 3: Densité (indiv.m-2) de la macrofaune dans les différentes parcelles expérimentales avant le passage du feuvi
Annexe 4: Densité (indiv.m-2) de la macrofaune dans les différentes parcelles expérimentales après le passage du feuvii
Annexe 5: Planche photographique sur la gestion anthropique des écosystèmes savanicoles (Forêt classée de Dindéresso, Burkina Faso)viii

Introduction générale

Les savanes couvrent 20% de la surface de la terre et sont largement répandues dans les régions tropicales (Scholes et Archer, 1997; Laclau *et al.*, 2002). Elles constituent un écosystème complexe marqué par la coexistence d'une strate herbacée et d'une ou plusieurs strates arbustive et/ou arborée (Scholes et Archer, 1997). Les savanes sont soumises souvent à des perturbations majeures telles que le feu, la pâture et la coupe sélective de bois qui influent grandement sur leur structuration, composition et fonctionnement (Frost *et al.*, 1986; Menaut *et al.*, 1995). Bien que de nombreuses études aient été effectuées sur les savanes, les conditions de persistance de ces phénomènes restent complexes et peu comprises. Toutefois, les résultats d'études précédentes (Frost et Robertson, 1985; Sankaran *et al.*, 2005; Govender *et al.*, 2006; Bond et Parr, 2010) concourent à conclure que les savanes sont maintenues dans leur état par les feux.

Dans les savanes, les feux de brousse sont dus pour la plupart aux activités de l'Homme en quête d'animaux sauvages, de pâturage pour le cheptel, ou de terres cultivables (Stocks et al., 1996; Archibald et al., 2009; Archibald et al., 2012). Ces feux y contrôlent en effet, la structure, la composition, la succession et la productivité dans les écosystèmes savanicoles (Midgley et al., 2010) et le pool de nutriments dans le sol (Certini et al., 2011; Badia-Villas et al., 2014). Les feux fréquents peuvent avoir des conséquences à long terme sur les processus biogéochimiques, physiques et microbiens qui régissent le stockage des éléments nutritifs, le flux et la capacité du sol à retenir l'eau et les nutriments (Neary et al., 1999). Les conséquences de ces feux peuvent être bénéfiques ou catastrophiques pour les écosystèmes savanicoles en fonction de leur intensité et de leur sévérité. Une forte mortalité de la composante ligneuse peut être observée ainsi qu'un retard de croissance des jeunes individus et une limitation de la régénération chez certaines espèces ligneuses (Bond et Van Wilgen, 1996; Van Nieuwstadt et Sheil, 2004). En revanche, des expériences de protection contre le feu en savane humide, ont montré que l'installation des ligneux était limitée par le feu (Devineau et al., 1984; Swaine et al., 1992; Groen et al., 2008). Ainsi, en absence de feux, les ligneux ainsi que la nécromasse inhibent la production des herbacées et entrainent par conséquent la transformation de la savane arbustive

en savane boisée, tandis que les feux fréquents surtout tardifs, favorisent l'installation d'une savane herbeuse (Swaine *et al.,* 1992; Sawadogo, 2009). Les résultats d'autres études ont montré que les feux peuvent aussi favoriser la floraison et donc la production de semences parmi les arbustes et herbacées (Bond et Van Wilgen, 1996; Baskin et Baskin, 1998). Ils seraient à l'origine de l'accroissement de la phytomasse des herbacés (Bond et Van Wilgen, 1996). De ce point de vue, les feux sont considérés comme un facteur écologique essentiel pour le maintien des écosystèmes de savane (Trapnell *et al.,* 1976; van Langevelde *et al.,* 2003).

Le sol, support de la production végétale est aussi influencé par le feu. Les modifications que le feu peut induire sur le sol, sont susceptibles de produire un large éventail de changements dans d'autres composantes de l'écosystème, en raison de leur interdépendance (DeBano et al., 1998). Les effets sur le sol et ses composantes dépendent directement de la sévérité du feu qui intègre la quantité, la qualité et l'humidité du combustible, mais aussi, la température du sol et la durée du feu (Neary et al., 1999; Neary et al., 2008). En fonction de la sévérité du feu, des éléments nutritifs comme l'azote se volatilisent partiellement tandis que d'autres tels que le phosphore, le potassium et certains cations restent dans les cendres ou sont perdus avec les particules dans la fumée (Gillon, 1990). En outre, la diffusion de la chaleur dans le sol pendant les feux de brousse affecte la survie des organismes biologiques; les animaux ou leurs œufs sont directement tués ou blessés par les flammes ou par la chaleur dégagée de la combustion. Les effets indirects entraînent généralement des changements à long terme sur l'environnement immédiat de ces organismes (DeBano et al., 1998; Verma et Jayakumar, 2012). Les feux fréquents et les feux tardifs sont particulièrement nocifs pour les propriétés du sol. Ils détruisent la couverture du sol et l'exposent à la dégradation et à l'encroûtement (Bird et al., 2000; Parker et al., 2001; Mills et Fey, 2004; Varela et al., 2010). Toutefois, dans les aires protégées, des feux précoces y sont adoptés comme un système d'aménagement pour minimiser les risques et pour diminuer la sévérité des feux tardifs, mais aussi pour induire la production de la phytomasse herbacée pour le pâturage (Bellefontaine et al., 2000 ; Hutchinson et al., 2008). En savane ouest africaine, beaucoup de travaux ont été menés sur la dynamique de la végétation et le pâturage (Stocks et al., 1996 ; Sawadogo et al., 2005), et sur le comportement du feu (Savadogo *et al.*, 2007b; Sow *et al.*, 2013). Les recherches actuelles se concentrent sur les effets des feux sur la température du sol, le flux de CO₂ et les propriétés de l'eau du sol (Savadogo *et al.*, 2007a ; Savadogo *et al.*, 2012). Par contre, peu d'études existent sur l'effet de la quantité du combustible et de la saisonnalité du feu sur les propriétés du sol. Le manque de données quantitatives appelle à une étude approfondie afin de générer des connaissances permettant d'aider à la gestion des écosystèmes savanicoles. Plus spécifiquement, les objectifs de recherche sont les suivantes:

- (1) analyser l'effet du taux de recouvrement ligneux et des caractéristiques du combustible sur le comportement et la température des feux;
- (2) déterminer les modifications induites dans les propriétés physico-chimiques du sol par les feux répétés à différentes saisons et à des quantités variables de combustible (i); examiner aussi l'effet des feux sur la distribution verticale des nutriments du sol (ii);
- (3) examiner l'effet des feux précoces répétés et de la variation de la quantité du combustible sur la structure et la diversité de la macrofaune du sol:
- (4) évaluer les modifications induites dans la respiration microbienne des sols par les feux précoces.

Pour conduire notre étude, nous sommes partie de l'hypothèse globale suivante: la quantité du combustible, la saison des feux, et le climat de par ses variations, influencent diversement les paramètres structurels et fonctionnels des écosystèmes savanicoles. Pour tester cette hypothèse générale nous avons formulé les hypothèses spécifiques de travail suivantes :

- (1) le recouvrement ligneux et les conditions climatiques influencent le comportement du feu (i); les caractéristiques du combustible ainsi que celles climatiques prédisent de façon satisfaisante le comportement du feu (ii);
- (2) l'augmentation de la quantité de combustible entraîne une augmentation de l'intensité du feu provoque une perturbation du pool des nutriments du sol et une diminution des quantités de matières organiques dans le sol (i); la saisonnalité et la variation de la quantité du combustible affectent la distribution verticale des nutriments qui diminue des horizons superficiels aux profondeurs dans les parcelles brûlées (ii);

- (3) les feux précoces répétés provoquent une diminution de la population et de la diversité de la macrofaune du sol;
- (4) les feux précoces stimulent l'activité respiratoire du sol.

Le présent mémoire, qui rend compte du travail effectué, est subdivisé en cinq chapitres. Le premier propose une synthèse bibliographique sur les savanes, les feux et les effets de ceux-ci sur la végétation, le sol et ses composants. Le site d'étude y est également présenté, et le dispositif expérimental décrit. Le second chapitre traite de l'effet de la structure de la végétation et des caractéristiques du combustible sur le comportement et la température du feu. Le troisième chapitre est consacré à l'étude des modifications induites dans les propriétés physico-chimiques du sol par les feux répétés à différentes saisons avec des quantités variables de combustible. Dans le quatrième chapitre, sont abordées les questions de l'effet des feux précoces répétés sur la communauté de la macrofaune du sol. Le cinquième chapitre est consacré à l'étude de l'effet des feux précoces sur la communauté microbienne du sol. Enfin, une conclusion générale et des recommandations ont été proposées à la suite des cinq chapitres.

I. La savane: un écosystème complexe

Les savanes constituent un écosystème complexe dominé par une formation herbeuse pouvant ou non contenir des ligneux et régulièrement parcourue par le feu (César, 1991; Jensen et al., 2001). En Afrique, les écosystèmes savanicoles couvrent approximativement la moitié des terres (Scholes et Walker, 1993; Collett et Neumann, 1995). La savane en Afrique se divise en deux zones distinctes: la région soudanienne dans l'hémisphère nord et la zone zambézienne dans l'hémisphère Sud. La zone soudanienne est située entre 6° et 13° de latitude Nord et couvre une superficie de 5,25 millions de Km². Elle s'étire d'Ouest en Est, du Sénégal à l'Ethiopie (Menaut et al., 1995) et est caractérisée par une saison sèche de 6 à 7 mois et une pluviosité moyenne annuelle de 700 à 1200 mm (Menaut et al., 1995). Outre les variations climatiques observées et la forte pression démographique qui les caractérisent, les savanes sont aussi des milieux très hétérogènes dans leurs faciès et dans leurs fonctionnements. On peut aborder cette hétérogénéité sous ses formes structurelle et fonctionnelle. Celle structurelle qui regroupe la structuration spatiale des végétaux (densité et agrégation des arbres) et des nutriments (quantité et capacité de rétention d'eau, quantité de matière organique) est régulée par la l'hétérogénéité du sol (Menaut et al., 1995). Elle influence notamment, le déroulement des processus de l'écosystème dans l'espace et conditionne l'hétérogénéité fonctionnelle en contraignant la répartition spatiale des ressources et les perturbations telles que le feu, et l'herbivorie. En dehors de cette hétérogénéité, les savanes sont caractérisées par des interactions complexes entre au moins quatre processus qui peuvent expliquer leur formation et leur maintien: la compétition pour l'eau et pour les nutriments (Scholes et Archer, 1997), le rôle de l'herbivorie et celui du feu (Gignoux et al., 1997; N'Dri, 2011). Parmi ces facteurs, les feux de brousse d'origine anthropique qui occasionnent des pertes de nutriments en savane, sont reconnus comme l'un des facteurs écologiques les plus actifs de la modification de cet écosystème (Raison et Woods, 1986; Snyman, 2004).

II. Feu et cycle des nutriments en savane

En savane, le feu est reconnu comme une perturbation majeure qui contribue notablement à la perte d'éléments nutritifs. Ces pertes varient en fonction de la saison du feu (précoce, tardif) et de la structure de la végétation (Menaut et al.,

1993). Appliqués précocement, les feux induisent une volatilisation modérée de l'azote comparativement aux feux tardifs qui surviennent au moment où la végétation est complètement sèche. Les feux entraînent aussi des perturbations dans l'équilibre herbes/arbres (Frost et Robertson, 1985; Bond et Van Wilgen, 1996) et influencent aussi l'apport des nutriments dans le sol. En plus de leur effet destructif sur la végétation, les feux ont des répercussions sur le sol et particulièrement sur les horizons superficiels dont ils modifient les propriétés physiques, chimiques et biologiques (Raison, 1979; Diaz-Fierros et al., 1990; Prieto-Fernandez et al., 2004; Malmström et al., 2009; Certini et al., 2011; Mataix-Solera et al., 2011; Gongalskya et al., 2012; Badia-Villas et al., 2014). La végétation consumée retourne en effet à la surface du sol sous forme de cendre, et constitue un apport en éléments fins et en éléments nutritifs pour le sol (ammonium et ions nitrate) (Gillon, 1990; Certini et al., 2011). Cet apport en cendre rehausse aussi la valeur du pH du sol, stimule par conséquent l'activité microbienne et parallèlement la minéralisation de l'azote (Abbadie, 2006). Cependant, dans un écosystème sujet aussi à des contraintes climatiques, le devenir des cendres sur le sol reste problématique car elles sont souvent rapidement emportées par le vent ou entraînées par les eaux de pluies ou (Gillon, 1990). La perte de la couverture du sol, entraîne une augmentation de l'érosion du sol, mais aussi une altération des caractéristiques physiques et une perte des nutriments par lessivage ou par drainage (DeBano, 1990; Certini, 2005). Le feu est connu aussi pour son impact négatif sur l'infiltrabilité (Stoof et al., 2010). L'augmentation de l'exposition de la surface du sol aux rayonnements solaires et à l'action mécanique des gouttes d'eau de pluie, conduit souvent à un encroûtement du sol (Moyo et Frost, 1998; Mills et Fey, 2004). L'apport énergique des gouttes d'eau augmente la dispersion de l'argile qui bloque les pores à la surface du sol, entraînant par conséquent une réduction de l'infiltration de l'eau dans la plupart des types de sols, même pour les sols à faible teneur en argile (Hillel, 2004). Des modifications peuvent aussi apparaître dans la densité apparente, la texture, la couleur et l'humidité (Wells et al., 1979). Toutes ces perturbations inhibent les chances d'une éventuelle repousse et ralentissent aussi l'activité des ingénieurs du sol (termites, vers de terre et fourmis) qui jouent un rôle vital dans les processus de décomposition, de recyclage des nutriments et de modification de la structure du sol (Mando, 1997). De même, la perte importante de la matière organique affecte

directement et indirectement les microorganismes du sol (DeBano *et al.,* 1998; Verma et Jayakumar, 2012). Elle induit par conséquent, des changements dans la biomasse et l'activité des micro-organismes (Andersson *et al.,* 2004; Smith *et al.,* 2004). Cependant, l'impact écologique du feu sur les écosystèmes savanicoles dépend fortement du dégagement de la chaleur lors de la combustion mais aussi de sa durée et de sa saisonnalité (Cochrane et Ryan, 2009).

III. Feu et fonctionnement des écosystèmes savanicoles

Le feu est un phénomène largement répandu dans les écosystèmes savanicoles. L'intensité du feu, sa vitesse, sa continuité et sa durée sont des facteurs importants qui peuvent expliquer le comportement et l'effet écologique du feu sur les écosystèmes savanicoles (Figure 1).

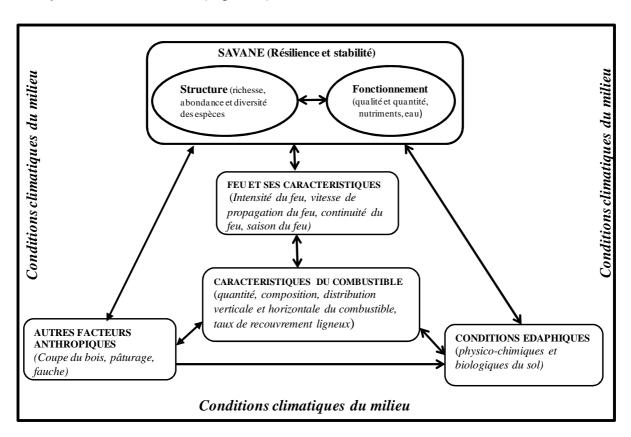


Figure 1: Cadre conceptuel simplifié illustrant les interactions entre les caractéristiques du feu, la végétation et les conditions climatiques.

Le premier facteur qui représente l'intensité du feu, fait référence à l'énergie libérée par unité de longueur par le front du feu (Byram, 1959). Il est influencé par de nombreux facteurs tels que le vent, l'humidité, la température de l'air, la quantité et

la qualité du combustible (Savadogo et al., 2007b). Parmi tous ces facteurs, le combustible et ses caractéristiques sont considérés comme des facteurs importants qui influent sur le comportement du feu. Luke et McArthur (1978) soulignent dans leurs travaux que la quantité totale d'énergie libérée est en partie déterminée par la quantité du combustible. Des études menées dans le « Krugger National Park » en Afrique du Sud par Trollope et Tainton (1986) soutiennent cette assertion. En plus de la quantité de combustible, l'entassement du combustible influence grandement la vitesse du feu (Cheney et Sullivan, 1997). L'humidité du combustible affecte aussi énormément la facilité d'allumage, le taux de combustion et la vitesse de progression du feu (Archibald et al., 2012). Tous ces facteurs contribuent à accentuer l'intensité et la sévérité du feu et son impact sur les conditions physicochimiques et biologiques du sol (Figure 1). D'autres facteurs anthropiques tels que l'extraction de biomasse par la coupe du bois, le pâturage et la fauche peuvent également agir, soit individuellement soit collectivement, sur les caractéristiques du combustible et le comportement du feu. L'effet de l'herbivorie se situe à trois niveaux: la compaction du sol, le prélèvement de l'herbe, la déposition des fèces et des urines qui contribuent à enrichir le sol. En revanche, la compaction du sol contribue à la destruction de la biomasse et du sol (Hiernaux et al., 1999). Le prélèvement de l'herbe par les animaux et sa fauche effectuée par les hommes affectent la structure et la dynamique de la végétation et jouent en effet sur la quantité du combustible et sa distribution spatiale (Belsky, 1992). Par contre, les fèces et les urines représentent une source non négligeable de nutriments pour les plantes (N, P, K et les micro-éléments) et améliorent la structure physique et la composition chimique du sol (Ruffino et al., 2006). La charge exercée par les animaux, peut modifier la structure du sol ainsi que le matériel végétal, et influencer aussi le régime de l'eau (Mwendera et Saleem, 1997b; Keya,1998; Savadogo et al., 2007b). La coupe du bois influence la structure et le fonctionnement des écosystèmes savanicoles en modifiant les phénomènes de compétition entre arbres/herbes (Frost et al., 1986). Tous ces facteurs montrent bien les interrelations qui peuvent exister entre les différents paramètres du comportement du feu. Cependant, ces facteurs baignent dans un environnement climatique qui influence grandement les différentes composantes du comportement du feu (Figure 1). Les savanes évoluent en effet dans un contexte climatique bien connu. Elles se

développent sous un climat tropical ou subtropical caractérisé par l'alternance d'une saison humide et d'une saison sèche plus longue, propice aux incendies (Menaut et al., 1995). Avec l'augmentation prévue de la température et la diminution des précipitations du fait du changement de climat en région de savane ouest africaine, des modifications peuvent subvenir dans la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes savanicoles (Almendros et al., 1990). Les auteurs (Flannigan et al., 2009 a; Flannigan et al., 2013) estiment que le changement global du climat qui entraîne principalement le réchauffement planétaire va provoquer un impact profond et un immédiat changement dans l'activité des feux de brousse. Cette activité ira en grandissant, et les saisons des feux seront plus longues. Par conséquent, l'émission des gaz en particulier le CO₂ va s'accentuer dans l'atmosphère (Furley et al., 2008). Cependant, les changements du CO2 atmosphérique, de la saisonnalité du feu pourraient aussi expliquer l'invasion et la dominance des plantes C4 sur C3 (Scheiter et al., 2012; Scheiter et al., 2013). Mais, il n'existe toujours pas de consensus sur le facteur qui déclenche l'expansion des plantes C4. La simulation de la végétation en absence de feu à l'aide du modèle aDGVM (adaptive dynamic global vegetation model; spécialement développé pour la végétation tropicale) influence fortement la dominance des ligneux à l'échelle régional tandis qu'à l'échelle continentale, cette suppression entraîne une augmentation de la biomasse de 13%. En revanche, les simulations intégrant l'élévation de la température ainsi que les concentrations de CO₂ prédisent des périodes de croissance plus longues, une grande répartition des racines, une plus grande fécondité, une forte biomasse et un changement radical à travers une dominance des ligneux (Scheiter et Higgins, 2009). Par conséquent, ces analyses simulatrices suggèrent que l'excès du CO2 atmosphérique pourrait avoir un effet fertilisant conduisant à un changement entre les plantes C3 et C4.

De même, les paramètres climatiques tels que les précipitations, la température, l'humidité de l'air, le vent et l'ensoleillement, non seulement influent sur la teneur en eau des végétaux, mais constituent aussi des facteurs naturels qui provoquent le déclenchement des feux de brousse (Menaut *et al.*, 1993 ; Ellair et Platt, 2013). Les précipitations influencent également la teneur en eau des végétaux; leur effet varie de façon significative en fonction de leur durée, de leur période, et de leur quantité.

La température et l'humidité de l'air ont aussi une action sur l'inflammabilité du combustible. Le vent est l'un des facteurs qui influence la vitesse de propagation du feu (Cheney et al., 1993; Sow et al., 2013). Par sa vitesse et sa direction, il renouvelle l'oxygène de l'air, en réduisant l'angle entre les flammes et le sol et favorise ainsi le transport des particules incandescentes en avant du front de flammes (Cheney, 1981). En outre, ces paramètres climatiques influencent la probabilité d'éclosion d'un feu, sa vitesse de propagation et son intensité (Trollope, 1978; Cary et al., 2006). La variation de la topographie est également importante dans la dynamique des feux du fait de son effet direct sur la propagation des feux et indirect sur la distribution de l'état de la biomasse. La pente influence l'inclinaison relative des flammes par rapport au sol et elle a un effet positif sur la vitesse de propagation (Trollope et al., 2002). Il apparaît donc que l'intensité du feu semble être un facteur déterminant pouvant expliquer le comportement du feu, mais surtout son impact écologique sur la végétation, le sol et ses composants. Le taux de chaleur transféré et sa durée dans les profondeurs du sol sont fonction de l'intensité du feu des minéraux présents, de la conductibilité de la chaleur, de la porosité et de l'humidité du sol (Knicker, 2007; Knicker et al., 2013). Il a été estimé qu'environ 10 à 15% de l'énergie thermique dégagée lors de la combustion est transmise directement au sol (Raison et Woods, 1986; DeBano et al., 1998). Le mécanisme de transfert se fait généralement par radiation, convection, conduction, vaporisation ou condensation (DeBano et al., 1998). La radiation et la convection sont probablement les mécanismes prédominants qui s'opèrent pendant le transfert de chaleur entre le combustible et les minéraux du sol. Ces deux paramètres sont également importants dans le processus affectant le comportement du feu et particulièrement sa vitesse de propagation. Dans les sols sableux, la chaleur est transférée dans les couches sous-jacentes de sorte que l'élévation de température est identique à toutes les profondeurs. Par contre, la profondeur à laquelle la chaleur pénètre dans un sol humide dépend de la teneur en eau de ce sol, de la durée du chauffage de la surface du sol lors de la combustion (DeBano et al., 1998).

III.1. Intensité et sévérité du feu en savane

Dans les savanes ouest africaines, le feu est intégré aux habitudes humaines et est même devenu un fait social (Archibald et al., 2012). Les surfaces brûlées chaque année sont comprises entre 300 et 400 millions d'hectares (van der Werf et al., 2006). Avec le réchauffement climatique, l'intensité du feu devient un paramètre important dans l'étude de l'activité des feux dans les écosystèmes savanicoles. Les changements dans la fréquence, la taille, la saisonnalité, la récurrence ainsi que l'intensité et la sévérité des feux peuvent affecter la distribution de la végétation, sa structure et le taux de reprise végétale, les propriétés physiques et chimiques et par conséquent les processus géomorphologiques, les processus de ruissellement (Stoof et al., 2010; Flannigan et al., 2013). L'intensité du feu décrit en effet le processus de combustion physique de la libération d'énergie à partir de la matière organique (Keeley, 2009). Par contre, le terme sévérité du feu est né de la nécessité de fournir une description de l'effet de l'intensité du feu sur l'écosystème. Il décrit de ce fait, les impacts des feux plus particulièrement le degré du changement de l'environnement causé par le feu (Jain et al., 2004; Jain et al., 2008). Malgré l'importance des feux dans la dynamique des savanes, il n'existe que quelques études sur l'intensité du feu (Higgins et al., 2008 ; Keeley, 24d009) limitant ainsi la compréhension de son impact direct sur le cycle des nutriments, la biologie des sols et la dynamique de la végétation. De même, il devient difficile de comprendre alors comment la fréquence, le caractère saisonnier et l'intensité des feux interagissent pour influencer les différentes composantes de la savane. Contrairement à la situation en Afrique de l'Ouest, des expériences à long terme ont été mises en œuvre en Australie (Cheney et Sullivan, 1997; Williams et al., 1998) et en Afrique du Sud (Trollope et Potgieter, 1985; Trollope et al., 2002), pour mesurer l'intensité du feu et comprendre son impact sur les organismes vivants. Dans le même sens, des modèles basés sur les effets de la quantité et de l'humidité du combustible, de l'humidité relative de l'air et de la vitesse du vent, ont été développés en Australie et adaptés en Afrique du Sud (Luke et McArthur, 1978; Trollope et Potgieter, 1986). Ces travaux ont relevé une faible mortalité des ligneux lorsque l'intensité du feu est faible (Trollope et Potgieter, 1986). Le taux de mortalité baisse rapidement et de

façon spectaculaire pour toutes les espèces lorsque le feu est exclu (N'Dri et al., 2014). Les feux à forte intensité peuvent provoquer une perte des branches et par conséquent contribuer à déformer les arbres et à inhiber leur croissance (N'Dri, 2011; Syaufina et Ainuddin, 2011). De récentes études menées en Côte d'Ivoire soutiennent ces conclusions et montrent qu'à l'issue d'un feu de forte intensité, 8% des arbres sont déformés. Ce pourcentage devient cinq fois plus élevé (48%) après plusieurs passages du feu (N'Dri et al., 2011). Au Burkina Faso, des corrélations négatives ont été obtenues entre l'intensité du feu et l'humidité relative de l'air, alors qu'elles sont positives avec la vitesse du vent (Nikiema, 2005; Savadogo et al., 2007b). Ces résultats montrent l'importance de l'intensité du feu dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes savanicoles. Mais ils font également ressortir le manque d'information sur l'effet de l'intensité du feu et son impact sur les organismes vivants et les nutriments du sol. Des études ont certes été menées depuis quelques années en Australie, en Afrique du Sud et en Afrique de l'Ouest (Tiogo et Laba au Burkina Faso; Lamto en Côte d'Ivoire), mais la plupart se sont intéressées à l'effet de l'intensité de ces feux sur la dynamique de la végétation. Il est alors important de conduire des recherches pour une meilleure connaissance de ce facteur physique du feu ainsi que son interaction avec les autres facteurs environnementaux et les paramètres du sol.

III.2. Comportement du feu

Le feu est un ensemble de réactions chimiques complexes et rapides qui produisent de l'énergie sous la forme de chaleur et de lumière (Cheney et Sullivan, 2008). Son comportement varie en fonction des conditions environnementales du milieu (DeBano et al., 1998; Flannigan et al., 2005). Le dégagement de chaleur et d'énergie est conditionné par l'apport d'oxygène et l'alimentation en combustible; par exemple, une réduction de 15% du taux d'oxygène peut conduire à l'extinction du feu (Schimmel et Granström, 1996). Son maintien et sa propagation sont aussi fonction de la quantité et de la qualité du combustible (Flannigan et al., 2013). Plusieurs paramètres peuvent servir à caractériser son comportement: le taux de combustion de la phytomasse, la vitesse de propagation et la continuité du feu, l'intensité du feu, et la hauteur de la flamme.

- Le taux de combustion obtenu en faisant la soustraction entre les masses de combustible avant et après le passage du feu donne aussi une idée sur la sévérité du feu (Bond et Van Wilgen, 1996);
- La hauteur et la longueur de la flamme dépendent toutes de la vitesse de propagation du feu, de la masse du combustible et de son état de dessiccation. En absence de vent et de pente, les deux paramètres sont égaux (Cheney et Sullivan, 1997; Cheney et Sullivan, 2008). Cependant, la hauteur de la flamme permet de prédire la hauteur à laquelle les cimes des arbres seront atteintes par le feu;
- La vitesse de propagation dépend de la quantité de biomasse, de son état de dessèchement, de la topographie et des conditions climatiques (Trollope *et al.*, 2004). Des travaux ont montré que le feu brûlant dans le sens du vent était sept fois plus rapide que le feu brûlant dans un sens contraire au vent (Trollope *et al.*, 2002; Savadogo *et al.*, 2007b). Ces auteurs mentionnent aussi que les feux dans le sens du vent dégagent beaucoup de fumée, synonyme d'une combustion incomplète; la hauteur des flammes peut atteindre 7 m avec une vitesse de 5,5 km/h;
- L'intensité du feu, définie comme l'énergie libérée par unité de longueur par le front de flamme (Byram, 1959) est exprimée par l'équation suivante :

```
I= H w r, où :
I est l'intensité du feu (Kj.m<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>) ;
w est la masse de combustible consumée par unité de surface (Kg.m<sup>-2</sup>);
```

r est la vitesse de propagation du feu (m.s⁻¹);

H la quantité de chaleur libérée (17 781 kJ kg⁻¹) (Trollope et Potgieter, 1985). L'intensité du feu est sans doute l'un des paramètres importants dans l'étude du comportement du feu dans les écosystèmes savanicoles (Cheney et Sullivan, 1997; Higgins *et al.*, 2008). Elle est une partie intégrante de la sévérité du feu et joue un rôle significatif dans la caractérisation du comportement du feu (DeBano *et al.*, 1998; Keeley, 2009). Elle varie considérablement en fonction de la saison, de la quantité et de la qualité (humidité, composition) de la biomasse (Flannigan *et al.*, 2005; Flannigan-++ *et al.*, 2013).

III.3. Typologie des feux en savane

La définition des différents types de feux varie en fonction des auteurs et des milieux dans lesquels ils interviennent. Ainsi, les feux sont classés en fonction de la nature du combustible (feux d'humus, feux de surface) ou en fonction de la vitesse de propagation (feux lents, feux rampants, feux courants, feux rapides). En alliant le type de végétation brûlée et la période du feu, certains auteurs (Monnier, 1990; Menaut *et al.*, 1993) ont pu les repartir en deux grands types. Il s'agit des feux précoces et des feux tardifs.

Les feux précoces sont allumés dès la fin de la saison des pluies en début de saison sèche, afin d'améliorer la production des pâturages et de maintenir la composition et la richesse spécifique des herbacées (Mistry, 2000; Sawadogo et al., 2005). Ces feux, souvent intentionnels, sont mis pour des raisons d'aménagement et brûlent une végétation encore active avec une teneur en eau relativement élevée (40%). Ce type de feu est réputé être le moins nocif car consommant moins de matériel végétal. En général, le feu progresse lentement et beaucoup d'organes sauvegardés permettront une reprise active lors de la première pluie ou simplement lors d'une remontée de l'hygrométrie (Riou, 1995). En Afrique de l'Ouest, la date du début des feux dépend de la durée de la saison des pluies et de la date des dernières pluies qui est variable d'une année à l'autre et d'une région à une autre. Dans les savanes soudaniennes et particulièrement au Burkina Faso, les feux précoces sont officiellement approuvés et sont généralement allumés dès le mois d'octobre, ou entre les mois de décembre et janvier (Sawadogo et al., 2005). Ce n'est pas le cas pour les feux tardifs qui sont connus pour leurs effets nocifs sur les écosystèmes savanicoles.

Les feux tardifs sont allumés en pleine saison sèche ou au début de la saison des pluies (Louppe et al., 1995). Cependant, la période à partir de laquelle un feu est considéré comme tardif varie selon la zone bioclimatique. Ces types de feu ont lieu généralement entre février et mai, et ils sont plus violents car ils s'installent à une période où la végétation est totalement sèche, sa teneur en eau étant au plus bas niveau. Des résultats d'études indiquent des teneurs de 10% seulement pour les feux tardifs, contre 29% pour les feux précoces en zone soudanienne au Burkina

Faso (Nikiema, 2005). Cette baisse des teneurs en eau du combustible serait la conséquence de la baisse de l'humidité du sol et de l'air ambiant pendant la période sèche (Cheney et al., 1993). La progression du feu à cette période est donc rapide et son intensité atteint son maximum. Les travaux de Williams et al., (1998) dans la savane tropicale en Australie ont ainsi relevé des intensités variant respectivement de 2100 Kw.m⁻¹ à 7700 Kw.m⁻¹ respectivement pour les feux précoce et tardif. Cet auteur argumente que les conditions climatiques pendant cette période sont favorables à la progression et à la sévérité du feu: la vitesse du vent et la température de l'air sont élevées pendant que l'humidité relative de l'air baisse (Williams et al., 1998). Ce qui justifie la combustion presque totale et rapide de la matière herbacée, ainsi que la diminution de la diversité spécifique du couvert ligneux (Nikiema, 2005). Le sol ne tardant pas à être de plus en plus découvert s'érode tandis que le ruissellement accru réduit la recharge de la nappe phréatique (Dembélé et al., 1997).

Le régime des feux est un paramètre important en savane. Il engendre des variations dans le comportement du feu. Généralement, les feux précoces, en raison de leur faible intensité, sont souvent préférés aux feux tardifs (Williams et al., 1998). Des expériences menées durant onze années en Zambie, ont ainsi relevé une mortalité élevée de ligneux lors des feux tardifs. Cette mortalité s'élève à 17,4% pour le feu tardif, contre seulement 7% pour le feu précoce (Bond et Van Wilgen, 1996). Des résultats similaires ont aussi été obtenus dans le Nord-Est du Ghana en Afrique de l'Ouest et au Sud du continent Africain (Van Rensburg, 1972; Brookman-Amissah et al., 1980; Landmann, 2003). En plus de la mortalité des ligneux, la composition spécifique de la végétation herbeuse est aussi affectée par le régime du feu (Bond et Van Wilgen, 1996). Ces mêmes auteurs trouvent que la germination des semences est souvent affectée ou stimulée par les feux. En effet, la combustion dégage de la chaleur et de la fumée contenant de l'acide gibbérellique. Cela contribue à lever la dormance de nombreuses graines et favorise en particulier la germination des Andropogonae (Andersson et al., 2004; Dayamba et al., 2008; Dayamba, 2010). Par contre, les espèces possédant des semences avec une dormance physique telles que Terminalia avicennioides, Prosopis africana et Piliostigma thonningii. Ces espèces présentent par contre de très faibles taux de germination lorsqu'on les trempe dans de l'eau ou les expose à la fumée (Elberse et Breman, 1990). Les variations observées dans la quantité et l'humidité du combustible, les conditions environnementales ainsi que l'intensité du feu pourraient expliquer les différences de comportement entre le feu précoce et le feu tardif (Williams et al., 1998).

III.4. Influence du feu sur les écosystèmes savanicoles

III.4.1. Feu et végétation

Les feux de brousse sont reconnus comme des perturbations majeures des savanes tropicales et subtropicales, où ils contrôlent les interactions herbes/ligneux (Frost et Robertson, 1985; Keeley *et al.*, 2012). Chaque année, environ 2,5 gigatonnes (GT) de matières sèches brûlent en savane africaine (van der Werf *et al.*, 2010).

L'impact du feu sur la végétation a fait l'objet de nombreuses études dans les savanes tropicales. De nombreux travaux s'accordent à dire que les effets induits dépendent de la fréquence, du régime et de l'intensité du feu mais aussi des températures engendrées lors des feux (van Wilgen et al., 1990). Ainsi, selon la période d'occurrence et la fréquence des feux, les changements observés sur les formations végétales sont variables. Les feux précoces allumés au moment où le combustible contient toujours une humidité non négligeable, ont tendance à être de faible intensité (Liedloff et al., 2001). Ces feux favorisent le développement des espèces ligneuses (Scholes et Archer, 1997) et l'apparition de nouvelles pousses qui présentent une forte valeur fourragère (Gillon, 1983). L'impact des feux sur les individus adultes est négligeable (Higgins et al., 2007). Cependant, en fonction de l'intensité du feu, les ligneux peuvent succomber au contact direct avec le feu (Holdo, 2005; N'Dri et al., 2014), ou aux modifications des caractéristiques physicochimiques du milieu liées à son passage.

Le feu constitue aussi un facteur de dégradation et de sélection des espèces ligneuses au profit des espèces résistantes (Gignoux *et al.*, 1997). Les feux provoqueraient un retard de croissance des jeunes individus et une limitation de la régénération naturelle chez certaines espèces dont les fleurs et les graines sont

détruits (N'Dri et al., 2014). Les résultats d'étude ont indiqué que les dommages causés au niveau de ces ligneux les rendent vulnérables aux attaques des termites qui provoquent des crevasses (N'Dri et al., 2012). Cependant, le feu précoce n'atteint pas le sommet du houppier de la strate ligneuse, mais déclenche souvent par la chaleur qu'il dégage, la perte de l'activité chlorophyllienne et la chute des feuilles (Bond et Van Wilgen, 1996). Les effets des feux sur la reproduction des plantes sont complexes (Bond et Van Wilgen, 1996). Outre les effets négatifs déjà évoqués, des effets positifs existent parmi lesquels la stimulation de certaines espèces, l'augmentation de la floraison et de la germination des semences par la chaleur ou la fumée (Frost et Robertson, 1985; Dayamba et al., 2008). Beaucoup d'espèces sont dépendantes du feu pour leur reproduction (Bond et Van Wilgen, 1996). Les résultats d'études menées à Tiogo (Burkina Faso) ont montré que les semences de certaines espèces traitées à la fumée germent plus rapidement que celles non traitées (Dayamba et al., 2008). La fumée peut activer le système phytochrome et influencer le métabolisme des hormones végétales, le changement de la perméabilité de la membrane, et ainsi interagir avec les récepteurs hormonaux pour activer les enzymes essentielles à l'initiation de la mobilisation de réserve et le début de la germination (Savadogo et al., 2008). En outre, la chaleur affecte significativement le temps moyen de germination pour les espèces de Combretum glutinosum et Combretum nigricans (Dayamba et al., 2008). Le choc thermique agit en effet sur l'enveloppe de la graine et/ou l'embryon, la fragilise et lève ainsi la dormance physique des graines (Dayamba et al., 2008). De plus, la combustion libère des composés chimiques tels que l'éthylène, l'ammoniaque, les oxydes d'azote et la cendre, qui peuvent déclencher aussi la germination (Savadogo et al., 2008; Dayamba et al., 2010). Des études précédentes ont aussi montré que l'intensité du feu peut détruire les graines et affecter négativement la quantité et la qualité de la banque de semence (Razanamandranta et al., 2005).

III.4.2. Feu et paramètres physiques du sol

L'évolution physico-chimique des sols est un phénomène assez lent et progressif en l'absence d'érosion ou de sédimentation marquée (Louppe *et al.*, 1998). Aussi, faut-il une longue série d'évènements répétés annuellement pour que ces modifications puissent être perceptibles, notamment au niveau de l'évolution physique.

Néanmoins, certaines caractéristiques physiques importantes dans le sol sont affectées par le chauffage du sol dû aux feux (Verma et Jayakumar, 2012). Ces caractéristiques comprennent essentiellement la couleur du sol, sa texture et son pH. La couleur du sol est profondément altérée après un feu à forte concentration de combustible (Ulery et Graham, 1993). Les cendres issues de la combustion sont de couleur grise ou noire dans le cas d'un feu modéré. La couleur des sols soumis à des feux d'une température d'au moins 600°C avec 45 mn d'exposition vire vers le rouge (Ketterings et Bigham, 2000). Les composantes de la texture du sol (sables, limons et argiles) réagissent généralement à des températures très élevées à la surface du sol (Verma et Jayakumar, 2012). L'argile reste la fraction sensible (Neary et al., 2008). Déjà à 400°C, l'hydratation et les structures en treillis de l'argile commencent à s'effondrer, puis entre 700 à 800°C, la destruction complète de la structure interne de l'argile peut se produire (Aubreville, 1953; Neary et al., 2008). En outre, le feu peut réduire la porosité et augmenter par conséquent le pH du sol, ainsi que les bases échangeables (DeBano et al., 1998; Snyman, 2004; Certini, 2005; Aref et al., 2011). L'accumulation des cendres riches en potassium, en magnésium, en hydroxyde de sodium et en carbonate de calcium, pourrait être la cause de cette augmentation de porosité (Schafer et Mack, 2010). De plus, les fortes températures entraînent la dénaturation des colloïdes du sol et libèrent les ions hydroxyles qui peuvent contribuer à la baisse du pH (Neary et al., 2008). En outre, la perte de la couverture végétale du sol, l'expose aussi aux phénomènes d'encroûtement, détruisant ainsi la structure du sol (Mills et Fey, 2004 ; Stoof et al., 2010).

III.4.3. Feu et cycle des nutriments

Le feu influence la dynamique des nutriments dans les sols des écosystèmes savanicoles (Certini, 2005; Badia *et al.*, 2014). L'effet immédiat du feu est la perte en éléments minéraux dans l'atmosphère, par volatilisation sous forme gazeuse ou par convection de fines particules dans la fumée (Neary *et al.*, 1999; Certini, 2005). Cependant, les résultats de l'étude de l'effet des feux sur la matière organique du sol sont très variables, et dépendent de plusieurs facteurs incluant le type et l'intensité du feu, et la topographie du milieu (Gonzalez-Perez *et al.*, 2004). Les travaux de Fernandez *et al.*, (1997) ont montré une perte de plus de 50% de carbone dans les

10 premiers centimètres du sol. Des résultats similaires ont été obtenus par d'autres études (Bird et al., 2000). Des pertes allant jusqu'à 100% ont été rapportées dans les cas des sols chauffés en laboratoire (Fernandez et al., 1997). Des pourcentages de perte plus faibles (30%) ont aussi été relevés par d'autres travaux (Certini, 2005; Mataix-Solera et al., 2011). Ces pertes seraient dues à la volatilisation ou à la convection de la matière organique en cendres qui est généralement perdue par lixiviation ou par érosion (Raison, 1979). Contrairement aux pertes de matière organique relevées par les études précédentes, de légères augmentations du carbone total ont aussi été trouvées dans les savanes sèches en Afrique du Sud (Badia-Villas et al., 2014). Scharenbroch et al. (2012) ont trouvé une année après un feu prescrit en Amérique du Nord, une augmentation significative de près de 17% dans les parcelles brûlées en comparaison au témoin (sans feu). Mais il convient de signaler que d'autres études ne trouvent aucune différence significative entre les parcelles brûlées et celles non brûlées en ce qui concerne la matière organique du sol (Raison, 1979; Axelsson, 2003; Savadogo et al., 2007a). Ceci montre bien la complexité de la problématique feu, ou en tout cas, de ses effets sur la dynamique des nutriments dans le sol.

Concernant l'azote, une baisse générale de sa concentration a été rapportée dans les études réalisées en savane (Neary *et al.*, 1999). En effet, l'azote est facilement perdu par volatilisation ou par convection en cendres (Christensen, 1994), et cette perte est fonction de l'intensité du feu (Marion *et al.*, 1991). Ainsi, à 500°C, près de la moitié de l'azote est perdue par volatilisation (Neary *et al.*, 1999; Knicker, 2007). Dans des travaux menés au Nigeria, Pantami *et al.*, (2010) ont observé une baisse comprise entre 58,57% et 61,84%. La baisse des quantités d'azote du sol peut être liée à la diminution de l'azote organique contenu dans la matière organique. Toutefois, beaucoup d'études ont montré une augmentation des éléments disponibles tels que l'ammonium et les nitrates (Christensen, 1973; Kaye et Hart, 1998). L'ammonium est un produit de la combustion tandis que la forme nitrate survient quelques semaines après le feu, suite à une réaction biochimique dénommée nitrification (Covington et Sackett, 1992). Mroz *et al.* (1980) ont montré que le passage du feu pouvait entrainer une augmentation de 77% de NH4-N. L'azote (N), le potassium (K+), le phosphore (P), le sodium (Na+), le magnésium

(Mg²⁺) et le calcium (Ca²⁺) sont habituellement perdus par volatilisation à des hautes températures respectives de 200, 760, 774, 880, 1107 et 1240°C (Weast, 1988). Cependant, une grande quantité de ces éléments se retrouve dans les cendres et contribue à enrichir les premiers centimètres des sols savanicoles en éléments minéraux. Ce qui peut attirer d'autres organismes vivants qui viendront coloniser les milieux brûlés.

III.4.4. Feu et activité biologique du sol

III.4.4.1.Les organismes du sol

D'une manière globale, la faune du sol est définie comme l'ensemble des animaux qui passent une partie importante de leur cycle biologique dans le sol (faune endogée) ou sur sa surface immédiate (faune épigée), ceci incluant la litière (Bachelier, 1978; Gobat *et al.*, 1998). Elle peut être classée selon les mêmes auteurs en quatre catégories décrites dans la Figure 2. Ce sont:

- ✓ La microfaune; elle est constituée des animaux d'une longueur inférieure à 0,2 mm (diamètre <0,1 mm) et regroupe tous les protozoaires, organismes unicellulaires et certains nématodes;
- ✓ La mésofaune dont la longueur varie entre 0,2 et 4 mm (diamètre de 0,1 à 2 mm) comprend des Némathelminthes, des Acariens et des insectes aptérygotes (Collemboles, Diploures). Les arthropodes de cette catégorie sont appelés micro-arthropodes.
- ✓ La macrofaune se rapporte à des animaux d'une longueur de 4 à 80 mm environ (diamètre de 0 à 2 mm). Les arthropodes ici sont appelés macroarthropodes. La macrofaune du sol regroupe les invertébrés qui passent une partie importante de leur cycle biologique dans le sol ou sur sa surface immédiate (ceci inclut la litière) et qui sont visibles à l'œil nu (Swift et al., 1979).
- ✓ La mégafaune regroupant les organismes de longueur supérieure à 80 mm, comprend les vertébrés tels que les taupes, les rats et certains grands vers de terre.

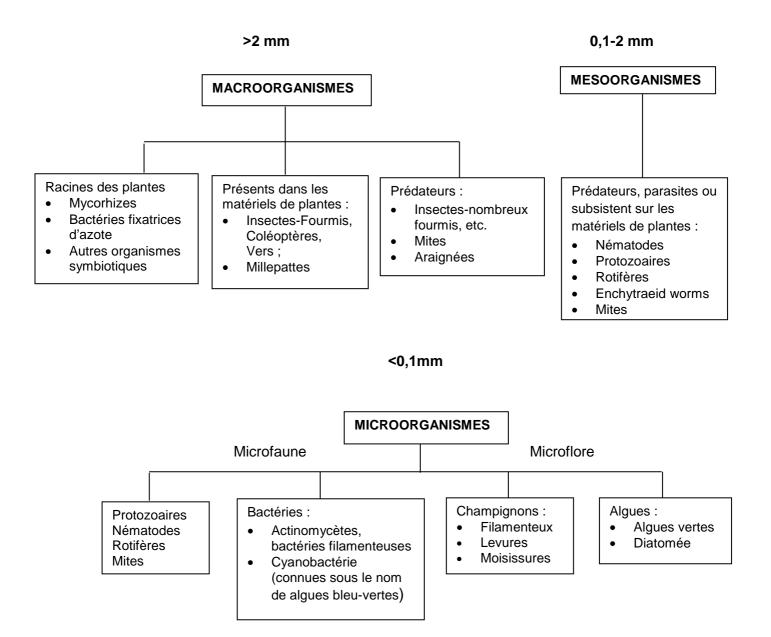


Figure 2: types et taille des organismes du sol pouvant être affectés par le feu (DeBano *et al.*, 1998)

En plus de cette faune, les organismes vivants végétaux constitués par les racines des plantes et la microflore (Figure 2) qui s'y développent, jouent aussi un rôle non négligeable dans le cycle des nutriments du sol. Les exsudats et les débris racinaires sont la source de 30 à 40% des entrées organiques dans la grande majorité des écosystèmes terrestres (Coleman *et al.*, 1978). Ces rhizodépôts font que la rhizosphère (zone située immédiatement au contact des racines) constitue une zone d'activité microbienne très élevée (Jouquet *et al.*, 2006). La faune du sol a

aussi un impact direct ou indirect sur leur habitat par leur déplacement, leur alimentation et leurs excrétions (Gobat *et al.*, 1998).

Les organismes du sol jouent un rôle considérable dans la décomposition de la matière organique et le cycle des nutriments dans le sol (Louppe, 1996). Les galeries engendrées lors de leur fouille du sol, ont un rôle très important dans l'aération, l'infiltration et l'incorporation de la matière organique (Lepage, 1974). De même, les microorganismes (bactéries, champignons, etc.) jouent un grand rôle dans la fragmentation de la matière organique et la production de l'humus (Madigan et Martinko, 2006). L'abondance et la diversité de ces organismes vivants sont élevées dans les premiers centimètres du sol (Paul, 2007). En outre, la densité et l'activité de la faune et de la microflore du sol dépendent beaucoup des conditions climatiques, du type de sol, et de la quantité de matière organique, de l'humidité, du pH et de la température du sol (Chaussod *et al.*, 1996; Amato et Ladd, 1992). Ces organismes sont aussi sensibles aux perturbations comme le feu (Buddle *et al.*, 2006; Malmström, 2012; Gongalskya *et al.*, 2012).

√ Feu et faune du sol

Le feu affecte la communauté du sol de diverses manières en les tuant directement, ou en modifiant l'environnement dans lequel ils vivent (Garcia-Oliva *et al.*, 1999; Gongalskya *et al.*, 2012). Les organismes sont particulièrement exposés directement aux flammes ou à l'incandescence de la combustion, mais ils peuvent être exposés aux gaz (Verma et Jayakumar, 2012). De plus, ils peuvent être piégés dans le sol où la chaleur transférée dans l'environnement immédiat peut augmenter la température suffisamment pour les tuer ou les blesser gravement (Verma et Jayakumar, 2012). En outre, la mortalité de ces organismes est beaucoup plus élevée dans les horizons superficiels (2 à 3 cm) du sol (Wikars et Schimmel, 2001). Leur mortalité peut atteindre 100% dans ces horizons (Wikars, 1997) quand la température à la surface du sol atteint 200°C. La chaleur transmise au sol varie largement en fonction de l'humidité du sol (DeBano *et al.*, 1998). Les sols secs sont considérés comme des isolants relativement efficaces au transfert de la chaleur et par conséquent, ils protègent les organismes vivants en dessous de la surface du sol. Au contraire, les sols humides conduisent rapidement la chaleur jusqu'à la température d'ébullition de

l'eau (100°C). Malgré ce transfert de chaleur aux profondeurs du sol, certains organismes mobiles tels que les Carabidae, les Araneidae survivent mieux au feu par diverses manières. Ils s'échappent des flammes en se terrant plus en profondeur ou en volant vers d'autres refuges (Gongalskya et al., 2012). Les habitants des profondeurs tels que les termites et les fourmis survivent aussi mieux au feu que d'autres (Decaëns et al., 1994; Parr et Andersen, 2008; Vasconcelos et al., 2009). En outre, les œufs et les larves de la faune du sol peuvent être détruits par les flammes ou la chaleur induite par la combustion (Lyon et al., 1978; Malmström, 2008). En plus de cet effet immédiat et direct sur la macrofaune du sol, le feu peut avoir des effets indirects à long terme en contribuant à la destruction de l'environnement immédiat où vivent ces organismes (Verma et Jayakumar, 2012). Les feux déterminent le pool de nutriments dans les sols de savane (Carlson et al., 2011). Ils changent aussi les conditions hydro-thermiques (Certini, 2005) et déterminent le développement des communautés du sol après le passage du feu (Cairney et Bastias, 2007). Ces effets indirects du feu peuvent engendrer des compétitions pour l'habitat, la nourriture et d'autres changements qui peuvent affecter la restauration et la succession dans le monde édaphique (Verma et Jayakumar, 2012).

√ Feu et microorganismes du sol

Le monde microscopique n'est pas non plus épargné par les feux. En effet, les microorganismes sont extrêmement sensibles aux perturbations dues au feu. Ils ne survivent pas à des températures comprises entre 36 et 40°C (Malmström, 2008). Dans les écosystèmes savanicoles, les microorganismes représentent une partie importante de la matière vivante et jouent un rôle majeur dans le cycle des nutriments (Mubyana-John *et al.*, 2007). Ces microorganismes, tout comme les autres organismes du sol, ont besoin d'un certain niveau de température et de pH, mais aussi d'une certaine quantité de nutriments et d'énergie pour leur survie (Demoling *et al.*, 2007). Avec l'altération des conditions du sol due au passage du feu, une réduction de la biomasse microbienne totale peut persister pendant des années (Prieto-Fernández *et al.*, 1998). Les effets des feux sur la communauté microbienne peuvent être directs ou indirects (Andersson *et al.*, 2004). L'effet

immédiat du feu sur les microorganismes est la réduction de leur biomasse (Verma et Jayakumar, 2012). La chaleur dégagée et les fortes températures atteintes dépassent souvent celles nécessaires pour tuer ou affaiblir ces organismes vivants (DeBano et al., 1998). Pattinson et al. (1999) ont trouvé que le feu réduit significativement la population de bactéries, de champignons mycorhyziens et d'Actomycètes dans les premiers centimètres du sol. Les racines des plantes sont aussi sensibles à la chaleur et à sa durée d'émission. Une température de 60°C pendant une minute est suffisante pour coaguler les protéines (DeBano et al., 1998). Cependant, les modifications induites dans la communauté microbienne dépendent énormément de l'intensité et de la durée du feu (Certini et al., 2011). La survie de ces organismes dépend aussi de l'uniformité, l'intensité de la sévérité, la taille et la durée du feu. La mobilité des animaux et la position de ceux-ci dans les horizons du sol peuvent aussi expliquer leur survie après le passage du feu (DeBano et al., 1998). Toutefois, la reprise de certains groupes microbiens spécifiques a également été observée (Singh, 1994). Ainsi, les algues se rétablissent plus rapidement dans les zones perturbées, et leurs densités atteignent celles des zones non perturbées en 1 à 5 ans. Le feu influence également la stimulation de l'activité microbienne peu de temps après son passage (Prieto-Fernández et al., 1998). Selon le même auteur, la disponibilité du carbone facilement utilisable serait à l'origine de cette augmentation.

III.5. Importance de l'étude des feux en Afrique

Les feux dans les savanes africaines ont fait l'objet de nombreuses études. Cependant, leur répartition biogéographique et leur variabilité structurale font qu'ils offrent des exemples aussi divers que l'ensemble des milieux de savane observés ailleurs dans le monde tropical. L'expérience Sud-africaine en matière de recherche sur les feux de brousse est de longue date. Les expérimentations débutées depuis 1954 dans le « Kruger National Park » sont l'un des essais de longue durée sur les effets écologiques des feux en Afrique (Stocks *et al.*, 1996). D'importantes études sur le comportement du feu y ont été menées, et des modèles mathématiques ont aussi été développés (Trollope *et al.*, 2002). D'autres études ont aussi été effectuées sur l'effet de la saisonnalité du feu, ainsi que ceux de sa fréquence et de son

intensité sur la végétation et les invertébrés du sol (Frost *et al.*, 1986; Govender *et al.*, 2006; Groen *et al.*, 2008).

En savane ouest africaine, un grand nombre de travaux sur les feux ont été menés sur la dynamique de la végétation dont les plus importants sont entre autres, l'étude de mise en défens sur plus de 50 ans dans la savane boisée de Konkedekro en Côte d'Ivoire dans le but de reconstituer une forêt (Aubreville, 1953; Aubreville, 2013). En plus de ces travaux, on peut retenir ceux effectués sur plus de 40 ans dans la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire) par l'équipe de l'Ecole Normale Supérieure de Paris (Abbadie, 2006; Abbadie et al., 2006). Ces derniers travaux se sont beaucoup intéressés à la dynamique de la végétation en relation avec les facteurs du milieu, en particulier l'harmattan, le feu et le cycle de la matière organique (Menaut et al., 1991; Abbadie et al., 2006; Gignoux et al., 2006). Les travaux de Menaut (1995), Abbadie (1984), Scholes et Hall (1996) ont porté sur l'étude de l'évolution saisonnière du stock d'azote dans la strate herbacée. Les récents travaux effectués à Lamto sont orientés sur l'étude de l'impact de différentes intensités du feu sur la végétation, mais aussi sur l'interaction termite-feu sur cette végétation (Konaté et al., 2003; Landmann, 2003; N'Dri et al., 2014). Les résultats de ces études ont relevé une augmentation de l'intensité du feu et la quantité de combustible; ils ont aussi montré qu'un seul feu causait rarement l'écorçage des arbres (4% des individus). Dans les parcelles à combustible augmenté, le dégât est plus important, 8% des arbres ont été écorcés (N'Dri, 2011). Ces résultats sont importants dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes soumis régulièrement au passage du feu, car l'étude a pu mettre en relation la variation de l'intensité du feu et la dynamique de la végétation. Cependant, la composante « sol » n'a malheureusement pas pu être abordée dans cette étude. Ce qui aurait pu apporter beaucoup plus d'informations sur le fonctionnement de ces écosystèmes.

Au Burkina Faso, les essais de longue durée sur les feux sont relativement assez récents, et se déroulent principalement sur les dispositifs installés à Tiogo et à Laba dans la région du Centre-ouest du pays depuis 1992. Ces études s'intéressent particulièrement à l'impact des feux précoces sur le couvert végétal (Sawadogo *et al.*, 2005; Zida, 2007; Savadogo *et al.*, 2007a; Savadogo *et al.*, 2007b; Dayamba,

2010). D'autres problématiques sur les feux de brousse ont été développées au Sud du Burkina Faso dans le ranch de gibier de Nazinga (Yaméogo, 2005) et à l'Est, dans le parc W (Nikiema, 2005). Les recherches effectuées dans le parc National Kaboré Tambi sur l'intensité des feux et leurs effets sur la végétation, ont confirmé les résultats de certaines études déjà réalisées en savane (Nikiema, 2005). Les températures mesurées lors des feux tardifs (677°C) sont plus élevées que celles des feux précoces (334°C). Les résultats ont montré aussi que les feux tardifs ont consumé la presque totalité de la biomasse herbacée et entrainé la mortalité d'un grand nombre de ligneux. Par ailleurs, les travaux effectués à Tiogo et à Laba sur l'effet du feu sur la dynamique de la végétation, ont relevé pour la plupart, que le feu précoce annuellement appliqué avait un effet dépressif et significatif sur l'accroissement annuel et la richesse spécifique des jeunes ligneux (Zida, 2007). Toutefois, le degré de sensibilité au feu des jeunes ligneux est fonction des espèces. Certaines sont plus sensibles alors que d'autres sont plus tolérantes au feu. Concernant les herbacées, leur richesse spécifique est en général plus élevée dans les parcelles précocement brûlées que dans celles protégées (Monnier, 1968; Savadogo et al., 2008). Les recherches actuelles se concentrent sur l'étude de l'effet du feu sur la température du sol, la biomasse racinaire, l'efflux du CO₂ et l'infiltration de l'eau (Savadogo et al., 2007a ; Savadogo et al., 2012). Quelques rares travaux ont concerné l'étude de l'effet des feux sur le sol (Pallo et al., 2000; Axelsson, 2003; Savadogo et al., 2007b; Savadogo et al., 2008; Savadogo et al., 2012). Très peu d'études existent sur l'effet de la charge du combustible et de la saisonnalité du feu sur les propriétés du sol. L'élucidation de cette préoccupation pourrait aider à comprendre les effets écologiques du feu et optimiser son utilisation dans la restauration et l'entretien de l'écosystème.

III.6. Législation et pratique des feux de brousse au Burkina Faso

Le feu est un outil essentiel d'aménagement de l'espace dans le mode traditionnel d'utilisation des terres (Yaméogo, 2005). Les populations l'utilisent beaucoup pour l'exploitation des ressources biologiques (chasse, cueillette, pâturage et agriculture). La politique du gouvernement du Burkina Faso en matière de gestion des feux depuis la période coloniale jusqu'à nos jours, est basée sur la protection de l'environnement. Les premiers textes coloniaux (décret du 20 juillet 1900 et du 18

juin 1912) ont longtemps interdit les feux de brousse dans tous les territoires de l'Afrique Occidentale Française (AOF). Cependant, des mesures d'assouplissement ont aussi été considérées dans les aires protégées et ailleurs. Ainsi, les conclusions des travaux de la conférence forestière inter-africaine sur la dégradation des forêts africaines tenue à Abidjan du 4 au 12 décembre 1951, avec les feux de brousse comme thème majeur ont retenu et adopté le principe des feux précoces intervenant en début de saison sèche (Aubreville, 1953). Au Burkina Faso, la circulaire n°1613/ECNAF du 31 octobre 1961 a fixé qu'il suit les dates limites de mise à feu par région: le 30 novembre dans la région du Nord (Gourcy, Ouahigouya, Séguénéga, Kongoussi, Titao et Barsalogo); le 31 décembre pour les régions de l'Ouest, du Sud-ouest et de l'Est (Banfora, Gaoua et Diapaga) et le 15 décembre dans les autres régions, à l'exception de Dori et Djibo où les feux précoces sont restés interdits au même titre que les feux tardifs. L'interdiction était également absolue dans les aires protégées dont la vocation était la production de bois d'œuvre ou de service. Cependant, les sécheresses des années 1970 ont conduit les autorités à interdire de nouveau les feux de brousse par la loi n°79/PRES/ET du 22 novembre 1979 sur toute l'étendue du territoire national. La lutte contre les feux de brousse s'est accentuée avec l'avènement de la révolution et l'adoption de la nouvelle loi n°81-00-12/PRES/MET du 30 juin 1982. Mais, les mesures législatives successives règlementant les feux de brousse ont échoué; l'interdiction absolue reste une utopie. Kambou et Poussi (2000) ont rapporté que durant cette période, le nombre, le type de feux et les superficies brûlées ont été les plus importantes.

Les études sur la problématique des feux en vue d'une nouvelle approche du phénomène, ont été engagées à partir de 1992 avec l'appui de la Banque Mondiale pour faire le bilan des expériences, aussi bien dans le pays que dans la région Ouest africaine (Yaméogo, 2005). Les résultats ont montré que les feux qui parcourent chaque année la quasi-totalité du territoire font partie des pratiques traditionnelles des populations. De nos jours, la surface qui brûle chaque année à travers le pays est estimée à 98568 ha, soit 55% des surfaces présumées « forestières » bien qu'il y ait des variations annuelles (Figures 3 et 4) (Dolidon, 2007). La zone sub-soudanienne est la plus touchée par les feux de brousse au regard de l'importance de la surface brûlée (80%). En outre, les résultats de ces

études ont retenu les feux précoces comme une panacée raisonnable. Une nouvelle loi portant code forestier au Burkina Faso (loi n°006/97/ADP du 31 janvier 1997) a été adoptée. Elle se fonde sur la situation de la dégradation de l'environnement et les spécificités biogéographiques. Elle repose également sur la recherche-développement sur les techniques de manipulation des feux et leurs effets sur la végétation. Toutefois, les controverses sur les feux de brousse restent toujours vives et sont alimentées par les résultats scientifiques qui sont souvent contradictoires. Cependant, il est important de relever que la réflexion scientifique au sujet des feux de brousse a évolué au Burkina Faso depuis 1990. Les feux ne sont plus considérés comme un crime. Actuellement, la pratique des feux contrôlés ou feux précoces est approuvée pour minimiser les effets sévères des feux tardifs, mais aussi pour stimuler la production des pâturages (Yaméogo, 2005).

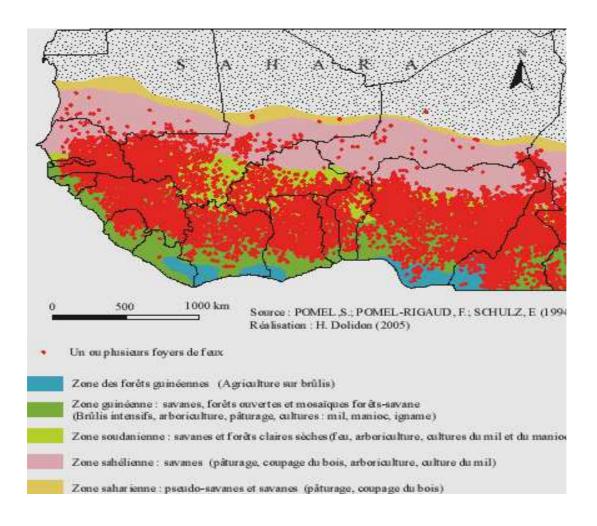


Figure 3 : Localisation des feux sur la carte de végétation en Afrique de l'Ouest (Dolidon, 2005)

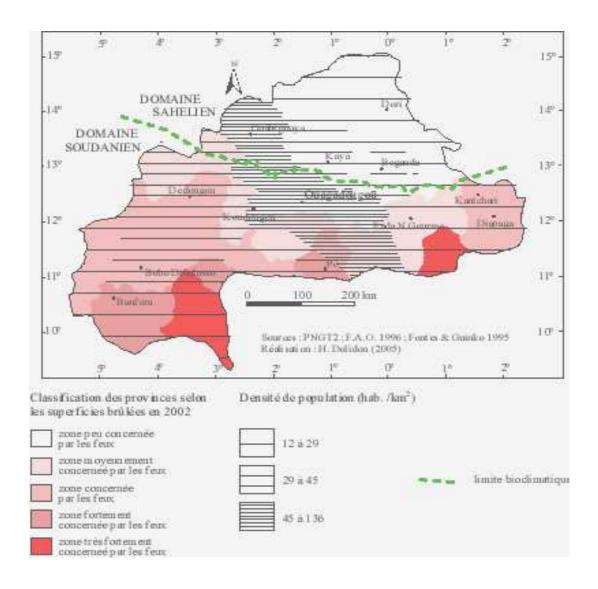


Figure 4: La distribution des feux au Burkina Faso (Dolidon, 2007)

IV. Présentation du site d'étude

IV.1. Site d'étude

Les travaux de terrain se sont déroulés dans la forêt classée de Dindéresso (11° 13' 59, 88" de latitude Nord et 4° 25' 59, 59" de longitude Ouest; altitude 300 m), située dans la zone sud-soudanienne (Fontès et Guinko, 1995) (Figure 5). La forêt de Dindéresso (Figures 5 et 6) délimitée par l'administration coloniale en 1935, couvre de nos jours une superficie de 8500 ha et est située à environ 20 km de la ville de Bobo Dioulasso. Le Kou et son affluent Koudeni irriguent la forêt.

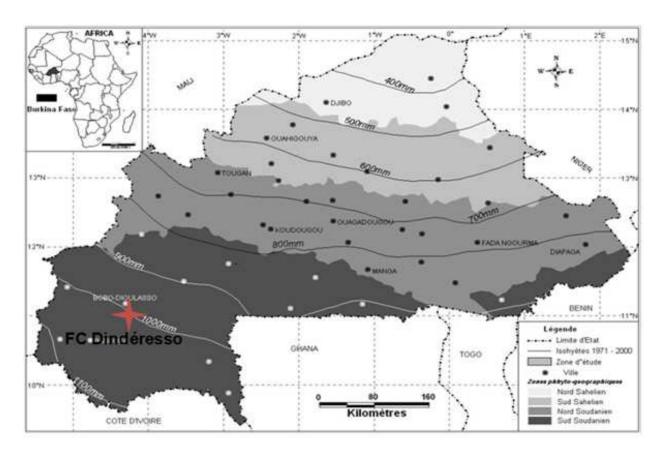


Figure 5: Localisation de la forêt classée (FC) de Dindéresso selon la zone phytogéographique et les isohyètes (Réadaptée en Avril 2007 par CTIG/INERA /Burkina Faso après Fontès et Guinko, 1995 et la Direction Nationale de Météorologie).

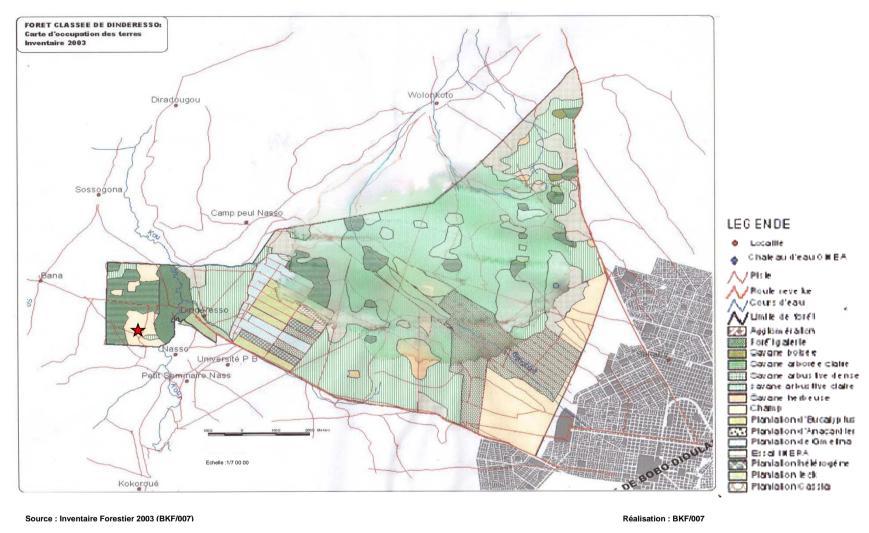


Figure 6: Carte d'occupation des terres de la forêt classée de Dindéresso avec localisation du dispositif de recherche (Source: inventaire forestier 2003; BKF/007)

IV.2. Climat

La forêt classée de Dindéresso appartient au climat tropical de type soudanien (Fontès and Guinko, 1995). Ce climat est caractérisé par l'alternance d'une saison pluvieuse qui va de mai à octobre avec des variations intra et inter annuelles, et d'une saison sèche de novembre à avril. La précipitation moyenne annuelle durant la période d'étude est de 1010 ± 145 mm (moyenne, erreur standard). La pluviosité la plus faible (831 mm) a été enregistrée en 2011 et la plus élevée (1290 mm) en 2010 (Figure 7). Le nombre de jours de pluies enregistré durant la période 1989-2012 varie de 48 à 90 jours. Les températures minimales moyennes sont comprises entre 16 et 32°C en janvier (mois le plus froid) et les maximales sont comprises entre 26 et 40°C en avril (mois le plus chaud). Les valeurs les plus élevées de l'humidité relative sont enregistrées dans les mois d'août (97%) et septembre (96%), tandis que les valeurs les plus faibles sont relevées en janvier (33%) et en février (32%) (Menaut et al., 1991) (Figure 8). La direction du vent est sous la dépendance du Front Inter Tropical (FIT) dont le déplacement progressif du Sud au Nord entraîne une infiltration des vents marins humides appelés mousson qui occasionne des pluies. La mousson est en effet un vent frais et chargée d'humidité, ayant une vitesse moyenne variant de 2,2 à 3 m/s (Figure 8). Ce vent souffle entre les mois d'avril et octobre. Le retrait du FIT annonce la fin de la saison des pluies et l'installation de la saison sèche. Au cours de cette période, souffle un vent continental chaud et sec appelé harmattan. Ce vent souffle avec une vitesse moyenne variant entre 2 et 3,3 m.s⁻¹ à partir du mois de novembre jusqu'en avril. En outre, les températures moyennes de l'air ont variées de 27,59 ± 0,61°C à 28,018 ± 0,68°C entre 2010 et 2012. Les températures maximales de l'air sont observées dans les mois de Mars à Mai. Les moyennes varient de 28,82°C à 31,54°C. Par contre, les plus faibles températures de l'air sont observées dans les mois de Juin à septembre avec des variations de 25,02°C à 25,52°C. Ces différents paramètres climatiques, humidité et température de l'air, et en particulier la vitesse du vent, sont des facteurs déterminants dans les caractéristiques du feu (température, intensité et durée du feu).

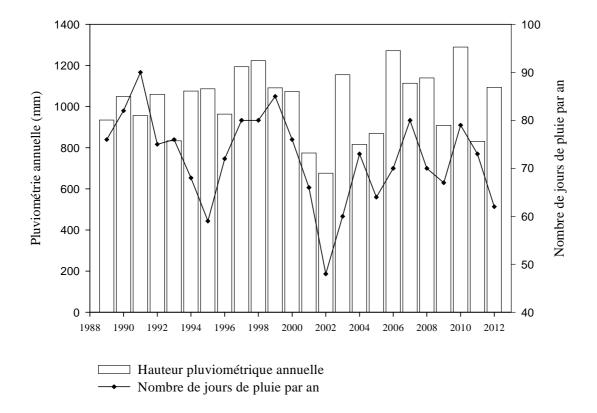


Figure 7: Evolution de la pluviosité moyenne annuelle et du nombre de jour de pluie par an de 1989 à 2012 dans la zone de Dindéresso (Source: station-INERA de Farako-Ba, Bobo Dioulasso).

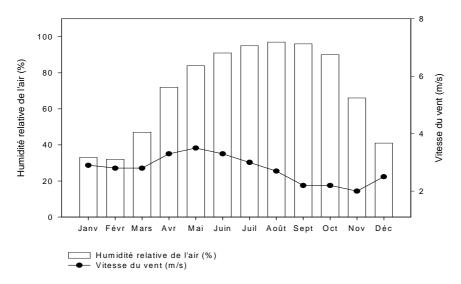


Figure 8: Humidité relative et vitesse du vent à la station synoptique de Bobo-Dioulasso, moyenne calculée sur la période 1981 à 2012 (n=32)

IV.3. Végétation et sols

Le site d'étude est localisé dans la zone sud-soudanienne (Fontès et Guinko, 1995). La végétation du site est une savane arborée avec une strate herbeuse dominante. Andropogon pseudapricus Stapf. et Loudetia simplex (Pilger) C.E. Hubbard sont les herbacées annuelles les plus dominantes. Les herbacées pérennes sont représentées par Andropogon gayanus Kunth. et Andropogon ascinodis C.B.Cl. La végétation ligneuse est représentée par les Combretaceae, les Mimosaceae et les Cesalpiniaceae. Les espèces les plus dominantes en termes de couverture sont Combretum nigricans Lepr. ex Guill. & Perr., Acacia macrostachya Reichenb. Ex Benth., Anogeissus leiocarpa (DC.) Guill. & Perr. and Vitellaria paradoxa C.F. Gaertn. La proximité de la forêt de Dindéresso avec quelques villages (Diaradougou, Wolonkoto, Nasso, Dindéresso, camp peulh, etc.), des institutions de formation (Université Polytechnique de Bobo Dioulasso, Ecole Nationale des Eaux et Forêt, Séminaire de Nasso) et un Centre Urbain (ville de Bobo- Dioulasso) rend sa gestion difficile du fait de la forte pression anthropique. Ainsi, la forêt est sujette à de nombreux prélèvements tels que le bois de chauffe, le bois d'œuvre, la fauche de graminées (Andropogon gayanus, Andropogon Ascinodis, Cymbopogon giganteus) et le prélèvement d'organes pour la pharmacopée. Le prélèvement de bois de chauffe concerne les ligneux de petits diamètres, surtout les Combretaceae très appréciées comme bois de chauffe par la population. L'exploitation pour l'artisanat concerne les ligneux à gros diamètre pour la confection de mortier, et d'instrument de musique (Djimbé), mais touche aussi les graminées pérennes pour la fabrication de « secco » destinés à la vente. La pâture n'est autorisée que dans une seule unité (2500 ha) de la forêt, mais on observe une exploitation anarchique des ressources pastorales. De plus, l'existence d'un marché de bétail au nord de la forêt, fait d'elle une zone de transit des animaux avant leur transaction. La forêt est confrontée souvent à des feux de brousse (Van Berwaer et al., 1992). Ces feux appliqués pour stimuler la repousse des graminées, entraînent la mortalité de nombreux ligneux. Ces exploitations incontrôlées s'intensifient d'année en année et concourent sans cesse à la dégradation des ressources naturelles de la forêt. Par conséquent, on assiste à une baisse considérable de la densité et de la diversité spécifique, mais aussi à une surexploitation de la biomasse herbacée, etc. Les sols reposent sur des roches sédimentaires et sont classés comme des Lixisols (Driessen et al., 2001). Ils sont légèrement profonds (>85 cm) et sont dominés par une texture limono-sableuse (57,5%) avec la présence de structures sableuse (17,5%), limono-sableuse (15%) et les structures gravillonnaires (10%). Les sols sont pauvres (0,058% d'azote; 1,77 ppm de phosphore; 0,33% de carbone) avec des quantités faibles en matière organique (BUNASOLs, 1985).

IV.4. Dispositif expérimental

Le site expérimental a été installé en Août 2009 et l'ensemble des travaux d'étude relatés dans les chapitres II, III, IV, et V ont été effectués sur ce même dispositif expérimental (Figure 9). Les parcelles ont été installées sur des terrains plats afin d'éviter l'influence de la pente sur le comportement du feu (Trollope et Trollope, 2002). Le dispositif couvre une superficie totale de 11,16 ha et comprend trois blocs non contigus de 3,72 ha chacun (Figure 9).

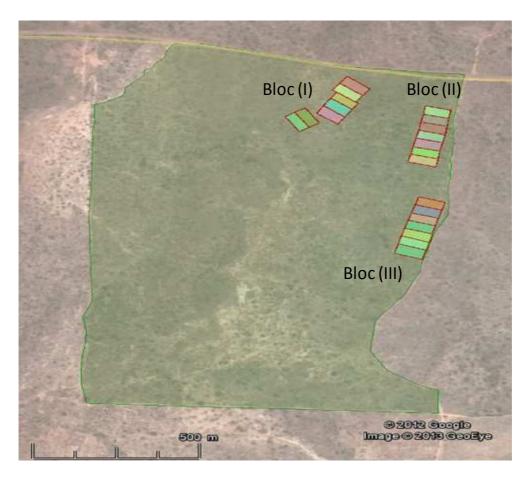


Figure 9: localisation des blocs d'étude dans la forêt classée de Dindéresso.

Après des observations préliminaires, l'emplacement des blocs a été sélectionné de façon à minimiser les variations environnementales dues à la pente, au type de sol. Chaque bloc a été divisé en sept (7) parcelles de 0,24 ha (80 × 30m). Les parcelles sont séparées les unes des autres par des pare-feux de 10 m de large et chaque bloc est entouré d'un pare-feu de 20 m de large. Tous les blocs sont ouverts au pâturage modéré. Le dispositif comprend trois traitements à trois répétitions: sans feu (témoin), avec feu précoce (le feu est appliqué pendant la saison sèche en décembre) et avec feu tardif (le feu est appliqué à la fin du mois de février). Dans chaque régime, le feu a été appliqué le matin (entre 6h et 9h) quand la vitesse du vent et la température de l'air sont les plus faibles de la journée. Le feu est allumé le long d'un côté de chaque parcelle à l'aide d'une paille allumée pour rapidement établir l'inflammation linéaire. De plus, le feu a été appliqué dans chaque parcelle dans la direction allant contre le sens du vent.

La variation de la charge du combustible a été effectuée de la manière suivante : premièrement, à l'exception du témoin (sans feu), la végétation herbeuse a été coupée à la base, approximativement à 10 cm du sol. La biomasse récoltée ainsi que la litière disponible ont été pesées par parcelle. Un échantillon de cette biomasse est prélevé pour la détermination au laboratoire du taux d'humidité du combustible après qu'il a été placé pendant 48h à l'étuve à 105°C. Sur la base du poids de la matière sèche de chaque parcelle, trois traitements de combustible (Figure 10) ont été considérés dans les deux régimes de feu (précoce et tardif):

- ✓ Combustible normal (CN), le combustible initial a été coupé et réparti de façon uniforme afin d'assurer 100% de la continuité du feu;
- ✓ Combustible réduit (CR) : la moitié du combustible initial a été soustrait et supprimé de cette parcelle ;
- ✓ Combustible augmenté (CA) : la seconde moitié soustraite en CR a été rajoutée au combustible initial, et le tout a été réparti de façon homogène.

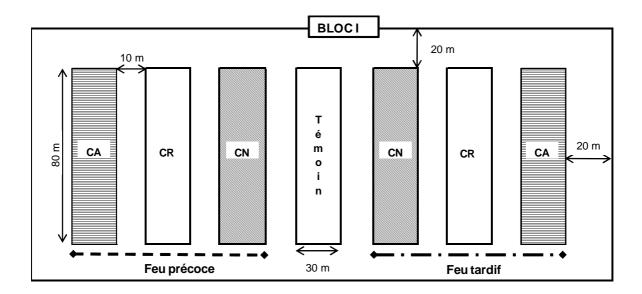


Figure10: Dispositif expérimental d'étude installé dans la forêt classée de Dindéresso (Le dispositif expérimental a été répété trois fois); CA: Combustible Augmenté ; CN: Combustible Normal ; CR : Combustible Réduit.

Chapitre 2

Effet des conditions climatiques et des caractéristiques du combustible sur le comportement et la température des feux en savane soudanienne en Afrique de l'Ouest

Basé sur Doamba, S.W.M.F., Savadogo, P., Nacro, H.B., 2015. Quels facteurs influencent l'intensité du feu en savane boisée soudanienne? Bois et Forêt des Tropiques (En révision).

II.1. Introduction

Le feu est un important composant des écosystèmes savanicoles africains (Pyne et al., 2004). Il est utilisé pour l'entretien et la conservation de ces écosystèmes (Govender et al., 2006). Son effet sur les organismes dépend de sa fréquence, de sa saisonnalité, de son régime et de son intensité (Frost et Robertson, 1985). Dans les écosystèmes savanicoles, les feux précoces sont souvent utilisés comme outils d'aménagement et de gestion. Généralement appliqués à la fin de la saison pluvieuse, les feux précoces permettent de minimiser ainsi les effets sévères des feux tardifs et contribuent ainsi dans la production de pâturage, le maintien de la composition et de la richesse spécifique dans les savanes tropicales (Bellefontaine et al., 2000 ; Hutchinson et al., 2008). Leur effet est généralement modéré à cause de leur faible intensité (Liedloff et al., 2001; Savadogo et al., 2008). Les résultats d'étude réalisés à Tiogo et à Laba de 1993 à 2001 ont montré que le feu a occasionné une augmentation de la production des Poaceae annuelles de 23 et 20% respectivement dans les deux sites (Sawadogo et al., 2005). La Poaceae annuelle Loudetia togoensis, a par exemple été grandement stimulée par le feu (Sawadogo et al., 2005). Par contre, sur la production des vivaces, le feu a contribué à sa réduction dans les deux sites (15% à Laba et 14% à Tiogo).

Le comportement du feu est le terme général utilisé pour désigner la libération d'énergie thermique lors de la combustion et la manière dont ces facteurs influencent cette libération (Archibald *et al.*, 2012). Ce comportement est décrit par la vitesse de progression du feu, l'intensité du feu, les caractéristiques de la flamme, la consommation du combustible et d'autres phénomènes connexes (Cheney et Sullivan, 1997; Savadogo *et al.*, 2007b; Cheney et Sullivan, 2008). Il est influencé par les variables telles que la topographie, les caractéristiques du combustible et les conditions climatiques du milieu (Whelan, 1995; Flannigan *et al.*, 2005). Une meilleure connaissance du comportement du feu pourrait aider à élaborer les stratégies d'aménagement et de gestion des écosystèmes savanicoles. C'est dans ce cadre que s'inscrit, la présente étude qui vise à déterminer les paramètres qui pourront aider à prédire le comportement du feu en savane soudanienne. Notre approche a été bâtie autour des hypothèses selon lesquelles (1) le recouvrement ligneux et les conditions climatiques influencent le comportement du feu; (2) les

caractéristiques du combustible ainsi que celles climatiques prédisent de façon satisfaisante le comportement du feu.

II.2. Matériels et Méthodes

Dans cette étude, les caractéristiques du combustible et le comportement du feu ont été examinés en relation avec le recouvrement ligneux, l'humidité de l'air et la vitesse du vent. Durant les expérimentations du feu, les données météorologiques (vitesse du vent, humidité et température de l'air) ont été récupérées à la station synoptique de l'aéroport de Bobo Dioulasso (11° 09' 36 N and 4°19'51"W) située à environ 20 km du site d'étude (ASECNA-Agence pour la Sécurité de la Navigation Aérienne en Afrique et à Madagascar). Les données météo ont été collectées par mn et une moyenne des valeurs des variables a ensuite été calculée. Concernant les caractéristiques du combustible, les paramètres tels que la biomasse herbacée (kg.m⁻²), son taux d'humidité (%) ont été mesurés. Le recouvrement ligneux a aussi été estimé. La quantité du combustible (biomasse) a été obtenue en coupant la biomasse herbacée manuellement à 10 cm du sol dans chaque parcelle excepté celles des témoins. Le poids du combustible dans chaque parcelle a ensuite été mesuré et des échantillons prélevés pour la détermination du poids sec après un passage pendant 48 heures à l'étuve à 105°C. L'humidité du combustible (%) a ensuite été calculée en utilisant la formule :

$$H = \frac{PH - PS}{PH} x 100$$

Avec H : humidité du combustible; PH : Poids humide du combustible; PS : Poids sec du combustible.

Les espèces herbacées et le recouvrement ligneux ont été évalués en abondance-dominance, selon la méthode phyto-sociologique de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1932). Les paramètres du comportement du feu (vitesse de propagation (m.s⁻¹), la température (°C) et l'intensité du feu (Kj m⁻¹S⁻¹) ont été aussi évalués. La température du feu a été mesurée à l'aide d'un pyromètre à laser de sensibilité comprise entre -50°C et 1000°C, et une résolution de 30:1 (model TP6 TROTEC, MIS instrumentation, France). L'opération a consisté à scanner le front central du feu à l'aide du pyromètre. La température s'affiche automatiquement sur un écran. Cinq mesures ont été effectuées dans chaque parcelle en suivant la progression du feu.

La vitesse de progression du feu est obtenue en enregistrant le temps mis par le front du feu pour parcourir une distance de 20 m. Des opérateurs munis de chronomètres ont été postés à chaque 20 m pour relever le temps de parcours du feu. Les valeurs de ces paramètres ont permis de calculer l'intensité du feu en utilisant l'équation proposée par Byram's (Byram, 1959):

```
I = H \times w \times r; où 

I est l'intensité du feu (kJ s<sup>-1</sup> m<sup>-1</sup>); 

H = la constante exprimant la chaleur dégagée (Kj kg<sup>-1</sup>); 

w est la masse de combustible consumée par unité de surface (kg m<sup>-2</sup>); 

r = est la vitesse de progression (ms<sup>-1</sup>).
```

Pour calculer l'intensité du feu, nous avons adopté les valeurs de quantité de chaleur (H) libérées lors de la combustion des herbacés pendant un feu appliqué contre le sens du vent et estimées à 17 781 Kj kg⁻¹ (Trollope et Potgieter, 1985).

II.3. Analyses statistiques

Pour appréhender l'effet du taux de recouvrement et les caractéristiques du combustible sur le comportement et la température du feu, les différents paramètres mesurés ont été soumis à une analyse de variance selon le modèle linéaire général (GLM) suivant :

```
Yij = \mu + Ti + Rj + TiRj + eij; où :
```

Yijk est la variable réponse, μ est la moyenne générale, Ti est l'effet du traitement, Rj est l'effet du recouvrement ligneux, eij est l'erreur associée aux mesures.

La normalité de l'homogénéité de variance des données a été vérifiée avant de procéder aux analyses de variance. Lorsqu'une différence significative est détectée, le test de comparaison de Tukey au seuil de 5% est utilisé pour des comparaisons multiples. L'ampleur des effets des différents paramètres du modèle est déterminée par une statistique appelée têta partiel carré (η^2). L'effet est jugé faible, modéré ou important si la valeur de cette statistique est de l'ordre de 0,01; 0,06 ou 0,14 respectivement (Cohen, 1988). Les modèles de prédiction du comportement du feu ont été obtenus par régression linéaire multiple ascendante. Ces analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel IBM SPSS Statistics 20 (Copyright IBM Corporation 1989-2011). Des analyses de corrélation ont aussi été effectuées à l'aide du logiciel XLSTAT pro 7,2 pour examiner les relations existantes entre les paramètres du

comportement du feu, les caractéristiques du combustible et le recouvrement ligneux.

II.4. Résultats

II.4.1. Caractéristiques du combustible et comportement du feu

Dans l'ensemble, la quantité moyenne de combustible pour les trois années d'étude a été de 0,41 \pm 0,106; 0,75 \pm 0,21 et 1,56 \pm 0,32 t.ha⁻¹, respectivement pour les traitements CR (Combustible réduit), CN (Combustible Normal) et CA (Combustible Augmenté) (Figure 11A). La série d'analyse de données effectuée a indiqué des variations inter-annuelles. Les quantités de combustible des traitements CN et CR sont statistiquement similaires en première et en troisième année d'étude et sont sans surprise plus faibles que CA (Figure 11A). En deuxième année par contre, les quantités présentes dans le traitement CN sont statiquement plus élevées que dans CR. En outre, l'humidité moyenne du combustible des trois années d'étude est restée sensiblement la même pour les différents traitements (Figure 11B). Les valeurs sont de $47,62 \pm 3,46$; $47,65 \pm 8,08$; $41,21 \pm 5,14\%$ respectivement pour CR, CN et CA. Toutefois, des variations inter-annuelles ont été relevées. Contrairement à ce qui a été observé en année 3, pendant les deux premières années, le taux d'humidité de la biomasse a varié significativement entre les traitements (Figure 11B). La température du feu la plus forte enregistrée a été de 635,31 ± 53,58°C dans la parcelle CA durant la troisième année d'étude (Figure 11C). Cependant, les tests statistiques n'indiquent pas de différence significative entre les traitements de combustible et entre les années ($F_{[2,9]}=1,344$, p=0,329, $\eta^2=0,369$). De même, aucune différence significative (F_[2,9]=0,966, p=0,433, η²=0,244) n'a aussi été notée, ni dans la vitesse de progression du feu, ni dans son intensité (Figure 11D). L'intensité du feu n'a varié de façon significative qu'en première année d'étude (Figure 11D).

Pour le dispositif "Feu tardif" étudié seulement en 2009, aucune différence significative n'a été détectée entre les différents traitements de combustible, dans l'environnement avant et après feu, et pour les paramètres de comportement du feu. Les quantités du combustible ont été de 1,64 \pm 0,47, 1,31 \pm 0,38 et 0,64 \pm 0,18 t.ha $^{-1}$ MS, respectivement en CA, CN et CR. Les vitesses de progression du feu

enregistrées ont été de $0,029 \pm 0,012$, $1,31 \pm 0,38$, $0,025\pm0,004$ (m.s⁻¹) et les intensités correspondantes étaient de $37,20 \pm 18,53$, $62,2 \pm 26,14$, 68,02 (Kj.m⁻¹.s⁻¹), respectivement pour CA, CN et CR.

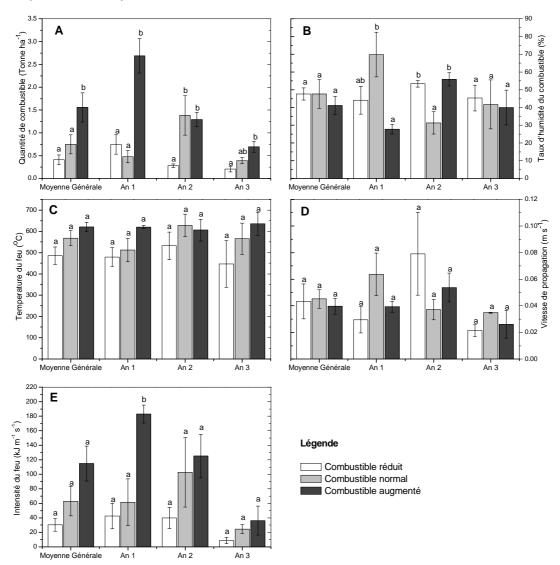


Figure 11: Caractéristiques du combustible (quantité du combustible « A », taux d'humidité du combustible « B ») et des paramètres du comportement du feu (température du feu (C), sa vitesse de propagation (D) et son intensité (E) dans des parcelles soumises à différents traitements de combustible en savane soudanienne (Les histogrammes accompagnés d'une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5 %).

II.4.2. Les modèles de prédictions du comportement du feu

Les modèles de prédiction du comportement du feu présentés dans le Tableau I montrent que le recouvrement ligneux et l'humidité du combustible expliquent 63% de la variation de la vitesse de propagation (VP) tandis que la température et l'intensité du feu sont prédictibles avec la quantité de combustible, laquelle explique respectivement 62% et 86,4% des variations de la température et de l'intensité du feu.

Tableau I: Equations de régression pour la prédiction de la vitesse de propagation du feu (VP), la température et l'intensité du feu. Les paramètres de prédiction sont : la quantité de combustible (QC), la couverture végétale (CV), l'humidité du combustible (HC). SEE =Erreur standard estimée ; r²=coefficient de détermination.

Variables	SEE	r ²	Р
VP= 0,153 - 3,164 CV-1,689 HC	0,0159	0,626	0,05
T= 3,255 + 2,995 QC +1,49 HC	62,546	0,623	0,05
Log(I)= 1,447 + 5,741 QC - 0,208 CV	31,519	0,864	0,002

II.5. Discussion

Les résultats de l'étude ont montré une variation interannuelle dans la quantité du combustible. Cela pourrait s'expliquer par la variabilité de la quantité et de la répartition des précipitations observées au cours de l'étude. En dépit de la variation du combustible, aucune différence significative n'a été observée en ce qui concerne l'intensité du feu et sa vitesse de propagation. Les températures les plus élevées mesurées ont atteint 657 ± 36°C. Des résultats similaires ont été enregistrés dans la forêt de Guirkouh au Tchad (Guiguindibaye et al., 2013). De même, des études ont rapporté en général que les températures du feu augmentent avec la quantité de combustible (Cheney et Sullivan, 1997; Archibald et al., 2009). Selon ces auteurs, le comportement du feu est déterminé par les propriétés physiques du combustible et les paramètres météorologiques. En effet, le vent favorise l'approvisionnement du feu en oxygène (Trollope et al., 2004) et stimule ainsi le transfert thermique par conduction ou radiation, et le réchauffement du combustible à l'avant du feu (Savadogo et al., 2007b). Il est connu que la direction et la vitesse du vent affectent la propagation du feu (Cheney et Sullivan, 1997; Trollope et al., 2002; Sow et al.,

2013) en inclinant l'angle des flammes vers les zones non encore atteintes par le feu. Toutefois, les conditions climatiques qui ont prévalu au cours de cette étude étaient normales et ne peuvent donc être incriminées. La fauche de la biomasse et sa répartition homogène dans les parcelles pourraient expliquer l'absence de différence dans le comportement du feu. Cette pratique a induit une meilleure distribution quantitative et spatiale du combustible, favorisant une combustion plus continue et une vitesse constante du feu (Cheney et Sullivan, 1997). Dans l'ensemble, les caractéristiques de comportement du feu trouvées dans la présente étude sont comparables à celles rapportées dans les écosystèmes de savanes boisées en Afrique du Sud et de l'Ouest (Savadogo *et al.*, 2007b; Archibald *et al.*, 2012).

Des modèles de prédiction du comportement du feu, peuvent en effet être définis en intégrant des paramètres environnementaux et climatiques. Ces modèles de prédiction, établis dans le cadre de la présente étude, ont montré que la vitesse de progression du feu, sa température et son intensité peuvent être expliqués en se basant sur la couverture ligneuse, la quantité du combustible et l'humidité de l'air. Ils sont statistiquement significatifs et confirment ceux obtenus dans la forêt de Tiogo (Savadogo *et al.*, 2007b). Ils peuvent donc être utilisés pour prédire le comportement du feu en zone sud soudanienne.

II.6. Conclusion partielle

Cette étude avait pour objectif de déterminer les paramètres qui pourront aider à prédire le comportement du feu en savane soudanienne. Les résultats de cette étude indiquent que l'augmentation de la quantité de combustible a eu un effet significatif seulement à la première année d'étude. En effet, les parcelles à combustible augmenté (CA) et à combustible normal (CN) ont enregistré les plus fortes intensités. Les résultats de nos travaux de recherche montrent également que le comportement du feu peut être prédit à partir des caractéristiques du combustible et du recouvrement ligneux. Ainsi, le recouvrement ligneux et l'humidité du combustible expliquent 63% de la variation de la vitesse de propagation pendant que l'intensité du feu est prédictible avec la quantité de combustible. Des corrélations positives ont été observées entre l'intensité du feu, l'humidité de l'air et l'humidité du

combustible. Par contre, le recouvrement ligneux est relié négativement à la vitesse de progression du feu. Dans un objectif de conservation de nos formations naturelles savanicoles, notre modèle empirique sur le comportement du feu peut servir de base pour la gestion des feux dans la zone d'étude. Toutefois, une étude plus étendue dans le temps et dans l'espace intégrant un grand nombre de paramètres météorologiques et de caractéristiques du combustible, seront nécessaires pour améliorer le modèle.

Chapitre 3

Influence de différents régimes de feu et de quantités variables de combustible sur les propriétés physico-chimiques du sol en savane arborée soudanienne

Basé sur Doamba, S.W.M.F., Savadogo, P. Nacro. 2015. Modifications induced in soil physico-chemical properties by repeated fire at different seasons and fuel load treatment in a West African savanna-woodland. Nutrient Cycling in Agroecosystems (under review).

III.1. Introduction

Le feu est un phénomène saisonnier répandu dans les écosystèmes savanicoles (Bond et Keeley, 2005; Bento-Gonçalves et al., 2012; Keeley et al., 2012). Il contrôle la structure de la végétation, la composition, la succession, la productivité (Higgins et al., 2000; Midgley et al., 2010), le cycle et la dynamique des nutriments (Certini, 2005; Badia-Villas et al., 2014). Le sol, support et réservoir de nutriments pour la végétation, est aussi affecté par les feux. Leur effet sur le système souterrain est le résultat de leur intensité qui dépend de la quantité de combustible, de l'humidité du sol et subséquemment, de la température du sol et de la durée du feu (Neary et al., 1999). En fonction de la sévérité du feu, les changements au niveau du sol et de ses composants peuvent être bénéfiques ou nuisibles à l'écosystème entier. Les feux fréquents et tardifs peuvent avoir des effets destructifs sur les propriétés du sol en détruisant la matière organique contenue dans la végétation, et la litière à la surface du sol (Bird et al., 2000; Parker et al., 2001). Cependant, l'impact du feu sur les sols peut être bénéfique quand le feu n'est pas trop intense, et que le chauffage du sol est bref (DeBano et Neary, 2005). Outre l'élévation de la température, les feux agissent sur la teneur en matière organique du sol, sur la chimie du sol (teneurs en cendre, pH), et sur l'importance de l'érosion (DeBano et al., 1998). En dénudant le sol et en tuant les micro-organismes, les feux favorisent ainsi les érosions hydrique et éolienne (Mills et Fey, 2004 ; Shakesby, 2011). L'impact physique du feu sur le sol inclut la destruction de la structure, et la réduction de la capacité de rétention en eau du sol (Mills et Fey, 2004). Contrairement à ces résultats, d'autres auteurs rapportent par contre, que les cendres obtenues après le passage du feu contiennent des nutriments disponibles (NH4-N; les cations) en fonction de la sévérité du feu.

Les récentes informations indiquent que les feux précoces sont généralement utilisés comme outil d'aménagement pour minimiser les effets ravageurs des feux de saison sèche sur les communautés végétales (Bellefontaine *et al.*, 2000). La majeure partie des travaux réalisés sur les feux en Afrique de l'Ouest ont concerné son impact sur la dynamique de la végétation, et son comportement (Savadogo *et al.*, 2007a; Savadogo *et al.*, 2008; Savadogo *et al.*, 2012). La recherche actuelle

met l'accent sur l'effet du feu sur la température du sol, la biomasse racinaire, l'efflux du CO₂ et les propriétés hydriques du sol (Savadogo *et al.*, 2007a ; Savadogo *et al.*, 2012). Peu d'informations concernant l'effet de la quantité du combustible et de la saisonnalité du feu sur les propriétés du sol, sont disponibles. Pourtant, les connaissances sur ces aspects pourraient permettre de mieux comprendre les effets écologiques du feu et aider à élucider les modifications induites dans les propriétés physico-chimiques des parcelles brûlées à différentes saisons et en fonction des quantités de combustible. C'est dans ce cadre que s'est inscrite cette partie du présent travail, bâtie autour des hypothèses de recherche suivantes: (1) la quantité de combustible augmente la sévérité du feu et entraîne par conséquent une altération des propriétés du sol et du pool de nutriments; (2) la saisonnalité du feu et la quantité du combustible affectent la répartition verticale des nutriments dans les parcelles brûlées.

III.2. Matériel et Méthodes

La température du feu et le calcul de son intensité ont été effectués selon les mêmes méthodes décrites dans le chapitre précédent. Concernant le sol, les échantillons ont été collectés avant et immédiatement après le passage du feu. Dans la parcelle témoin, un seul prélèvement est effectué chaque année, étant donné que le feu n'y est pas appliqué. Avant le prélèvement, la litière a d'abord été écartée et les échantillons ont été ensuite prélevés dans cinq points en suivant les deux diagonales de chaque parcelle. Trois horizons (profondeurs) ont été considérés (0-5; 5-10 et 10-15 cm). Des échantillons composites ont été constitués en mélangeant les prises de sol par horizon. Les échantillons de sol ont été séchés, tamisés à 2 mm et conditionnés dans des sachets plastiques. Les analyses physico-chimiques ont été faites en suivant les méthodes suivantes :

✓ Le pHeau

Le pH H_2O est déterminé à partir d'une suspension de sol dans l'eau par la méthode électrométrique au pH mètre à électrode de verre (AFNOR, 1999). Le rapport sol/solution est de 1 / 2,5.

✓ La granulométrie du sol

L'analyse granulométrique en trois fractions a été réalisée selon la méthode élaborée par Feller, (1979). Elle s'effectue sur la terre fine préalablement tamisée à

2000 μm. Ensuite, la matière organique est totalement détruite par l'eau oxygénée (H₂O₂) et l'argile est dispersée par l'hexamétaphosphate de sodium (HMP). Cette destruction chimique est complétée par celle mécanique. Ainsi, le mélange obtenu est agité sur un agitateur va-et-vient en présence de 5 billes de verre pendant 1h30 mn. La suspension ainsi obtenue est ensuite tamisée à l'aide d'un tamiseur à jet d'eau ayant deux tamis de 200 et 50 μm. Trois fractions sont ensuite récupérées : la 1ère fraction rassemble les particules ayant une taille supérieure à 200 μm (comprise entre 200 μm et 2000 μm), la 2ème fraction est comprise entre 50 μm et 200 μm, et la 3ème fraction regroupe les éléments inférieurs à 50 μm. Ces fractions obtenues sont soumises à une évaporation lente à l'étuve à la température de 60°C. Elles sont ensuite récupérées par grattage, puis pesées.

✓ Le carbone total

La teneur en carbone total a été déterminée selon la méthode de Walkley et Black (1934) qui consiste en une oxydation à froid du carbone du sol avec du bichromate de potassium (K₂Cr₂O₇) 1N en présence d'acide sulfurique concentré (H₂SO₄). L'excès du bichromate est dosé par du sel de Mohr Fe(SO₄)₂(NH)₂ en présence d'indicateur coloré. La teneur en matière organique a été déterminée à partir de la teneur en carbone organique, en utilisant le coefficient multiplicateur de 1,724.

✓ Le phosphore total (Pt), l'azote total (Nt) et le potassium total (Kt)

Les échantillons de sol sont digérés dans un mélange d'acide sulfurique, de sélénium et d'eau oxygénée (H₂SO₄-Se-H₂O₂) à 450°C pendant 4h, en suivant la méthode de Walinga *et al.*(1995). Ensuite, les éléments Nt, Pt ont été déterminés par la suite après lecture au spectrophotomètre (CECIL instrument, CE 3020, Serial N'126-288, Cambridge Engand) et pour le Kt, la lecture a été effectuée à l'aide d'un photomètre à flamme (Jencons PFP 7, Jenway LTD, Felsted, England).

✓ L'azote minéral

L'extraction s'effectue à l'aide d'une solution de Chlorure de Calcium (CaCl) à 2M. Le dosage se fait par colorimétrie (Keeney et Nelson, 1982).

✓ Le phosphore assimilable

Le phosphore disponible a été extrait selon la méthode de Bray-1 (Bray et Kurtz, 1945). Cette méthode consiste à extraire les formes de phosphore solubles dans les acides en grande partie celle liée au calcium et une portion liée à l'aluminium et au

fer à l'aide d'une solution mixte d'acide chlorhydrique (HCl) à 0,025~M et de fluorure d'ammonium (NH₄F) à 0,03~M.

✓ La Capacité d'Echange Cationique (CEC)

La capacité d'échange cationique (C.E.C) a été déterminée par la méthode METSON. Le sol a subit un lavage par l'alcool éthylique pour éliminer l'excès des sels. Le complexe absorbant, après déplacement des bases échangeables est saturé par de l'ammonium (NH4+) de la solution normale d'acétates d'ammonium. L'excès de NH4+ est éliminé par l'alcool éthylique, puis le NH4+ fixé sur le complexe absorbant est déplacé par une solution normale de CaCl₂ puis dosé par titrimétrie après distillation à l'appareil de Bûchi (Metson, 1956 ; Baize, 2000).

III.3. Analyses statistiques

Pour les paramètres physico-chimiques, les données ont été collectées sur la base des observations avant et après le passage du feu mais aussi dans la parcelle témoin. Pour déceler l'effet immédiat du feu, les données collectées avant et après passage du feu ont été soumises à une analyse de variance en utilisant la méthode « BACI-Before After Control Impact » (Hewitt et al., 2001). Cette méthode a été choisie pour comprendre les modifications induites dans les propriétés du sol. Etant donné que tous les paramètres n'ont pas été mesurés durant les trois années d'expérimentation du fait d'un feu inattendu dans les parcelles du dispositif feu tardif, les données ont été soumises à deux modèles différents; le modèle (1) pour les données collectées sur la période des trois ans, et le modèle (2) pour les données collectées dans les parcelles protégées contre le feu (témoin).

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + \lambda_j + (\beta \lambda)_{ij} + \epsilon_{j(i)} + \epsilon_{j(k)} (1)$$

 $Y_{ij} = \mu + Profondeur_{i} + \lambda_{j} + Profondeur_{i} \times \lambda_{j} + \varepsilon_{ij}$ (2)

Où Y_{ijk} et Y_{ij} représentent les réponses des variables;

μ est la moyenne générale;

 β_i est l'effet inter-sujets;

i (la quantité du combustible, la profondeur de prélèvement, l'environnement avantaprès feu et leur interaction);

λ_i est l'effet à l'intérieur des facteurs

j représente l'année;

(βλ)_{ii} est l'effet appelé « entre et à l'intérieur des facteurs »;

εj(i), εj(k) et εijk représentent l'erreur.

Les données du feu tardif et celles sur la distribution des particules (granulométrie du sol) étant seulement disponibles pour la première année d'expérimentation, le modèle (3) a été utilisé en conséquence:

 $Y_{ijk} = \mu + Traitement_i + Profondeur_j + Test_k + Traitement_i \times Profondeur_j + Profondeur_j \times Test_k + Traitement_i \times Profondeur_j \times Test_k + \epsilon_{ijk}$ (3)

Les données ont été analysées en utilisant le modèle Linéaire Généralisé des mesures répétées à l'aide du logiciel SPSS 19.0 for Windows (IBM Corporation, USA). La normalité et l'homogénéité de variance des données ont été vérifiées avant de procéder aux analyses de variance. Lorsqu'une différence est détectée, le test de comparaison de Tukey au seuil de 5% est utilisé par la suite pour des comparaisons multiples. Les figures ont été élaborées avec le logiciel Origin 7.5 (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA).

III.4. Résultats

III.4.1. Feu et distribution des particules dans le sol

Les résultats de l'analyse granulométrique sont présentés en fonction du traitement du combustible (A), de l'échantillonnage avant et après feu (B) et selon la profondeur de prélèvement du sol (C) (Figure 12). La texture du sol dans les parcelles étudiées est limono-sablonneuse avec une dominance de la fraction sablonneuse. Aucune différence significative n'a été observée entre les profils, ni avant, ni après le passage du feu. De même, aucun effet d'interaction de ces facteurs sur la distribution des tailles de particules n'a été observé. Toutefois, les résultats indiquent que la teneur du sol en limons grossiers est significativement plus élevée (F_[3, 42]= 5,624; p=0,002) dans les parcelles à combustible augmenté (CA) et réduit (CR) comparativement à la parcelle témoin et à celle à combustible Normal (CN). De façon générale, la proportion des sables grossiers a été plus faible que celles des sables fins et limons grossiers (Figure 12).

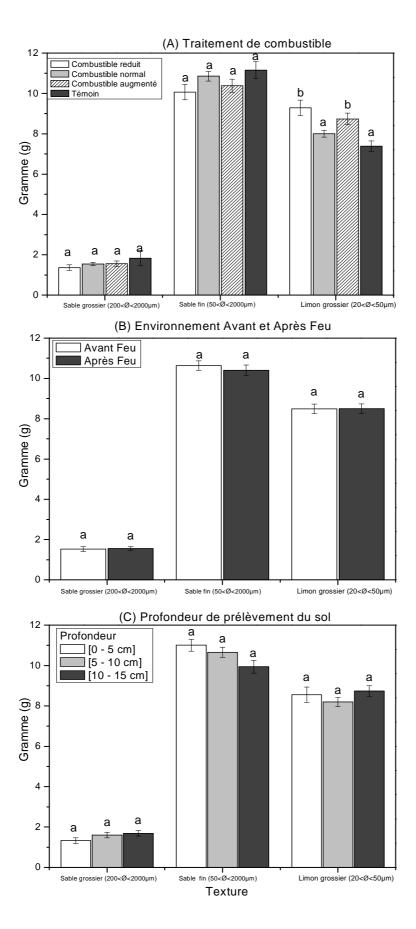


Figure 12. Effet de la quantité de combustible (A), de l'échantillonnage avant et après feu (B) et de la profondeur de prélèvement du sol (C) sur la granulométrie du sol (g) en savane soudanienne au Burkina Faso (Les histogrammes accompagnés d'une même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5 %).

III.4.2.Discussion

L'analyse des résultats de la distribution des particules montre que de façon générale, le feu n'a aucun effet sur la texture du sol. Ce résultat corrobore ceux de Oswald et al.(1999); Mataix-Solera et Doerr, (2004) qui ont montré que le feu n'affecte pas de façon significative la texture du sol. Les principaux composants de la texture du sol (sable, limon et argile) ont une sensibilité faible à la chaleur et ne sont pas habituellement affectés par le feu car la plupart des feux n'atteignent pas la température nécessaire pour provoquer des changements notables dans les propriétés physiques du sol. Cela est particulièrement vrai pour les feux précoces en savane, qui ne chauffent le sol que brièvement et superficiellement (Savadogo et al., 2007a). La fraction la plus sensible est l'argile, qui commence à subir les effets du feu à partir de 400°C. Par contre, le sable et les limons qui sont constitués de particules de quartz, ont un point de fusion de 1414°C (Lide, 2001). Dans ces conditions, les températures des feux généralement enregistrées dans les savanes sont rarement assez élevées pour modifier les argiles au-delà de quelques centimètres de la surface du sol. Cependant, la destruction de la couverture végétale du sol et la consécutive perte de la protection du sol, expose davantage celui-ci à l'érosion, à la formation de croûtes et à la perte de nutriments par lixiviation (DeBano et al., 1998).

La teneur en limon grossier était plus élevée dans les parcelles à Combustible augmenté (CA) et à Combustible Réduit (CR). Ces différences pourraient être dues à la texture initiale du sol des parcelles en question, à leur teneur en matière organique, à l'humidité du combustible, ou à la durée et à l'intensité du feu. En effet, DeBano et al. (1998) ont indiqué que la perte sélective de la fraction fine du sol consécutive à l'érosion induite par le feu, pouvait entrainer une augmentation de la fraction grossière du sol. De même, la destruction par le feu des composés organiques liant entre elle les particules minérales des agrégats de sable, entraîne la destruction de ces dernières (Giovannini et al., 2001) et par conséquent, une augmentation de la quantité de particules fines.

III.4.3. Feu et propriétés chimiques du sol

✓ Effet du feu précoce sur le sol

Dans l'ensemble, le pH, le carbone total (Ct), le rapport C/N, l'azote total (Nt) et la capacité d'échange cationique (CEC) n'ont pas varié significativement (p>0,05) durant les trois années d'application du feu précoce (Tableau II). Les valeurs moyennes du pH, du carbone total (Ct) et du rapport C/N dans tous les traitements « quantité du combustible » oscillent respectivement autour de 6; 6,5 g/kg, et 16 (Tableau III). Celles du phosphore total (Pt) et de la capacité d'échange cationique (CEC) étaient respectivement de 82,52 mg/kg et 3,70 Cmol/kg (Tableau III). Les résultats ont montré aussi que la profondeur de prélèvement a un effet significatif pour le pH, le carbone total (Ct), le rapport C/N, l'azote total (Nt) et la capacité d'échange cationique (CEC) (Tableau II, p<0,05). La valeur du pH a diminué de 0,37 de l'horizon 0-5 cm à l'horizon 5-10 cm, et de 0,24 de l'horizon 5-10 cm à l'horizon 10-15 cm. Les teneurs en Ct, Nt et la CEC sont similairement faibles au niveau des horizons 5-10 cm et 10-15 cm comparativement à l'horizon 0-5 cm (Tableau III). Cependant, le feu a entraîné une légère diminution du rapport C/N dans les horizons superficiels (Tableau III). Globalement, en se référant aux résultats d'analyse statistique entre l'environnement avant et après feu, l'évènement-feu n'a pas eu d'effet significatif (Tableau III p>0,05) sur les teneurs en carbone du sol. Par contre, le rapport C/N a significativement augmenté après le passage du feu (Tableau III, p<0,05). En outre, les valeurs du pH, de Nt et du Pt ont significativement diminué après le passage du feu. Cependant, aucune interaction significative entre les différents facteurs (Traitement x Prof. ; Traitement x Test; Traitement x Prof. x Test) n'a été observée dans les différents paramètres du sol (Tableau II). Par contre, les valeurs du pH, du Ct, de la CEC ont montré une variation interannuelle hautement significative (Tableau II, p<0,0001). D'autres traitements ont aussi interagi de façon significative avec le facteur «année». Ainsi, des interactions significatives entre l'année et le facteur «Test» (l'environnement spatial avant et après feu) ont été observées pour les paramètres; pH, le Pt et la CEC (Tableau II, à l'intérieur des facteurs).

Tableau II: Résultats de l'analyse de variance pour les parcelles brûlées (A) et non brûlées (B). Les facteurs étudiés: la quantité du combustible (Traitement), la profondeur de prélèvement du sol (Prof.), avant et après feu (Test); le temps (Année).

	pHeau		С		C/N		Pt		Nt		CEC		
Source	df	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Γest des effets inter-sujets													
Гraitement	2	2,558	0,.091	0,292	0,749	0,171	0,843	0,359	0,701	0,370	0,693	0,813	0,452
Prof.	2	131,04	0,000	11,80	0,000	3,270	0,050	1,398	0,260	21,878	0,000	0,825	0,007
Гest	1	21,829	0,000	0,043	0,836	8,959	0,005	8,588	0,006	7,643	0,009	67,859	0,000
Γ raitement × Prof.	4	0,086	0,986	0,642	0,636	0,559	0,694	0,052	0,995	0,730	0,578	0,757	0,560
Γraitement × Test	2	0,696	0,505	1,931	0,160	0,198	0,821	0,193	0,825	0,961	0,392	0,601	0,554
$Prof. \times Test$	2	0,082	0,922	0,869	0,428	0,171	0,843	0,291	0,749	0,070	0,933	0,110	0,896
$\Gamma raitement \times Prof. \times Test$	4	0,051	0,995	0,370	0,828	0,439	0,779	0,245	0,911	0,313	0,867	0,094	0,984
Erreur	36												
A l'intérieur des facteurs													
Année	2	40,01	0.000	31,91	0,000	178,72	0,527	2,371	0,101	34,815	0,527	77,304	0,000
Année × Traitement	4	0,730	0,574	0,057	0,994	0,347	0,845	0,259	0,903	0,445	0,775	1,620	0,178
Année × Prof.	4	0,056	0,994	0,637	0,638	2,068	0,094	0,023	0,999	0,235	0,918	0,695	0,598
Année × Test	2	0,785	0,001	0,878	0,420	1,327	0,272	3,454	0,037	1,160	0,319	31,14	0,000
Année× Traitement × Prof.	8	0,112	0,999	0,097	0,999	0,887	0,532	0,122	0,998	0,202	0,990	0,345	0,945
Année \times Traitement \times Test	4	0,441	0,778	0,840	0,505	2,052	0,096	0,268	0,897	0,370	0,829	1,368	0,253
Année \times Prof. \times Test	4	0,888	0,476	0,218	0,928	0,072	0,990	0,198	0,938	0,134	0,970	0,390	0,815
Année ×Traitement ×Prof. ×Test	8	0,163	0,995	0,423	0,904	1,692	0,115	0,079	1,000	0,271	0,973	0,505	0,849
Erreur	72												

Tableau III. Effet du traitement « la quantité du combustible », de la profondeur de prélèvement du sol et de l'environnement spatial avant-après le passage du feu précoce sur les paramètres chimiques du sol en savane soudanienne (moyenne ± erreur standard).

Paramètres du sol	Traiteme	nt (quantité du con	nbustible)	Profonde	eur de prélèvement	Environnement avant et après feu		
	CR	CN	CA	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	Avant	Après
PHeau	5,929 ± 0,053a	5,844 ± 0,050a	5,873 ± 0,050a	6,209 ± 0,037a	$5,840 \pm 0,039b$	$5,597 \pm 0,038c$	5,950 ± 0,036a	5,810 ± 0,045b
Ct (g/kg)	6,46 ± 0,19a	6,55 ± 0,20a	6,61 ± 0,21a	7,06 ± 0,20a	$6,45 \pm 0,19b$	6,11 ± 0,20b	6,60 ± 0,18a	6,50 ± 0,15a
Nt (g/kg)	0,43 ± 0,02a	0,45 ± 0,02a	0,44 ± 0,01a	$0,50 \pm 0,02a$	$0,43 \pm 0,01b$	$0,40 \pm 0,01b$	0,50 ± 0,01a	$0,40 \pm 0,01b$
C/N	15,864 ± 0,723a	15,645 ± 0,671a	15,497 ± 0,590a	14,745 ± 0,520a	16,015 ± 0,721a	16,246 ± 0,711a	14,900 ± 0,499a	$16,440 \pm 0,565b$
Pt (mg/kg)	81,875 ± 2,105a	81,558 ± 1,505a	83,523 ± 2,497a	82,675 ± 2,377a	80,080 ± 1,932a	84,200 ± 1,850a	85,300 ± 1,909a	79,340 ± 1,365b
CEC(Cmol/kg)	3,744 ± 0,149a	3,698 ± 0,131a	3,885 ± 0,115a	4,340 ± 0,146a	3,638 ± 0,125b	$3,350 \pm 0,077b$	3,800 ± 0,090a	3,750 ± 0,124b

CR: Combustible réduit ; CN: Combustible Normal ; CA: Combustible Augmenté ; CT: Témoin (protégé du feu). Les moyennes suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes (p<0,05)

✓ Effet de la protection contre le feu sur les paramètres chimiques du sol

Les résultats d'analyse statistique des paramètres du sol dans les parcelles protégées du feu (témoin) ont indiqué que le pH et le rapport C/N ont varié significativement en fonction de la profondeur de prélèvement du sol (Tableau IV). La valeur du pH est passée de 6,18 ± 0,06 à 6,00 ± 0,11 et 6,31 ± 0,12 pour les profondeurs 0-5 cm, 5-10 cm et 10-15 cm respectivement, tandis que le rapport C/N a, pour les mêmes profondeurs, augmenté de 13,87 ± 1,04 à 15,25 ±1,47 puis à 16,31 ± 2,13 Cmol/kg, respectivement. En outre, des variations inter-annuelles ainsi qu'une interaction des facteurs «année» et «profondeur de prélèvement» ont été observées pour les paramètres pH, Ct, Nt, Pt, la CEC et le rapport C/N. Les valeurs du pH et du Nt ont diminué durant les trois ans pendant que les teneurs en Ct, Pt, CEC et le rapport C/N ont augmenté à la première et à la troisième année d'étude (Tableau V).

Tableau IV. Résultats de l'analyse de variance des parcelles protégées du feu (témoin). Pt : Phosphore total; Nt: Azote total; CEC: Capacité d'Echange Cationique.

		pHeau		Carbone)	C/	N	l	⊃t	1	٧t	CEC	
Source	df	F	p	F	p	F	р	F	р	F	Р	F	р
	2	10,715	, 0,01	0,141	, 0,871	6,193		0,031	0,969	0,901	0,455	0,197	•
Erreur	6												
Test des e	effets int	ter-sujets											
	2	84,817	0,000	14,364	0,001	39,048	0,000	6,304	0,013	13,34	0,001	21,19	0,000
	4	4,621	0,017	1,556	0,249	2,101	0,144	0,101	0,98	0,456	0,767	0,007	1,000
Erreur	12												

Tableau V. Variation inter-annuelle des propriétés du sol des parcelles protégées en savane soudanienne boisée au Burkina Faso (moyenne ± erreur standard). Ct : Carbone total; Nt: Azote total; Pt: Phosphore total; CEC: Capacité d'échange cationique

Paramètres du sol	Année-2009	Année-2010	Année-2011
pHeau	6,390 ± 0,029	$5,893 \pm 0,075$	5,841 ± 0,051
Ct (g/kg)	$6,27 \pm 0,35$	$7,21 \pm 0,46$	$8,23 \pm 0,26$
Nt (g/kg)	$0,62 \pm 0,02$	0.47 ± 0.04	$0,43 \pm 0,02$
C/N	$10,004 \pm 0,268$	$15.634 \pm 0,512$	19,785 ± 1,339
Pt (mg/kg)	$74,451 \pm 7,070$	$93,403 \pm 4,556$	88,524 ± 1,999
CEC (Cmol/kg)	$2,822 \pm 0,141$	$2,811 \pm 0,136$	$4,196 \pm 0,095$

✓ Effet du feu tardif sur le sol

Dans les parcelles à feu tardif, le pH était similairement inférieur pour les parcelles à combustible réduit (CR), combustible normal (CN) et combustible augmenté (CA) comparativement à la parcelle témoin. La profondeur de prélèvement a également un effet significatif sur le pH du sol, qui a montré une tendance à la baisse de l'horizon 0-5 cm à l'horizon 10-15 cm. Le feu a induit une baisse significative $(F_{[1,42]}=160,174, p<0,001)$ du pH. Sa valeur a varié en effet de 6,127 ± 0,053 à 5,352 ± 0,083 pour les échantillons avant et après feu (Tableau VI). Aucune différence significative n'a été observée entre les différents traitements (quantité du combustible) pour le carbone total du sol (p>0,05). En revanche, ce paramètre a significativement diminué (F_[1,42]=10,759, p=0,002) de l'horizon 0-5 cm à 10-15cm. De même, l'azote total (Nt) a varié significativement en fonction des traitements de combustible, de la profondeur de prélèvement du sol et du feu (environnement avant et après feu) (p<0,05). Sa valeur a diminué de 0,14 g/kg unité après le feu. Le rapport C/N est plus faible dans la parcelle témoin comparativement à celles brûlées. Sa valeur a significativement augmenté (F_[1,42]=123,025, p<0,001) de 7 unités après le passage du feu. Les teneurs en phosphore total (Pt) sont plus élevées dans la parcelle à combustible augmenté (95,282 ± 7,042 mg/kg) comparativement aux autres traitements y compris la parcelle témoin.

Tableau VI. Les effets principaux du traitement « quantité de combustible », de la profondeur de prélèvement du sol et de l'environnement spatial avant-après feu (feu tardif) sur les paramètres du sol dans la savane soudanienne au Burkina Faso (moyenne ± erreur standard).

Paramètres		Traitement (quanti	té de combustible)		Profon	deur de prélèvemen	Environnement a	Environnement avant et après feu	
rarametres	CR	CN	CA	СТ	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	Avant	Après
pHeau	5,794 ± 0,120a	5,662 ± 0,129a	5,762 ± 0,131a	6,390 ± 0,029b	6,144 ± 0,075a	5,773 ± 0,115b	5,580 ± 0,128c	6,127 ± 0,053a	5,352 ± 0,083b
Ct (g/kg)	6,02 ± 0,25a	6,04 ± 0,38a	6,82 ± 0,462a	6,267 ± 0,35a	6,97 ± 0,31a	6,39 ± 0,32ab	5,50 ± 0,031b	6,88 ± 0,35a	5,71 ± 0,21b
Nt (g/kg)	0,45 ± 0,03ab	0,41 ± 0,02a	0.52 ± 0.04 b	$0,62 \pm 0,02c$	0,53 ± 0,03a	0,49 ± 0,03ab	0,432 ± 0,03b	0,53 ± 0,02a	$0.39 \pm 0.02b$
C/N	14,171 ± 0,940a	15,313 ±1,149a	13,746 ± 0,928a	10,000 ± 0,289b	13,654 ± 0,774a	14,135 ± 1,022a	13,551 ± 1,003a	10,906 ± 0,277a	17,914 ± 0,590b
Pt (mg/kg)	77,045 ± 3,482a	76,011 ± 3,374a	95,282 ± 7,042b	74,333 ±7,155a	84,059 ± 5,079a	82,400 ± 5,200a	78,259 ± 4,436a	84,620 ± 4,755a	80,938 ± 3,875b

CR: Combustible réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté; CT: Témoin (protégé du feu); Ct: Carbone total; Nt: Azote total; Pt: Phosphore total. Les moyennes suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes (p<0,05).

III.4.4. Feu et dynamique de l'azote et du phosphore

Les résultats concernant l'effet du feu sur le potassium total et la disponibilité de l'azote minéral (NH₄⁺ et NO₃⁻) sont présentés dans le Tableau VI. Pendant les deux années consécutives, le feu n'a eu aucun effet significatif (p>0,05) sur la disponibilité de l'azote minéral et la teneur en potassium (Tableau VII). Toutefois, des variations inter-annuelles sont observées. La teneur en NH₄⁺ a baissé d'environ 60% entre 2009 et 2010, y compris dans la parcelle témoin (baisse de 58%); par contre dans cette dernière, la teneur en NO₃⁻ a augmenté de plus de 23%. De même, à l'exception de la parcelle témoin où une légère augmentation de 8% a été observée, la teneur du sol en potassium total (Pt) a baissé de 6%, 3% et 16% respectivement pour CR, CN et CA. En fonction de la profondeur de prélèvement du sol, une diminution de 3%, 9% et 8% du phosphore total (Pt) a également été observée respectivement pour les horizons 0-5 cm; 5-10 cm et 10-15 cm.

En outre, on observe une diminution du Phosphore assimilable (Pass) avec la profondeur (Tableau VII). Par contre, sur la durée (de 2009 à 2010) et pour un même horizon, la teneur en Pass a augmenté de 16%, 20% et 8% respectivement dans les horizons 0-5 cm, 5-10 cm et 10-15 cm. Le feu a induit ainsi une augmentation significative (F_[1.63]=5,574, p=0,023) des quantités du phosphore assimilable pendant la première année d'étude. Les teneurs en phosphore assimilable ont aussi diminué avec la profondeur de prélèvement du sol ; les deux premiers horizons du sol (0-5 cm et 5-10 cm) ont des valeurs significativement plus élevées que l'horizon 10-15cm.

Tableau VII. Effet du traitement « quantité du combustible », de la profondeur de prélèvement du sol et de l'environnement avant et après feu sur la dynamique du phosphore et de l'azote durant le feu précoce en 2009 et 2010, dans une savane soudanienne boisée au Burkina Faso (moyenne ± erreur standard).

Annáo	Paramètres		é de combustible)		Profo	ndeur de prélèvement	Environnement av	Environnement avant et après du feu		
Année	Parametres .	CR	CN	CA	СТ	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	Avant	Après
	Pass (mg/kg)	2,042 ± 0,240a	2,110 ± 0,154a	1,64 ± 0,120b	2,210 ± 0,261a	2,560 ± 0,148a	1,892 ± 0,170a	1,454 ± 0,076b	1,741 ± 0,094a	2,117 ± 0,181b
2009	NH4+ (mg/kg)	77,833 ± 5,150 a	78,81 ± 4,305a	72,021 ± 5,640a	68,104 ± 3,510a	75,91 ± 4,88a	74,220 ± 2,940a	75,054 ± 5.290a	75,887 ± 3,854a	76,553 ± 4,395a
	N03- (mg/kg)	18,485 ± 0,972a	19,46 ±1,335a	18,512 ± 0,972a	19,458 ± 1,945a	20,040 ±1,370a	17,51 ± 0,000a	19,180 ± 1,150a	18,161 ± 0,650a	19,476 ± 1,078a
	Nmin (mg/kg)	96,318 ± 5,528a	98,26 ± 5,323a	90,480 ± 6, 212a	87,562 ± 4,130a	95,900 ± 5,620a	91,732 ± 2,940a	94,234 ± 5,980a	94,050 ± 3,982a	95,993 ± 5,236a
	Kt (mg/kg)	789,70 ± 43,89a	713,670 ± 26,930a	869,943 ± 59,388a	645,585 ± 35,340a	705,595 ± 28,280a	756,240 ± 40,850a	849,114 ± 51,287a	760.213 ± 39.376a	821,997 ± 37,185a
	Pass (mg/kg)	2,110 ± 0,230a	2,156 ± 0,248a	2,440 ± 0,271a	2,540 ± 0,320a	3,062 ± 0,160a	2,061 ± 0,188a	1,813 ± 0,160b	NA	2,235 ± 0,141
2010	NH4+ (mg/kg)	29,660 ± 1,244a	28,963 ± 0,999a	27,690 ± 0,770a	28,874 ± 1,430a	30,195 ± 1,087a	28,266 ± 0,954a	27,930 ± 0,769a	NA	28,771 ± 0,590
	N03- (mg/kg)	22,76 ± 0,225a	22,792 ± 0,195a	23,205 ± 0,620a	22,734 ± 0,160a	22,723 ± 0,1525a	22,665 ± 0,199a	23,230 ± 0,448a	NA	22,918 ± 0,224
	Kt (mg/kg)	739,59 ± 49,64a	691,270 ± 42,444a	728,662 ± 69,850a	699,170 ± 33,230a	685,742 ± 50,341a	690,356 ± 49,524a	783,430 ± 59,660a	NA	719,840 ± 30,893

CR: Combustible réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible augmenté; CT: Témoin (protégé contre le feu); NA: non disponible; Pass: Phosphore assimilable; Nmin: Azote minéral; Kt: Potassium total. Les moyennes suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes (p <0,05).

III.5. Discussion

III.5.1 Effet du feu précoce sur les propriétés chimiques du sol

Contrairement à ce qui était attendu, la quantité de combustible n'a pas globalement modifié de manière significative les caractéristiques chimiques du sol (pH, carbone total, C/N, azote total, phosphore total et Capacité d'échange cationique). Ce résultat pourrait s'expliquer principalement par le fait qu'en dépit de la variation de la quantité du combustible (normal, augmenté et réduit), les températures du feu mesurées étaient statistiquement semblables dans toutes les parcelles. Il a été établi que la température du sol, qui est étroitement liée à la chaleur issue de la combustion, affecte fortement les propriétés du sol (Diaz-Fierros *et al.*, 1990 ; Hernandez *et al.*, 1997 ; Neary *et al.*, 2008). Cependant, Raison et Woods (1986) estiment que seulement 5% de toute l'énergie libérée par le feu sont transmises au sol. Ce qui renforce notre argument selon lequel, les faibles températures reçues pourraient donc bien expliquer les résultats obtenus.

Les valeurs du pH, du Carbone total (Ct), de l'azote total (Nt), et de la Capacité d'échange cationique (CEC) baissent significativement avec la profondeur de prélèvement du sol. Les fortes valeurs mesurées pour l'horizon superficiel 0-5 cm pourraient être dues à l'accumulation des cendres, qui sont riches en éléments nutritifs. En effet, certains nutriments accumulés dans la biomasse végétale épigée et dans la litière, sont déposés avec les cendres, qui, en fonction de la sévérité du feu, contiennent des quantités variées de nutriments (Gimeno-Garcia et al., 2000 ; Certini et al., 2011). De plus, les racines et brindilles mortes pourraient être une source supplémentaire de carbone au sol (Ojima et al., 1994; Knicker, 2007). Toutefois, le feu n'a pas induit de changements considérables dans les quantités de carbone du sol. Ces résultats sont en accord avec les observations déjà notées par Dembélé et al. (1997) et Jensen et al. (2001). Par contre, les teneurs en azote total, en phosphore total et les valeurs du pH ont significativement diminué après le passage du feu, contrairement à ce qui est rapporté dans d'autres travaux (Certini, 2005 ; Aref et al., 2011). L'augmentation du pH est généralement expliquée par la présence de la cendre, l'accumulation du potassium, de l'hydroxyde de sodium, du magnésium, du carbonate de calcium, mais aussi par la destruction de certains groupes d'acides contenus dans la matière organique (Giovannini *et al.*, 1990; Giovannini, 2012). Cependant, à des températures élevées, ces constituants tendent à s'évaporer ou à se volatiliser. La température atteinte dans la présente étude était autour de 635°C, ce qui a pu avoir comme conséquence, la perte de certains ions et la diminution subséquente du pH. Les quantités d'azote ont été également réduites après le feu, très probablement à cause de la rapide perte par volatilisation. En effet, dès 200°C, l'azote est facilement perdu sous forme de gaz et de cendre (Christensen, 1994) et à 500°C, plus de la moitié de l'azote est perdue dans l'atmosphère (Knicker *et al.*, 2005). Le phosphore peut également être perdu par volatilisation (Prieto-Fernandez *et al.*, 2004). De façon générale, les résultats ont indiqué une variation inter-annuelle significative du pH, de la CEC et du phosphore total. Puisque l'impact du feu dépend des conditions environnementales pendant le passage du feu, la variation inter-annuelle de la quantité de combustible, et la variation de la pluviosité au cours des trois années peuvent expliquer la variation des effets du feu sur les paramètres du sol.

III.5.2. Effet du feu tardif sur les propriétés chimiques du sol

Pour le feu tardif, les résultats ont montré que le pH était significativement inférieur dans les parcelles brûlées comparativement à la parcelle témoin. Ces résultats sont contraires à ceux de certains travaux montrant plutôt une augmentation du pH après le passage du feu dû à la dénaturation d'acides organiques et à la libération des bases dans le sol (Frost et Robertson, 1987; Snyman, 2003). L'augmentation du pH et des cations échangeables associés avec les cendres, prouvent que les cendres étaient la principale cause. Toutefois, une diminution du pH a également été rapportée par d'autres auteurs dans le chauffage expérimental du sol (Badía et Martí, 2003; Terefe et al., 2008). Néanmoins, les valeurs du pH dans les parcelles à feu précoce étaient plus élevées que celles du feu tardif de 0,458 unités. Nous pouvons donc déduire que le feu tardif pourrait entrainer l'acidification du sol, comparativement au feu précoce. En outre, la profondeur de prélèvement du sol a affecté de manière significative le pH. Les horizons superficiels ont des valeurs de pH plus élevées que les horizons profonds. L'incorporation de la cendre, généralement plus prononcée dans les horizons superficiels, peut expliquer cette

différence. Les résultats ont montré aussi que le feu a eu un effet dépressif sur la teneur du sol en azote total, en carbone total, et en phosphore total. Ces résultats sont conformes à ceux d'autres travaux (Raison et Woods, 1986; Snyman, 2003; Knicker et al., 2005; Badia et al., 2014). Le carbone et l'azote ont diminué respectivement de 12,15% et 2,5%. La baisse des quantités de carbone et d'azote pourrait être due à l'oxydation du carbone et sa perte sous forme de dioxyde de carbone (CO), phénomène qui se produit dès que la température de la combustion de la matière organique atteint 200°C (DeBano et al., 1998). De la même façon, l'azote peut s'altérer chimiquement et une partie restera dans le sol sous forme d'ammonium, mais la plus grande partie peut être facilement perdue sous forme de gaz (DeBano et al., 1998; Knicker et al., 2005). Le phosphore total était significativement plus élevé dans les parcelles à combustible augmenté comparativement aux autres traitements (combustible réduit, combustible normal et le témoin). Ceci suggère que la combustion de la matière organique pourrait être une source d'apport de phosphore au sol (Kutiel et Inbar., 1993). Toutefois, les modifications dans les teneurs en phosphore du sol dépendent des températures atteintes par le feu (Kutiel et Inbar., 1993) et le degré de combustion qui étaient élevés pendant le feu tardif. Raison et al. (1985) ont indiqué que 60% du phosphore ont été perdus pendant la combustion complète de la matière organique dans le cerrado brézilien. La variation spatiale de la température du sol pendant le passage du feu a pu affecter différemment les propriétés du sol, induisant une variation spatiale de la disponibilité des nutriments.

III.5.3. Effet du feu sur la dynamique de l'azote et du phosphore

Les résultats de l'étude ont montré une légère augmentation des teneurs en azote minéral et en potassium total, mais celle-ci n'est pas statistiquement significative (Tableau VII, p>0,05). Ces résultats corroborent ceux d'études précédentes dans un environnement semblable (Giovannini *et al.*, 2001; Prieto-Fernandez *et al.*, 2004) qui ont montré qu'après le feu, on observe une augmentation de l'accumulation de NH4+ et du potassium due à la décomposition sous l'effet du feu, des composés organiques liant les particules minérales. Mroz *et al.*(1980) ont rapporté dans leurs travaux, une augmentation de NH4+ de l'ordre de 77%, tandis que Scharenbroch *et*

al., (2012) notent une augmentation de 30% pour NO3⁻ après le passage du feu. Ce phénomène peut être attribué à la pyrolyse pendant laquelle l'azote organique (principalement les acides aminés contenus dans la matière végétale et la litière) prend une forme gazeuse volatile, de type NH₃ (ammoniaque), azote moléculaire ou divers oxydes d'azote (Lynds et Baldwin, 1998). La réduction du prélèvement de l'azote par les micro-organismes et la diminution de son absorption pourraient également expliquer l'augmentation de l'ammonium dans le sol (Singh, 1994). En effet, les travaux de Nacro (2003) ont montré qu'en savane humide, les feux influencent la fertilité des sols en réduisant les facteurs qui entraînent la réorganisation microbienne de l'azote du sol, et qu'ils sont de ce point de vue, un facteur conservateur de l'azote du sol. La quantité d'ammonium mesurée à la deuxième année (y compris dans la parcelle témoin), était plus de deux fois inférieure à celle de la première année d'étude. Ceci est probablement dû aux phénomènes de volatilisation, de perte d'azote sous forme soluble, et/ou à la lixiviation et au lessivage (Diaz-Fierros et al., 1990; Certini et al., 2011). Par contre, une augmentation des nitrates (NO3⁻) a été observé, en accord avec les résultats précédents dans d'autres écosystèmes (Raison, 1979; Jensen et al., 2001; Scharenbroch et al., 2012). Cette augmentation est le résultat des processus de minéralisation et de nitrification.

Les résultats ont montré une diminution du phosphore assimilable en suivant la profondeur de prélèvement du sol. Cependant, une augmentation de ce même paramètre a été observée après le passage du feu. Cette augmentation pourrait s'expliquer par l'effet de la minéralisation et de l'apport des cendres qui sont riches en éléments nutritifs (DeBano et Conrad, 1978). La chaleur pourrait être aussi à l'origine de cette augmentation. Les fortes températures convertissent le phosphore en orthophosphate (forme la plus assimilable) contribuant ainsi à l'augmentation de la disponibilité du phosphore après le passage du feu (Cade-Menun *et al.*, 2000). En outre, l'augmentation de la disponibilité des nutriments due au dépôt de cendre est en grande partie limitée aux horizons superficiels; ce qui explique la faible concentration du phosphore disponible dans l'horizon 10-15cm.

III.6. Conclusion partielle

L'objectif de cette étude était d'élucider les modifications induites dans les propriétés du sol par les feux tardif et précoce. Les résultats ont montré que la quantité de combustible n'a pas d'effet significatif sur les propriétés chimiques du sol, mais que le feu tardif était plus néfaste que le feu précoce : plus que la quantité du combustible, c'est donc la saisonnalité du feu (feu précoce vs. feu tardif) et les conditions environnementales au moment du passage du feu, qui déterminent l'effet de celui-ci sur le sol. Les variations observées en fonction de la profondeur de prélèvement du sol, de la quantité du combustible et de la saisonnalité du feu sont dus à l'accumulation des nutriments issus de la combustion du feu et déposés sous forme de cendres à la surface du sol. La variation spatiale de la température du feu pourrait affecter différemment les propriétés du sol, et contribuer à créer une nouvelle distribution spatiale des nutriments du sol. Par conséquent, l'effet du feu sur les processus du sol est généralement variable et aucune tendance générale ne peut être dégagée. Néanmoins, les feux de brousse connus comme des outils de modulation de la composition de la végétation et de la production primaire, peuvent donc être aussi considérés comme facteurs de modulation de la dynamique des nutriments dans les sols de savane. Des deux types de feux (précoce et tardif), celui précocement appliqué semble être une option de gestion et d'aménagement par rapport à la protection intégrale qui reste une utopie pour les écosystèmes savanicoles. Toutefois, une investigation à long-terme prenant en compte les aspects biologiques du sol devrait être menée et pourrait élucider davantage les effets des feux sur le sol et ses composants.

Chapitre 4

Effets des feux précoces sur la structure et la diversité de la macrofaune en savane soudanienne

Basé sur Doamba, S.W.M.F., Savadogo, P. Nacro, H.B. 2014. Effects of burning on soil macrofauna in a savanna-woodland under different experimental fuel load treatments. Applied Soil Ecology, 81 (2014) 37–44.

IV.1. Introduction

Les feux de brousse sont considérés comme des perturbations majeures dans divers écosystèmes incluant les savanes (Swaine, 1992), les prairies (Briggs et Knapp, 1995) et les forêts (Theresa *et al.*, 2008). En plus de leur effet sur les paramètres physico-chimiques, les feux affectent aussi directement ou indirectement les organismes du sol. Les effets directs induisent des changements de courte durée qui altèrent la composition spécifique et l'abondance des groupes taxonomiques (Wikars et Schimmel, 2001). La chaleur pénètre dans les profondeurs du sol et les individus de la faune du sol sont tués directement, ou blessés par les flammes, la chaleur ou les gaz issus de la combustion (Verma et Jayakumar, 2012). Les effets indirects entraînent généralement des changements à long terme sur l'environnement immédiat, qui influent sur le bien être des organismes du sol. Ces effets indirects peuvent impliquer des compétitions pour l'habitat, la nourriture et d'autres changements plus subtils du microclimat (destruction de l'état de la matière organique, l'augmentation de l'insolation, à la surface du sol) (DeBano *et al.*, 1998).

Parmi les nombreux organismes vivants du sol, la macrofaune du sol est un groupe diversifié qui joue un rôle important dans les processus éco-systémiques qui déterminent la fertilité des sols (Wells et al., 1979 ; Lavelle, 1997 ; Mathieu, 2004). Ces organismes interviennent dans la décomposition de la matière organique, les processus de minéralisation, la formation et le maintien de la structure du sol, la régulation de la composition et de l'activité des microorganismes telluriques, et la protection des plantes contre les parasites et les maladies (Lavelle, 1997 ; Deprince, 2003). La macrofaune du sol est généralement concentrée dans la couche superficielle du sol et sa réponse au passage du feu varie selon l'intensité, la fréquence et la saison des feux (DeBano et al., 1998). En présence du feu, les organismes vivants du sol réagissent différemment pour y échapper. Pendant que les formes adultes s'enfuient ou migrent dans les profondeurs pour échapper aux flammes, à la chaleur et aux gaz, les formes moins mobiles (larves) et celles moins immobiles (œufs) sont vulnérables: elles sont consumées en même temps que la litière à la surface du sol (DeBano et al., 1998 ; Malmström et al., 2009 ; Gongalskya et al., 2012).

savanes soudaniennes, les feux précoces sont généralement Dans les recommandés comme outil de gestion, et utilisés à cause de leur effet moins prononcé sur la végétation (Bellefontaine et al., 2000). Mais il est évident que la végétation, surtout ligneuse, n'a pas le même comportement vis-à-vis du feu que les organismes vivants du sol. Plusieurs travaux se sont intéressés à l'effet du feu sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Mais la plupart d'entre eux ont surtout porté sur l'impact du feu sur la biodiversité (Zida, 2007; Savadogo et al., 2008). Les données relatives à l'effet du feu sur la faune du sol font particulièrement défaut pour les savanes d'Afrique de l'Ouest (Louppe et al., 1998). Des études sur le sujet ont été conduites dans la savane australienne (Dawes-Gromadzki, 2007), en Amérique latine (Castano-Meneses et Palacios-Vargas, 2003; Gimeno-Garcia et Rubio, 2004) et dans les forêts boréales et tempérées (Malmström et al., 2009; Gongalskya et al., 2012). En Afrique, la plupart des travaux ont été menés en Afrique du Sud (Foord et al., 2003; Uys et Hamer, 2006; Oluwole et al., 2008). Ces études ont montré une augmentation de la population de la macrofaune du sol dans des parcelles soumises à des feux fréquents (Oluwole et al., 2008). Mais d'autres travaux (Decaëns et al., 1994; Castano-Meneses et Palacios-Vargas, 2003) ont plutôt relevé des effets néfastes de la fréquence et de l'intensité des feux sur la communauté de la faune du sol. L'évaluation de l'effet du feu sur la macrofaune du sol est une nécessité impérieuse pour les écologistes et les spécialistes de la conservation (Uys et Hamer, 2007) compte tenu du rôle capital de la macrofaune du sol dans le fonctionnement de l'écosystème et dans le cycle des nutriments. Notre étude a donc été conduite afin d'une part, de mieux comprendre les facteurs qui régissent la structure des communautés vivantes de sol dans des écosystèmes soumis au feu, et d'autre part, d'en évaluer les conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème. Il s'est agi plus particulièrement, d'évaluer la diversité et la densité de la macrofaune du sol soumis à différents régimes de feu, afin de proposer in fine, des techniques de gestion qui maintiendront la diversité de la macrofaune de sol. Notre approche a été bâtie autour des hypothèses selon lesquelles (i) la survie de la macrofaune du sol dépend de la quantité de combustible et (ii) il y a une stratification verticale de l'effet du feu sur la macrofaune du sol, avec un effet très marqué sur les premiers centimètres du sol.

IV.2. Matériel et Méthodes

Cette étude vise à déterminer les modifications induites dans la structure et la diversité de la macrofaune du sol sous différentes intensités du feu. La macrofaune du sol, a été évaluée par la méthode TSBF (Tropical Soil Biology and Fertility) préconisée par Anderson et Ingram (1993) et Moreira et al. (2008). Le dispositif expérimental est celui décrit précédemment (chapitre II). Les prélèvements ont été effectués avant et immédiatement après le passage du feu suivant la médiane de chaque parcelle. A chaque point d'échantillonnage, une tranchée est creusée à 30 cm de profondeur à l'aide d'un quadrat de 25 cm de côté. Le monolithe est extrait du sol, et reparti en trois couches de 10 cm d'épaisseur (0-10 cm, 10-20 cm et 20-30 cm) (Figure 13). Les individus visibles à l'œil nu et les larves ont été ensuite prélevés dans chaque bloc de terre, et conservés dans de l'alcool à 70°C (Photo 1). Au total, 64 monolithes ont été extraits: 54 monolithes dans les parcelles soumises au feu (27 avant et 27 après le passage du feu) et 9 monolithes dans la parcelle témoin. Les individus de la macrofaune du sol, soigneusement recueillis, ont été identifiés avec des clés d'identification (Delvare et Aberlenc, 1999; Mc Gavin, 2000) et l'aide de taxonomistes du laboratoire d'entomologie de l'Université de Ouagadougou. Avec les difficultés de l'identification des stades juvénile et des larves, la plupart des groupes ont été identifiés jusqu'au niveau de la famille (Mamaev, 1972).

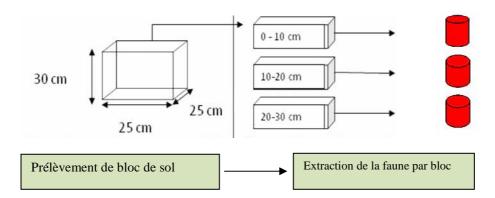
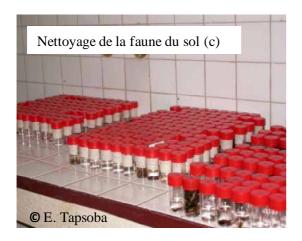
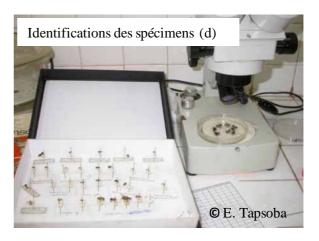


Figure 13: Schéma du protocole d'extraction de la faune du sol









Photos 1: Processus d'extraction (a et b) et d'identification (c et d) de la macrofaune du sol

IV.3. Analyses statistiques

La richesse taxonomique a été estimée en nombre de famille dans les parcelles témoin et brûlées. L'abondance de la macrofaune a aussi été calculée. Ces paramètres ont aussi été exprimés en fonction de la profondeur d'échantillonnage. L'impact des différents facteurs étudiés traitement «quantité de combustible», « profondeur de prélèvement » et «l'environnement spatial avant et après feu» sur l'abondance et la richesse taxonomique de la macrofaune du sol ont été testés à l'aide du modèle Linéaire Généralisé (GLM) avec une distribution de Guauss. En règle générale, le nombre d'individus (densité) est considéré comme la mesure appropriée de l'abondance des espèces (Magurran, 2004). Les valeurs de la richesse spécifique et celles de l'abondance correspondent à la distribution de Poisson (Modèle 1). Cette distribution a été considérée pour tenir compte des erreurs non-normales et du fait que les écarts augmentent avec les moyennes dans les données de comptage (Crawley, 2007).

Toutefois, lorsque le modèle linéaire de Poisson se manifeste, avec un écart plus grand que la moyenne, la modélisation appropriée a été basée sur une approche quasi-vraisemblance pour tenir compte de la dispersion en introduisant un paramètre de dispersion (Φ) dans la relation entre la variance et la moyenne, où ($\sigma 2 = \Phi \mu$) (Lindsey, 1999). Le paramètre de dispersion a été estimé comme le rapport de la déviance à ses degrés de liberté associés (McCullagh et Nelder, 1989). Pour la richesse taxonomique et l'abondance, le modèle suivant a été utilisé :

$$N_{isk} \sim P \left(exp(\mu + \alpha_s + \beta_k + \gamma_{sk}) \right)$$

L'ampleur des effets des différents paramètres du modèle est déterminée par une statistique appelée êta partiel au carré (η^2) et l'effet est jugé faible, modéré ou important si la valeur de cette statistique est de l'ordre de 0,01; 0,06 ou 0,14 respectivement (Cohen, 1988). Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team., 2012). Lorsqu'une différence significative est décelée, le test de comparaison de Tukey au seuil de 5% est utilisé par la suite pour des comparaisons multiples.

Les analyses multivariées ont été effectuées à l'aide du logiciel CANOCO 4,5 (Ter Braak et Smilauer, 2002). Le DCA (Detrended Correspondence Analysis) et le CCA (Canonical Correspondence Analysis) ont été utilisés pour analyser la structure de la communauté de la macrofaune avant et après le passage du feu. Les facteurs environnementaux inclus dans le CCA sont: la quantité du combustible et la profondeur de prélèvement du sol. Pour tester la significativité entre les espèces et les variables environnementales dans le CCA, le test de permutation de Monte Carlo disponible dans le CANOCO a été utilisé et la significativité avec le premier axe a aussi été testé. Les diagrammes ont été établis dans le CANODRAW (Ter Braak et Smilauer, 2002).

IV.4. Résultats

IV.4.1. Composition et structure de la communauté de la macrofaune du sol

Au total 642 individus ont été recensés avant le feu contre seulement 57 individus après le passage du feu en 2009. Ces individus sont repartis dans 9 familles, appartenant à 8 ordres et 4 classes (Tableau VIII). On observe une nette dominance de la classe des insectes qui représente 90,7% des individus dénombrés; les familles les plus représentées sont les Termitidae (53% avant feu et 49% après feu) et les Formicidae (38% avant feu et 44% après feu). Après le passage du feu, le nombre total d'individu ainsi que la densité moyenne (nombre d'indiv.m-²) a fortement chuté dans tous les traitements. Les "pertes" s'évaluent à 85% lorsque la quantité du combustible a été augmenté (CA); 88,53 % dans la parcelle à combustible réduit de moitié (CR), et à 94,27% dans la parcelle à combustible Normale (CN). Les larves ont été presque complètement détruites par les feux en 2009. Par contre, le nombre d'individus de cette catégorie a pratiquement doublé en 2010, après le feu. Le taux de diminution de la population totale des larves est estimé à 85% en CA, 88,53% en CR et 94,27% en CN.

Tableau VIII: Composition et structure de la communauté de la macrofaune du sol en 2009 (A) et 2010 (B) en fonction de la quantité de combustible en savane soudanienne au Burkina Faso.

A) 2009

	Traitement (quantité de		Gr	La	Larves			
combustible)		Nb Familles	Nb Ordres	Nb Classes	Nb Individus	Densité Moyenne (Nb/m²)	Nb larves	Densité Moyenne (Nb/m²)
	CA	5	5	3	91	214,12	7	16,47
Avant	CR	6	6	4	230	541,18	13	30,58
feu	CN	7	7	4	227	534,18	0	0,00
	CT	7	7	3	94	221,18	2	4,71
Anràc	CA	2	2	2	15	35,30	0	0
Après feu	CR	3	2	1	29	68,23	0	0
	CN	3	3	2	13	30,60	0	0

CR: Combustible Réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté; CT: Témoin; Nb=Nombre

B) 2010

	Traitement (quantité de		G	La	Larves			
combustible		Nb Familles	Nb Ordres	Nb Classes	Nb Individus	Densité Moyenne (Nb/m²)	Nb larves	Densité Moyenne (Nb/m²)
	CA	4	4	2	220	517,65	3	7,06
Avant	CR	7	6	2	47	110,60	2	4,71
feu	CN	3	4	2	144	338,82	10	23,53
	CT	6	6	4	134	315,30	8	18,82
Anràc	CA	7	7	4	117	275,30	11	11,88
Après	CR	5	5	4	391	920	3	7,06
feu	CN	5	5	3	432	1016,47	2	4,71

CR: Combustible Réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté; CT: Témoin; Nb=Nombre

IV.4.2. Variation inter-annuelle de la macrofaune du sol

La dynamique de la population de la macrofaune du sol est marquée par une variation inter-annuelle. A la deuxième année d'application du feu (2010), une augmentation du nombre d'individus ainsi que de la densité (nombre d'indiv.m-²) a été observée dans la plupart des parcelles brûlées, excepté la parcelle CA dans laquelle une baisse du nombre d'individus a été notée. En revanche, le feu a induit une diminution significative de la densité de la faune du sol durant la première année d'étude (Tableau IX, F_[1.36]=8,587, p=0,005). La densité de la faune qui était de

94±28 indiv.m⁻² est passée à 9 ± 3 indiv.m⁻² après le passage du feu, soit une baisse de 90%. En outre, le feu a induit une diminution significative dans la densité des Formicidae ($F_{[1,42]}$ =11,561, p<0,001, η^2 =0,182), qui est passée de 35 ± 9 indiv.m⁻² avant le feu à 4 ± 2 indiv.m⁻² après son passage. Les résultats d'analyse montrent aussi que le feu a induit un changement significatif dans la richesse taxonomique de la macrofaune du sol. A la première année d'échantillonnage, les fortes richesses taxonomiques ($F_{[1,36]}$ =46,446, p=0,0001 η^2 =0,563) ont été notées avant le passage du feu alors qu'en seconde année la richesse taxonomique est plutôt accentuée après le passage du feu (Tableau IX).

Tableau IX. Les effets principaux de l'environnement du feu (avant et après le passage du feu) sur la densité et la richesse taxonomique de la macrofaune du sol au cours de deux années d'application de feux précoces dans une savane soudanienne boisée au Burkina Faso (moyenne ± erreur standard).

D :: /D: ::	200	9	2010			
Density / Diversity parameters _	Avant feu	Après feu	Avant feu	Après feu		
Abondance globale (N)	93,498±28,5801a	9,382±2,676b	68,310±24,290a	168,888±50,964b		
Densité des Formicidae	35,390±9,056a	4,115±1,607b	19,92±11,01a	76,38±41,21a		
Densité des Termitidae	26,995±13,761a	4,609±2,390a	42,140±18,850a	82,140±33,650a		
Richesse taxonomique (S)	$2,593 \pm 0,228a$	$0,704 \pm 0,149b$	$1,630 \pm 0,284a$	$2,778 \pm 0,257b$		

Les moyennes suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes (p <0,05)

IV.4.3. Résilience de la macrofaune du sol après le passage du feu

Le traitement «quantité du combustible» n'a pas induit d'effet significatif sur la richesse taxonomique de la macrofaune du sol pendant les deux années d'étude (Figure 14, p=0,552 et p=0,507 respectivement en 2009 et 2010). De même, aucune interaction significative des facteurs principaux (profondeur de prélèvement du sol, environnement avant et après feu et le traitement «quantité de combustible») n'a été observée dans la faune du sol (p>0,05) en terme d'abondance et de richesse. Cependant, des variations intra-parcelles ont été observées pour les principaux taxons, bien que pas toujours significatives.

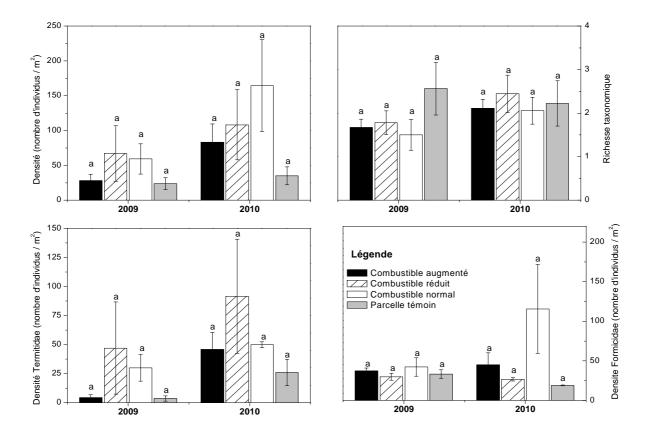


Figure 14. Effet de la quantité du combustible sur la densité et la diversité taxonomique de la macrofaune du sol durant deux années consécutives de pratique de feu dans la savane soudanienne au Burkina Faso. Les moyennes suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes (p <0,05)

IV.4.4. Distribution verticale de la macrofaune du sol

La richesse taxonomique n'est pas affectée par la profondeur de prélèvement du sol à la première année d'étude (Figure 15). Cependant, à la seconde année d'étude, la profondeur de prélèvement du sol a significativement affecté la richesse taxonomique avec une large amplitude ($F_{[1,36]}=3,391$, p=0,045, $\eta^2=0,159$). Elle est plus élevée dans les deux premiers horizons comparativement au troisième (Figure 15). L'effet de la profondeur de prélèvement n'a pas été significatif pour les Formicidae ($F_{[1,36]}=1,268$, p=0,290, $\eta^2=0,047$), mais des variations existent entre les différents profils du sol. La densité est plus forte en effet, dans l'horizon 10-20 cm (30 ± 13 indiv.m⁻²) que dans les horizons 0-10 cm (10 ± 4 indiv.m⁻²) et 20-30 (19 ± 7 indiv.m⁻²). En revanche, aucune interaction significative des facteurs principaux n'a

été observée dans la densité des Termitidae (p>0,05) en seconde année d'investigation.

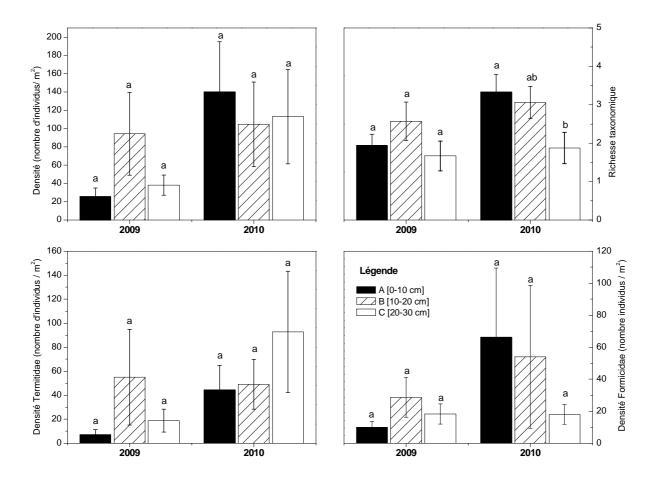


Figure15. Effet de la profondeur du sol sur la densité et la diversité taxonomique de la macrofaune du sol durant deux années consécutives de pratique de feu en savane soudanienne au Burkina Faso. Les moyennes suivies de la même lettre sur la même ligne ne sont pas significativement différentes (p <0,05)

IV.4.4. Facteurs gouvernant la structure de la communauté de la macrofaune du sol

L'exploration des données initiales a été effectuée en utilisant le modèle DCA (Detrended Correspondence Analysis). Les valeurs propres obtenues varient de 0,208 à 1 pour le premier axe pendant que les valeurs correspondantes sont plus faibles pour le second axe (0,146 à 0,446) (Tableau X). Au cours de la première année d'étude, les valeurs propres de DCA ont augmenté après le passage du feu en comparaison avec les conditions avant son passage (Tableau X). L'effet inverse

s'est par contre produit en deuxième année. Lorsque l'on prend en compte les variables environnementales (profondeur de prélèvement, le traitement «quantité de combustible») dans l'analyse du CCA (Canonical Correspondence Analysis), on observe une baisse considérable des coefficients des valeurs propres (Tableau X).

Les variances dans les données espèces-environnement exprimés par le premier et le second axe varient respectivement de 42,9% à 81,1% et de 16,1% à 33,3%. Le coefficient de corrélation pour l'axe 1 a augmenté de 17,3% (de 62,7% à 80% dans l'environnement avant feu et après feu) alors qu'ils sont presque identiques dans le second axe (63,2% vs. 62,3%). Cependant, le test de signification entre les espèces et les facteurs environnementaux n'a pas montré de variations significatives dans la première année avant le passage du feu (test de permutation de Monte Carlo) pour le premier axe (F=2486, P=0,280), et pour les autres axes (F=1,320, P=0,116). De même, aucune différence significative n'a été observée après le passage du feu (F=4,648, P=0,08, pour tous les axes, F=1,659, P=0,122). Les mêmes tendances ont aussi été observées dans la seconde année d'étude.

Tableau X. Valeurs propres, et coefficients de corrélation issus des analyses de correspondance, DCA (Detrended Correspondence Analysis) et CCA (Canonical Correspondence Analysis).

		Année 2009				Année 2010				
	Avant-	feu	Après-	feu	Avant-	feu	Après-	feu		
	Axe Axe		Axe	Axe	Axe	Axe	Axe	Axe		
	1	2	1	2	1	2	1	2		
Valeurs propres (DCA)	0,476	0,146	1,00	0,446	0,565	0,310	0,208	0,181		
Valeurs propres (CCA)	0,142	0,102	0,613	0,122	0,207	0,166	0,120	0,088		
Coefficients de corrélation CCA	0,627	0,632	0,800	0,623	0,747	0,626	0,679	0,611		

L'analyse du CCA (Canonical Correspondence Analysis) a indiqué que l'axe 1 est gouverné par les variables CR, CN, CA et la profondeur 3 (20-30 cm) au cours des deux années d'étude (Tableau XI). La corrélation de ces variables avec l'axe 1 est négative, excepté pour la variable profondeur 3 dans la seconde année d'étude. Après le passage du feu, les facteurs environnementaux CN et CA sont négativement corrélés avec l'axe 1. La projection des facteurs environnementaux (profondeur de prélèvement, traitement «quantité de combustible») sur les deux

principaux axes (1 et 2), a montré que les invertébrés tels que les Geophilidae, et les Polidesmidae sont rencontrés à la surface du sol (profondeur 1 ; 0-10 cm) et dans les profondeurs (profondeur 3; 20-30 cm). Les Tenebrionidae et les Scarabaeidae ont les mêmes comportements. Cependant, les Termitidae et les Formicidae sont rencontrés beaucoup plus en profondeur (profondeur 2: 10-20 cm et profondeur 3 : 20-30 cm) avant le passage du feu (Figures 16). Par contre, après le feu, les Termitidae, les Formicidae, les Geophilidae et les Julidae ont été rencontrés en profondeur (profondeur 2 et profondeur 3) et sont liés aux variables environnementaux (CN et CR). Les Araneidae ont été aussi recensés dans l'horizon de surface (profondeur 1 ; 0-10 cm) (Figure 16). En outre, peu d'invertébrés ont été reliés au facteur CA. De même, après deux années d'application du feu, seuls les larves et les Geophilidae sont relies au facteur CA (Figure 16). Les autres invertébrés sont rencontrés principalement dans les parcelles CR et CN.

Tableau XI. Les coefficients canoniques et les coefficients de corrélation des variables environnementales pour les deux premiers axes dans l'ordination (CCA) avant et après le passage du feu pour chaque année d'étude (2009 et 2010).

			Anné	e 2009			Année 2010				
		Avar	nt feu	Aprè	s feu	Avar	ıt feu	Aprè	s feu		
		Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2		
တ္သ	CT	-0.030	0.524			-0.3198	-0.2884				
en I	CA	0.0891	0.0754	0.6618	-0.1914	-0.2671	0.2643	-0.2407	0.3561		
nic _	CR	0.4601	-0.2572	-0.7224	0.2441	0.7112	0.0906	0.4356	-0.1002		
canoniques	CN	-0.4875	-0.2916	0.1239	0.4843	-0.0395	-0.0497	-0.1869	-0.2438		
	Prof.1 (0-10 cm)	-0.1079	0.2988	0.0118	0.3855	0.119	-0.4837	0.0257	0.4347		
Coefficients	Prof.2 (10-20 cm)	-0.2024	-0.1712	0.1517	-0.2021	0.1567	0.2714	0.4096	-0.1308		
Coe	Prof.3 (20-30 cm)	0.3167	-0.0901	-0.2084	-0.1815	-0.3247	0.2806	-0.4249	-0.3252		
	СТ	1 000				1 000					
-	CA	1.000 -0.2676	-0.2986	-0.5943	1.000	1.000 -0.4119	-0.3050	-0.4516	1.000		
(I)	CR	-0.3225	1.000	1.000	1.000	-0.4119	1.000	1.000	1.000		
s de	CN	-0.3625	-0.4045	-0.5146	-0.3837	-0.3541	-0.2623	-0.5254	-0.5219		
Coefficients corrélation	Prof.1 (0-10 cm)	0.0826	-0.0399	-0.2425	0.1731	-0.0615	0.0149	0.1194	-0.1027		
	Prof.2 (10-20 cm)	0.0785	-0.0653	0.0686	0.0915	0.0340	0.1947	-0.1162	-0.0214		
	Prof.3 (20-30 cm)	-0.1603	0.1068	0.1893	-0.3157	0.0363	-0.2489	-0.0112	0.1276		

CR: Combustible Réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté; CT: Témoin ; Prof.1 : profondeur 1(0-10 cm) ; Prof.2 (10-20cm) ; Prof.3 (20-30 cm)

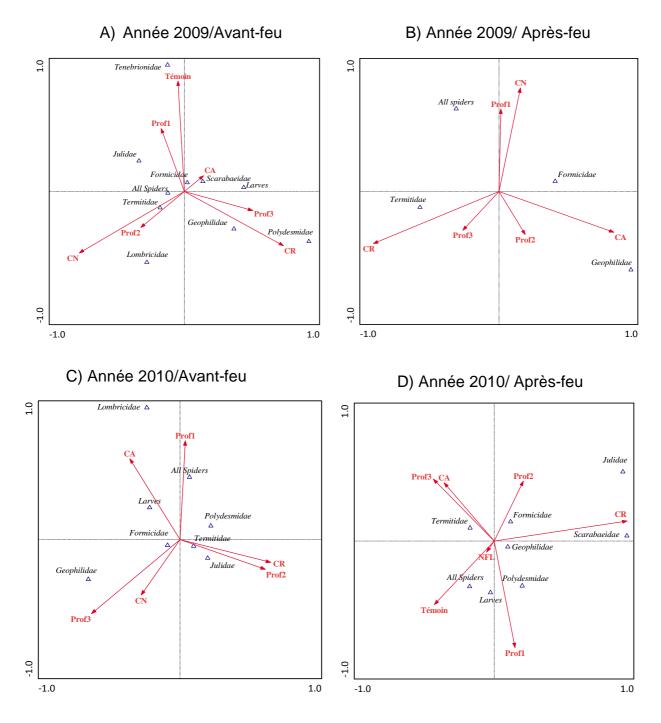


Figure 16. Ordination des groupes taxonomiques en relation avec les deux premiers facteurs extraits du CCA (Canonical Correspondence Analysis); les flèches indiquent l'inclinaison des facteurs environnementaux. CR: Combustible Réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté; CT: Témoin; Prof.1: profondeur 1(0-10 cm); Prof.2 (10-20cm); Prof.3 (20-30 cm)

IV.5.Discussion

IV.5.1. Composition et structure de la macrofaune du sol

Les résultats ont montré en général, une variation spatiale et temporelle dans la composition de la macrofaune du sol. Comme prévu, l'analyse des résultats de 2009, a montré que l'effet immédiat du feu est la réduction considérable du nombre des spécimens. Ceci est probablement dû au fait que bon nombre d'individus vivants à la surface du sol ont été tués par les flammes, ou ont migré vers d'autres refuges. Ces résultats corroborent ceux de nombreux autres auteurs (Castano-Meneses et Palacios-Vargas, 2003; Gonzalez-Perez et al., 2004; Malmström et al., 2009). A Lamto en Côte d'Ivoire (Afrique de l'ouest), les résultats d'une étude de l'effet du feu sur la macrofaune du sol ont montré une baisse du nombre d'individus variant respectivement de 39,95% et 59,59% après des feux précoce et tardif (Louppe et al., 1998). Le feu détruit les habitats de la macrofaune du sol en particulier la litière et ceux situés dans les horizons superficiels du sol, et constitue donc un facteur déterminant de la survie des organismes vivant du sol. De plus, les espèces réagissent différemment au feu et à son intensité, et les plus forts taux de mortalité atteignant souvent 100% ont été enregistrés dans les horizons de surface (Wikars et Schimmel, 2001). Cette mortalité pourrait être directement causée par les flammes ou le matériel à combustion lente; mais certains organismes sont aussi sensibles au gaz ou à la chaleur transférée au sol (Verma et Jayakumar, 2012).

Nos résultats ont indiqué que les Formicidae et les Termitidae sont fortement représentés après le passage du feu. Leur densité est significativement élevée dans l'horizon 5-10 cm comparativement aux autres horizons 0-10 cm et 10-15 cm. Ce groupe d'invertébrés communément appelés «ingénieurs de l'écosystème» (Jones et al., 1994) survivent mieux au feu que les autres invertébrés. Des résultats ont été trouvés en Afrique du Sud et en Australie. En outre, Parr et al. (2004) ont relevé une nette représentativité des Formicidae après le passage du feu en Afrique du Sud. La même observation avait aussi été notée en Australie par certains auteurs (Barrow et al., 2007; Parr et Andersen, 2008). Cette tolérance pourrait être expliquée par le fait que ces organismes vivent dans des nids situés généralement dans des zones peu couverts mais aussi par leur capacité de vivre en profondeur en creusant des

galeries (Lepage, 1974; Underwood et Christian, 2009). Leurs nids servant alors de refuge lors du passage du feu (Decaëns et al., 1994; Gongalskya et al., 2012). DeBano et al.(1998) ont montré que les effets du feu étaient plus prononcés sur les organismes vivant dans la litière. Par contre, ceux qui vivent dans les horizons plus profonds, ou qui ont la capacité de migrer en profondeur lors du passage du feu, survivent mieux (Pryke et Samways, 2012). Les larves ont été totalement éliminées dès le premier passage du feu en 2009. Cela parce que la température du feu a dépassé le seuil de tolérance des larves, c'est-à-dire 63°C (Lyon et al., 1978; Malmström, 2008). Les organismes ont donc été directement tués et leurs œufs détruits par les flammes ou la chaleur. Des variations annuelles dans la structure et la composition de la macrofaune de sol ont également été observées. Ainsi, contrairement à la diminution de la densité observée en 2009, on a observé une augmentation du nombre d'individus et de la densité au cours de la deuxième année de l'expérimentation. Ceci peut être lié à la variabilité inter-annuelle de la pluviosité au cours des deux années d'étude. Des expérimentations conduites en Afrique du Sud sur l'effet des feux répétés sur la macrofaune ont également relevé une augmentation de 31,13% à 51,36% de la population de la macrofaune due au passage répété du feu (Oluwole et al., 2008). De même, Anderson et al. (1989) ont aussi noté une augmentation de la macrofaune du sol. Cet effet positif du feu sur la macrofaune du sol, pourrait être dû au fait que le sol n'a pas atteint les températures assez élevée pour tuer les invertébrés, même si le feu a contribué à réduire la disponibilité de la ressource alimentaire. Toutefois, une légère augmentation de la température du sol et la disponibilité des nutriments (issus des restes des plantes brûlées et leur racines) relevées par d'autres études, pourraient stimuler la prolifération des organismes et le fonctionnement de certains groupes d'animaux qui ont survécu aux flammes (Blair, 1997). De même, certains invertébrés, prédateurs (Geophilidae, les Araneïdae) colonisent les espaces brûlées, attirés par les animaux affaiblis ou blessés (Pryke et Samways, 2012). Ces animaux deviennent des proies faciles pour ces prédateurs.

L'analyse des résultats d'étude a aussi montré que les organismes sont sensibles à l'intensité du feu. Leur densité diminue avec l'augmentation du combustible (CA) bien qu'aucune différence significative n'ait été observée entre les différents

traitements (CN, CA, CR). Cependant, beaucoup d'auteurs avaient rapporté l'effet négatif de l'intensité du feu sur les organismes du sol (DeBano *et al.*, 1998; Gongalskya *et al.*, 2012). Ces auteurs ont indiqué que ces organismes peuvent être piégés dans le sol et la chaleur peut être transférée jusqu'à leur environnement immédiat et entrainer ainsi leur mort (Steward *et al.*,1990) et par conséquent, tuer plus d'animaux. Cette augmentation peut être suffisante pour tuer ou blesser de nombreux animaux (Verma et Jayakumar, 2012).

IV.5.2. Diversité taxonomique de la macrofaune du sol

De façon générale, les résultats ont révélé que la diversité de la macrofaune n'est pas affectée par la quantité du combustible ni par les périodes d'échantillonnage. Ceci est probablement lié au manque de différence significative dans l'intensité du feu (Chapitre 2). En revanche, des variations annuelles de la richesse taxonomique ont été observées, en conformité avec des résultats rapportés dans la littérature (Dawes-Gromadzki, 2007). Ces variations observées entre les années et entre les parcelles brûlées, pourraient s'expliquer par les changements qui peuvent s'opérer dans la richesse taxonomique ou dans la structure de dominance entre les espèces. Les variations dans des paramètres climatiques constituent aussi des facteurs de régulation de la présence des différents groupes d'invertébrés dans les différents horizons du sol. De même, certains auteurs (Ahlgren, 1974; Argyropoulou et al.,1993) ont montré que les réponses de la faune du sol au feu dépendent fortement de la saison, de l'intensité et de la fréquence du feu. Ainsi, pendant la première année de l'étude en 2009, le feu a induit une diminution significative de la diversité de la macrofaune du sol. La plus grande diversité taxonomique a été enregistrée pour les parcelles non brûlées qui ont donc l'indice de Shannon le plus élevé. Ces résultats sont conformes à ceux de Decaëns et al. (1994) qui ont constaté que les parcelles protégées du feu ont une diversité spécifique plus élevée que les parcelles soumises au feu. Castano-Meneses et Palcacios-Vargas (2003) ont rapporté que la baisse de la diversité de la macrofaune est due à la mortalité des organismes dont l'ampleur dépend de l'intensité du feu.

IV.5.3. Les facteurs gouvernants la structure de la communauté de la macrofaune du sol

Les valeurs propres du premier axe de l'ordination DCA (Detrended Correspondence Analysis) étaient considérablement plus élevées avant le passage du feu à la première et la seconde année, indiquant que le gradient lié à la faune a été plus prononcé en absence de feu. La prise en compte des variables environnementales (profondeur de prélèvement du sol et traitement « quantité de combustible » dans l'analyse du CCA (Canonical Correspondence Analysis) a causé la baisse considérable (variant de 30,13% à 63%) des valeurs propres des premiers et seconds axes, indiquant ainsi que le choix de ces variables n'est pas suffisant pour expliquer la variance des données d'espèces. Les résultats de l'étude ont montré que les invertébrés qui sont capables de se déplacer partent en profondeur. Ainsi, les Termitidae et les Formicidae ont été recensés dans les horizons profonds (profondeur 2, profondeur 3) après feu. Ils représentent aussi les individus qui ont le plus survécu au feu, alors que des groupes comme les Tenebrionidae et les Scarabaeidae ont complètement disparu après le passage du feu. Des résultats similaires ont été obtenus dans des études précédentes (Decaëns et al., 1994). Les études de Savadogo et al. (2012) ont montré que le transfert de chaleur baisse avec la profondeur du sol. La faible conductivité thermique à travers le profil du sol peut donc expliquer pourquoi la profondeur est un facteur déterminant. Gongalskya et al. (2012) ont relevé dans leurs travaux que la survie des organismes était plus élevée en profondeur car ils sont moins exposés aux flammes, à la chaleur, et aux gaz issus de la combustion. Cependant, la présence des Geophilidae à la surface du sol (profondeur 1) après le feu, pourrait être due à leur forte mobilité. Cette mobilité explique aussi leur présence dans la parcelle CA (Combustible augmenté). Par conséquent, nous pouvons déduire que les caractéristiques physiques du sol (structure, épaisseur) sont un facteur qui gouverne la distribution et la structure de la macrofaune du sol.

IV.6. Conclusion partielle

Le feu est un phénomène anthropogénique largement répandu en écosystèmes savanicoles. Il influence la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes.

L'objectif de cette étude était d'évaluer l'effet immédiat du feu précoce sur la communauté des invertébrés du sol. Les résultats de cette étude ont montré que la population de la macrofaune a fortement diminué immédiatement après le passage du feu. Les fortes températures atteintes par les feux pourraient expliquer cette diminution de la population des invertébrés. Il ressort également de cette étude que la profondeur du sol est un facteur qui gouverne la structure des invertébrés. Les organismes, principalement les Termitidae, les Formicidae, et les autres groupes mobiles, migrent en profondeur pour échapper aux flammes, à la chaleur et aux gaz issus de la combustion. Cependant, la disponibilité des nutriments dans les zones brûlées pourrait attirer les prédateurs tels que les Araneidae et autres organismes. Cela peut provoquer à long terme dans ces zones, des compétitions pour la nourriture.

Il apparait donc impératif que ne soient en effet recommandés que les feux précoces, en prenant en compte les propriétés du combustible, de sorte à réduire considérablement les effets néfastes des feux sur les horizons superficiels du sol. Les résultats de cette étude peuvent servir de point de départ pour l'évaluation de la capacité de recolonisation par la macrofaune des milieux brûlés.

Chapitre 5

Influence de la variation de la quantité de combustible sur la respiration du sol

Soil respiration response to experimental repeated fire and fuel load treatments in a savanna-woodland of West Africa (Manuscrit)

V.1. Introduction

Les savanes africaines sont fréquemment brûlées (Devineau et al., 1984; Monnier, 1990 ; Jensen et al., 2001). Les feux de brousse perturbent grandement le pool de carbone conduisant ainsi à une libération soudaine du carbone dans l'atmosphère par la combustion de la végétation et de la litière sur le sol (van der Werf et al., 2006). Le dégagement du CO₂ suite à la respiration du sol, a un potentiel dans le climatique réchauffement sensibilité en raison de sa aux conditions environnementales (Lal, 2004). Une meilleure compréhension des mécanismes et la quantification des variations de la respiration en particulier par rapport à des perturbations majeures des écosystèmes est essentielle pour une meilleure gestion de ces potentiels.

Dans les savanes africaines, le feu est un déterminant principal (Devineau et al., 2010); il provoque des perturbations et des changements importants dans les écosystèmes savanicoles (Ilstedt, 2002). Entre 25% à 50% de la zone soudanienne brûle annuellement (Delmas et al., 1991). Ces feux sont principalement dus à des causes anthropiques (Menaut et al., 1991). Le passage régulier du feu, en fonction de son intensité et de sa sévérité, peut avoir des conséquences plus ou moins fortes sur les processus biogéochimiques, physiques et microbiens qui régissent le stockage des nutriments (Neary et al., 1999). Les microorganismes du sol jouent un rôle important dans le cycle des nutriments, mais ils sont extrêmement sensibles aux changements environnementaux (Verma et Jayakumar, 2012). En général, le feu contribue à réduire la respiration microbienne et son ampleur dépend de la sévérité du feu et du laps de temps écoulé après son passage (O'Neill et al., 2002). Parmi la population des microorganismes, les champignons sont les plus sensibles à la chaleur (Dunn et al., 1985). Les travaux de DeBano et al. (1998) ont montré que les feux de forte intensité peuvent réduire de façon significative la biomasse microbienne du sol. Par contre, ceux de Singh (1994) rapportent une augmentation de la biomasse microbienne après le passage du feu, qui peut être due au dépôt de cendre riche en éléments nutritifs, stimulant la croissance microbienne après feu (Christensen, 1973). D'autres études, suggèrent que les réponses de la communauté microbienne au feu sont restreintes seulement aux premiers centimètres du sol (Raison, (1979).

Dans la savane soudanienne boisée, le feu est largement utilisé comme un outil d'aménagement et de gestion (Bellefontaine et al., 2000). Le feu précoce ou prescrit est recommandé par les gestionnaires comme la seule alternative pratique aux feux tardifs souvent inévitables et nuisibles à la biodiversité et à l'entretien de la structure et au fonctionnement des écosystèmes. Le feu peut affecter directement ou indirectement les organismes du sol, et la quantité des nutriments dans les sols de savane et les conséquences sur le sol et ses composants semblent dépendre fortement de l'intensité et du moment du passage du feu (Jensen et al., 2001). Toutefois, malgré la nécessité d'évaluer l'impact de différentes pratiques d'aménagement sur la gestion durable du carbone, peu d'informations existent sur l'effet du feu sur la respiration du sol (Boerner et al., 2000). Dans cette étude, nous analysons la réponse de la respiration du sol aux feux répétés et à la variation de la quantité du combustible dans une savane boisée en Afrique de l'Ouest. Nous émettons l'hypothèse que la variation de la quantité du combustible va influencer l'activité respiratoire des microorganismes. Les objectifs spécifiques sont les suivants: (1) évaluer l'activité respiratoire des microorganismes du sol en réponse à la variation de la quantité du combustible; (2) identifier les éléments nutritifs limitants dans le sol par l'analyse de la cinétique de la respiration microbienne après l'ajout de nutriments (glucose, l'azote et phosphore inorganique).

V.2. Matériel et Méthodes

Cette étude vise à évaluer l'activité respiratoire des microorganismes du sol en réponse à la variation de la quantité du combustible, et à déterminer les nutriments qui sont à la base de la limitation de la respiration microbienne. Des mesures horaires de la respiration du sol ont été effectuées sur les échantillons de sol collectées avant et après le passage du feu en 2009. Seuls les échantillons de l'horizon 0-5 cm des parcelles à feu précoce ont été considérés. Les sols ont d'abord été tamisés à 2000 µm puis les morceaux de racines retirés. Pour chaque échantillon, 10 g de sol ont été humidifiés au 2/3 de la capacité maximale de rétention en eau afin d'optimiser l'activité microbienne (Ilstedt *et al.*, 2000). Les nutriments ont été ajoutés sous forme de poudre et mélangés de façon homogène. Les substrats ajoutés sont les suivants (Tableau XII): glucose (C); Carbone et Azote

(C+N); Carbone et Phosphore (C+P); C+N et une petite dose de P (0,03 mg g⁻¹sol) noté (C+N+ΔP); C+P et une petite dose de N (0,05 mg g⁻¹sol) noté (C+P+ΔN). Les échantillons ont ensuite été incubés à 20°C dans un respiromètre automatique (Respicond IV, photo 2). L'appareil permet une mesure du dégagement de CO₂ des échantillons de sol sur un pas de temps d'une heure. Le CO₂ dégagé est piégé dans une solution de KOH dont le changement de conductivité permet de calculer la quantité de CO₂ piégé. La solution de KOH est renouvelée périodiquement après saturation.

Tableau XII: Quantité de nutriments appliqués par traitement; glucose (C), azote (N) sous forme de (NH4)₂S0₄ mg, phosphore (P) sous forme de KH₂P0₄ mg, et une petite quantité d'azote et de phosphore (Δ N, Δ P, respectivement).

Types de nutriments		Quantité de nutriments ajoutés							
Types de nutilinents	С	C+N	C+P	C+N+∆P	C+P+∆N				
Glucose (g)	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3				
(NH4)2SO4 mg	0	49	0	49	3				
KH ₂ P0 ₄ mg	0	0	7,5	0,5	7,5				

Glucose (C); C+N (Carbone et azote); C+P (Carbone et Phosphore); C+N+ Δ P (Carbone, azote et une petite quantité de phosphore); C+P+ Δ N (Carbone, Phosphore et une petite quantité d'azote)

Analyse des paramètres de la respiration

Le sol a été incubé pendant neuf jours pour stabiliser la vitesse de respiration des microorganismes du sol. La détermination des paramètres se base sur l'hypothèse fondamentale selon laquelle, l'activité respiratoire obéit au modèle illustré par la Figure 17. La respiration du sol a été mesurée toutes les heures. La Respiration Basale (RB) a ensuite été calculée en faisant la moyenne des mesures relevées durant les 40 heures précédant l'application des nutriments (Figure 17). Immédiatement après la phase de la RB, les nutriments indiqués ci-dessus (Tableau XII) ont été apportés et la respiration induite par le substrat (SIR) a été déterminée suivant la méthode décrite par Anderson et Domsch (1978). Le taux de respiration observé 12 heures après l'addition des nutriments (Nlim12 et Plim12) a été considéré comme le taux de respiration maximum induit par l'ajout des nutriments C+N (Nlim12) ou C+P (Plim12) disponibles pour la communauté microbienne (Ilstedt

et al., 2003). La pente considérée comme une mesure de la limitation en N et P, ainsi que la respiration maximum (Rmax), ont été aussi déterminées.

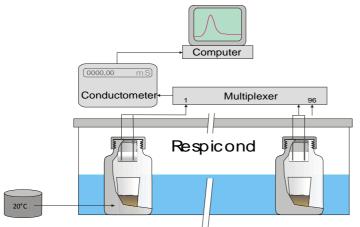


Photo 2: Schéma descriptif des différents composants du Respicond IV (Photo Gnankambary Z., Novembre 2011)



Photo3: Respicond IV (Photo Gnankambary Z., Novembre 2011)



Photo 4: Les récipients contenant le sol dans le Respicond IV (Photo S. Doamba, Octobre 2010



Photo 5: Mise en place des nutriments (Photo S. Doamba, Octobre 2010)

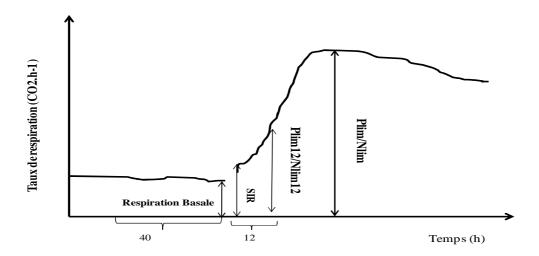


Figure 17: Modèle de la cinétique de la respiration des microorganismes du sol avant et après addition de substrat (Ilstedt *et al.*, 2003). *SIR: respiration induite par le substrat; Nlim12 et Plim12: Le taux de respiration observé 12 heures après l'addition des nutriments (N et P); Nlim et Plim: maximum de respiration induite par le substrat (N et P)*

V.3. Analyses statistiques

Pour examiner l'effet induit par le feu, la quantité du combustible et des additions de nutriments apportés, une analyse de variance a été effectuée en utilisant le modèle linéaire généralisé à l'aide du logiciel SPSS ver.20 (SPSS, Inc., Chicago, IL, 2012). Les données ont été analysées à l'aide du model suivant :

$$Y_{ijk} = \mu + Traitement_i + Nutriment_j + Traitement_i \times Nutriment_j + \varepsilon_{ij}$$
 (3)

Lorsque l'hypothèse de la normalité n'est pas réunie, une transformation appropriée a été effectuée avant l'exécution de l'analyse de variance. Lorsqu'une différence significative est décelée, le test de comparaison de Tukey au seuil de 5% est utilisé par la suite pour des comparaisons multiples.

V.4. Résultats

V.4.1. Effet de la quantité de combustible sur l'activité microbienne

La quantité de CO_2 dégagée pendant la respiration basale est de 5,333±1; 5,566 ± 1,333; 4,633 ± 1,666 µg CO_2 h⁻¹ (g.sol sec), respectivement pour les traitements CR, CN et CA (Tableau XIII). La respiration basale est donc plus faible lorsque la quantité de combustible est élevée. Toutefois, l'analyse statistique ne relève aucune différence significative entre les différents traitements de combustible ($F_{[2,30]}$ =1,497; p=0,255). Les mêmes tendances sont observées pour le taux de respiration moyen. La respiration induite par le substrat a diminué de 76% dans le traitement CA. Cependant, sa valeur est similaire dans les traitements CR et CN. Toutefois, comme pour les paramètres précédents (RB et Rmax), les tests statistiques ne notent aucune différence significative entre les traitements de combustible. Il en est de même pour la pente. Par contre, les résultats montrent que le traitement CA au niveau de la respiration Basale (RB), enregistre la plus faible valeur ($F_{[4.30]}$ = 3,846; p=0,016; η^2 =0,384) en comparaison avec les traitements CR et CN (Tableau XIII).

Tableau XIII: Effet de l'apport des nutriments sur les paramètres de la respiration du sol (RB: Respiration Basale; RM: Respiration Moyenne; SIR: Respiration induite par le Substrat; Plim12/Nlim12: taux de respiration observé 12 heures après l'addition des nutriments; la Rmax: Respiration maximale et la pente) en savane soudanienne au Burkina Faso

Traitement	RB	RM	SIR	Plim12/Nlim12	Pente	Rmax
CR	5,33±1a	13,67±4,63a	3,07±1a	2,73±1ab	0,33±0,26a	0,6±0,5a
CN	5,57±1,33a	14,83±1,33a	3±1a	3±0,43b	0,33±0,23a	0,67±0,667a
CA	4,63±1,67a	17,33±9,90a	2,33±0,67a	2,33±0,33a	0,33±0,26a	0,43±0,67a

CR: Combustible réduit; CN: Combustible normal; CA: Combustible augmenté. Les moyennes affectées d'une même lettre sur une même colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% selon le test de Tukey.

V.4.2. Réponse de la communauté microbienne à l'apport de nutriment

D'une manière générale, les résultats montrent que l'ajout des nutriments CN et $CN\Delta P$ a provoqué une augmentation de la respiration basale (RB), de la Respiration moyenne (RM), de la Respiration Induite par le Substrat (SIR) et du taux de respiration maximum (Rmax) (Tableau XIV). Cette augmentation est presque le double entre $CN\Delta P$ et CP pour le paramètre RM. Les analyses statistiques révèlent des différences significatives pour le taux de Respiration Moyenne (RM) ($F_{[4.23]=}2,921$; p=0,04; $\eta^2=0,371$); la pente ($F_{[4.23]=}40,521$; p=0,0001; $\eta^2=0,872$) et la Respiration maximale Rmax ($F_{[4.23]=}4,683$; p=0,007; $\eta^2=0,461$). Par contre, les paramètres SIR et Plim12/Nlim12, le taux de respiration après l'ajout des nutriments CN et $CN\Delta P$ sont faibles en comparaison avec les autres nutriments C, CP, $CP\Delta N$.

Tableau XIV: Effet de la quantité du combustible sur les paramètres de la respiration du sol (RB: Respiration Basale; RM: Respiration Moyenne; SIR: Respiration induite par le Substrat; Plim12/Nlim12, la pente et la Rmax: Respiration maximale) en savane soudanienne au Burkina Faso

Traitements	RB	RM	SIR	Plim12/Nlim12	Pente	Rmax
С	5,6±0,733a	12,267±1,4ab	2,43±0,36a	2,97±0,29a	0,067±0,03a	0,23±0,073a
CN	6,06±0,466a	16,1±1,9ab	2.09±0,41a	2±0,23a	0,267±0,1b	0,67±0,23ab
CN∆P	4,8±0,466a	21,43±4,6a	1,55±0,21a	2,13±0,14a	0,73±0,13c	1,14±0,27c
CP	4,13±0,5a	8,83±2,166b	0,21±0,053a	2,9±0,05a	0,07±0,06a	0,17±0,03a
CP∆N	5±0,67a	15,87±0,104ab	2,33±0,38a	2,9±0,06a	0,4±0,13b	0,50±0,13b

CR: Combustible réduit; CN: Combustible normal; CA: Combustible augmenté. Les moyennes affectées d'une même lettre sur une même colonne ne sont pas significativement différentes au seuil de 5% selon le test de Tukey.

V.4.3. Discussion

D'une façon générale, la respiration basale, celle induite par le substrat, la pente et le taux de respiration (Max) n'ont pas varié significativement en fonction des traitements du combustible. En revanche, le taux de respiration observé 12 heures après l'addition des nutriments (Nlim12 et Plim12) est significativement différent en fonction des traitements. Les quantités de CO₂ induites sont faibles dans les

traitements CA (combustible augmenté) et CN (combustible normal) par rapport au traitement CR (combustible réduit). L'augmentation de la température du feu par l'ajout supplémentaire de combustible, semble influencer négativement la réaction des microorganismes. Des études précédentes réalisées in situ ont rapporté une diminution de la capacité respiratoire du sol après le passage du feu en savane soudanienne (Savadogo et al., 2012). Luizao et al. (1992) ont aussi relevé dans leurs travaux en forêt tropicale humide, une baisse de l'activité microbienne après le passage du feu. Dans le même sens, Mäkelä et Hermunen (2007) ont observé une diminution de la respiration basale de 62,5% à 82,6% respectivement dans les horizons 0-5 cm et 5-10 cm. La diminution de la population microbienne et des substrats carbonés suite à l'augmentation de la température du feu, pourrait expliquer la diminution de la respiration des organismes du sol. En effet, les microorganismes sont extrêmement sensibles aux perturbations dues au feu et ne survivent pas à des températures comprises entre 36-40°C (Malmström, 2008). L'effet immédiat du feu sur les microorganismes serait la réduction de leur biomasse (Verma et Jayakumar, 2012) et une diminution probable de l'activité respiratoire du sol.

Les résultats montrent que les nutriments ajoutés influencent la respiration moyenne, le taux de respiration et la pente. Les valeurs de ces paramètres ont significativement augmenté après l'ajout de C+N et CN+ Δ P. L'apport d'une quantité infime de Phosphore (Δ P) a eu un effet plus stimulant sur la respiration moyenne du sol que l'apport de la même quantité de N (Δ N). Cet effet stimulant est également observé pour la Respiration maximum (Rmax) et la pente. Nous pouvons déduire que les sols du site d'étude sont déficients en azote et en phosphore. Ces éléments constituent aussi des facteurs limitant à l'activité microbienne des sols. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus en Ethiopie par Teklay *et al.*(2006) et en Malaysie par Ilstedt et Singh, (2005).

V.5. Conclusion partielle

Cette étude avait pour objectif d'appréhender l'effet du feu sur la respiration microbienne mais aussi de déterminer les nutriments déficients dans le sol. Les résultats ont montré que la variation de la quantité de combustible et parallèlement

de l'intensité du feu, n'a pas induit d'effet significatif sur la respiration du sol. L'apport des nutriments confirme la déficience des sols en azote et en phosphore. En Afrique de l'Ouest, la plupart des sols se distinguent généralement par une mauvaise stabilité structurale des horizons superficiels, leur faible teneur en argile, en matière organique notamment en phosphore et en azote. Toutefois, les résultats de cette étude montrent que contrairement à ce qui est généralement admis, les feux de brousse ne sont toujours pas un facteur de dégradation des sols.

Conclusion générale et recommandations

Cette étude s'inscrit dans le cadre général de la compréhension des effets du feu sur le fonctionnement des savanes. Elle s'est en particulier focalisée sur les modifications induites par le feu sur la dynamique de la matière organique et les propriétés biologiques du sol en savane tropicale. Les résultats ont montré que les feux tardifs sont plus nocifs que les feux précoces. Dans le court terme, le feu précoce n'entraîne pas une modification des propriétés chimiques du sol. Par contre, les paramètres chimiques tels que l'azote, le carbone et le phosphore total diminuent significativement en fonction de la quantité du combustible et pendant les feux tardifs. Par conséquent, nous pouvons déduire que les modifications observées dans les propriétés du sol, sont plus dues à la période d'application ou saison du feu qu'à la quantité du combustible présente au moment du feu.

L'étude a également montré que le feu entraîne une diminution de la population de la macrofaune du sol et que la capacité de survie au feu, ou de recolonisation du milieu après le feu, dépend de la capacité de la macrofaune à se mouvoir dans le sol. La profondeur de prélèvement est ainsi un facteur important qui gouverne la structure de la macrofaune du sol. Les organismes couramment appelés « ingénieurs du sol » et vivant généralement en profondeur, et ceux mobiles, ont pu échapper aux flammes destructrices et à la chaleur du feu. Dans les écosystèmes de savanes, la structure de la macrofaune du sol à un instant donné, est la résultante de facteurs liés au feu (intensité, saisonnalité) et aux paramètres physiques du sol (structure, teneur en eau). Mais la macrofaune du sol n'est pas la seule composante vivante affectée par le feu. Les microorganismes le sont également. Leur activité est fortement contrainte par la charge du combustible et par

les faibles teneurs du sol en azote et phosphore. En plus de ces résultats, des corrélations ont été observées entre l'intensité du feu, l'humidité de l'air et du combustible. Il a également été mis en évidence une relation étroite (corrélation négative) entre le recouvrement ligneux et la vitesse de progression du feu. Ainsi, le modèle empirique sur le comportement du feu que nous proposons dans cette étude, peut servir de base pour la gestion des feux dans les écosystèmes similaires.

Au regard de ces résultats, le feu n'a certes pas d'effets significatifs sur les propriétés chimiques et physiques dans le court terme, mais il agit négativement sur la population de la faune et sur l'activité microbienne du sol. Cependant, son action peut être de courte durée comme l'ont observé certaines études. En revanche, comparé au feu tardif, le feu précoce reconnu par bon nombre d'auteurs en Afrique de l'Ouest et sous d'autres tropiques comme ayant déjà moins d'effets néfastes sur la végétation, semble être une bonne option d'aménagement des savanes comparé à la protection intégrale qui reste une solution utopique. Cependant, la prudence reste de rigueur d'autant plus que l'étude sur l'effet du feu sur la biologie du sol n'a pas pu couvrir les trois années comme l'ont été les études sur les propriétés chimiques du sol. Ce qui nous amène ainsi, à formuler quelques perspectives.

Cette étude a permis d'élucider certains effets du feu sur les propriétés physicochimiques et biologiques du sol. Cependant, des études devraient être poursuivies dans le long terme afin de pourvoir tirer des conclusions assez conséquentes qui pourraient compléter celles déjà existantes sur la végétation. Il serait alors possible de mieux appréhender les effets des feux de brousse sur le fonctionnement des savanes. Avec l'augmentation prévue de la température, et la diminution des précipitations du fait du changement de climat en région de savane Ouest africaine, la diffusion et l'intensité des feux de brousse sont susceptibles d'augmenter et d'entraîner de rapides changements structuraux et fonctionnels de ces écosystèmes. Par conséquent, une étude sur les impacts des changements climatiques sur l'intensité des feux de brousse devrait être menée. Cette étude pourrait être complétée par celle sur l'évaluation et la quantification des gaz libérés lors des feux de brousse et qui contribuent à l'effet de serre.

Références bibliographiques

- Abbadie, L., 1984. Evolution saisonnière du stock d'azote dans la strate herbacée d'une savane soumise au feu en Côte d'Ivoire. *Acta Oecol. Oecol. Plant* 5, 321-335.
- Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., Lepage, M., 2006. Lamto: structure, unctioning and dynamics of a savanna ecosystem. *Ecological studies* Springer-Verlag, New York, p. 415.
- AFNOR, 1999. Détermination du pH. (Association Française de Normalisation) NF ISO103 90, AFNOR Qualité des sols, Paris, pp. 339-348.
- Ahlgren, I.F., 1974. The effect of fire on soil organisms, Fire and Ecosystem. *T.T. Kozlowski and C.E. Ahlgren, Academic Press, New York, pp. 47-72.*
- Amato, M., Ladd, J.N., 1992. Decomposition of 14C-labelled glucose and legume material in soils: properties influencing the accumulation of organic residue C and microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemestry* 24, 455-464.
- Anderson, J.M., Ingram, J., 1993. *Tropical soil biology and fertility (T.S.B.F.): a handbook of methods*. 2nd édition. CAB, Oxford.
- Anderson, J.P.E., Domsch, K.H., 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biology and Biochemistry 10, 215-221.*
- Anderson, R.C.T., Leah, A., Dhillion, S., 1989. Numbers and biomass of selected insect groups on burned and unburned sand prairie. *American Midland Naturalist* 122, 151-162.
- Andersson, M., Michelsen, A., Jensen, M.,A.,K., 2004. Tropical savannah woodland: effects of experimental fire on soil microorganisms and soil emissions of carbon dioxide. *Soil Biology and Biochemistry 36, 849-858*.
- Archibald, S., Roy, D.P., Van Wilgen, B.W., Scholes, R., 2009. What limits fire? An examination of drivers of burnt area in Southern Africa. *Global Change Biology* 15, 613–630.
- Archibald, S., Staver, A.C., Levin, S.A., 2012. Evolution of human-driven fire regimes in Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, pp. 847–852.*

- Aref, I.M., Atta, H.A., Ghamade, A.R., 2011. Effect of forest fires on tree diversity and some soil properties. *International Journal of Agriculture and Biology 13, 659-664.*
- Argyropoulou, M.D., Asikidis, G.D., Stamou, G.P., 1993. Colonization patterns of decomposing litter in a maquis ecosystem. *European Journal of Soil Biology* 29, 183-191.
- Aubréville, A.M.A., 2013. The disappearance of the tropical forests of Africa. *Fire Ecology 9, 13.*
- Aubreville, A., 1953. Les expériences de reconstitution de la savane boisée en Côte d'Ivoire *Bois et Forêt des Tropiques 32*.
- Axelsson, C., 2003. The isolated effects by fire on the soil organic matter in the savanna woodlands of Burkina Faso, Department of Forest Ecology. Swedish University of Agricultural Sciences, p. 27.
- Bachelier, G., 1978. La faune des sols, son écologie et son action. *ORSTOM Bondy, Documents techniques*, p. 391p.
- Badía-Villas, D., José, A., González-Pérez, J.A., Aznar, J.M., Arjona-Gracia, B., Martí-Dalmau, C., 2014. Changes in water repellency, aggregation and organic matter of a mollic horizon burned in laboratory: Soil depth affected by fire. *Geoderma 213, 400–407*.
- Badía, D., Martí, C., 2003. Plant ash and heat intensity effects on chemical and physical properties of two contrasting soils. *Arid Land Res. Manage.* 17, 23–41.
- Badia, D., Marti, C., Aguirre, A.J., Aznar, J.M., Gonzalez-Pérez, J.M., De la Rosa, J.M., Leon, J., Ibarra, P., Echeverria, T., 2014. Wildfire effects on nutrients and organic carbon of a Rendzic Phaeozem in NE Spain: Changes at cm-scale topsoil. *Catena 113, 267–275.*
- Baize, D., 2000. Guide des analyses en pédologie. Edit. INRA.
- Barrow, L., Parr, C.L., Kohen, J.L., 2007. Habitat type influences fire resilience of ant assemblages in the semi-arid tropics of Northern Australia. *J. Arid Environ.* 69, 80-95.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. A geographical perspective on germination ecology: Tropical and subtropical zones. *Seeds: Ecology, biogeography and*

- evolution of dormancy and germination. Academic Press, London, United Kingdom, pp. 239-329.
- Bellefontaine, R., Gaston, A., Petrucci, Y., 2000. Management of natural forests of dry tropical zones. *Conservation guide Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy, p. 318.*
- Belsky, J.A., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3, 187-200.
- Bento-Gonçalves, A., Vieira, A., Úbeda, X., Martin, D., 2012. Fire and soils: Key concepts and recent advances. *Geoderma 191, 3–13*.
- Bird, M.I., Veenendaal, E.M., Moyo, C., Lloyd, J., Frost, P., 2000. Effect of fire and soil texture on soil carbon in a sub-humid savanna (Matopos, Zimbabwe). *Geoderma 94*, 71–90.
- Blair, J.M., 1997. Fire, N availability and plant response in grasslands: a test of the transient maxima hypothesis. *Ecol.* 78, 2359–2368.
- Boerner, R.E.J., Sutherland, E.K., Morris, S.J., Hutchinson, T.F., 2000. Spatial variations in N mineralization and nitrification following prescribed burning. *Landsc. Ecol.* 15, 425–439.
- Bond, W., Parr, C., 2010. Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biol. Conserv.* 143, 2395–2404.
- Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution 20, 387-394.*
- Bond, W.J., Van Wilgen, B.W., 1996. *Fire and plant*. Chapman and Hall, London.United Kingdom. 263 p.
- Braun-Blanquet, J., 1932. *Plant sociology*. The study of plant communities. . Translated by G.D. Fuller and H. S. Conard], Trans of 1rst ed. of Pflanzensoziologie [1928]. McGraw-, Hill, New york and London,.
- Bray, R.H., Kurtz, L.T., 1945. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59, 39–45.
- Briggs, J.M., Knapp, A.K., 1995. Interannual variability in primary production in tallgrass prairie climate, soil-moisture, topographic position, and fire as determinants of aboveground biomass. *Am. J. Bot.* 82, 1024-1030.

- Brookman-Amissah , J., Hall, J.B., Swaine, D., Attakorah, I.Y., 1980. A reassessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. *Journal of Applied Ecology* 17, 85-99.
- Buddle, C.M., Langor, D.W., Pohl, G.R., Spence, J.R., 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbances in forest management. *Biological Conservation* 128, 346-357.
- BUNASOLs, 1985. Etude pédologique de la forêt classée de Dindéresso, province du Houet, échelle 1120000. Rapport BUNASOL
- Byram, G.M., 1959. Combustion of forest fuels. *In Forest Fire Control and Use. Ed. K. P. Davis, McGraw-Hill, New York, pp. 61–89.*
- Cade-Menun, B.J., Berch, S.M., Lavkulich, L.M., 2000. Phosphorus forms and related soil chemistry of Podzolic soils on northern Vancouver Island. II. The effect of clear-cutting and burning. *Can J For Res.* 30, 1726-1741.
- Cairney, J.W.G., Bastias, B.A., 2007. Influence of fire on forest soil fungal communities. *Can. J. Forest Res.* 37, 207–215.
- Carlson, D.J., Reich, P.B., Frelich, L.E., 2011. Fine-scale heterogeneity in overstory composition contributes to heterogeneity of wildfire severity in southern borealforest. *J. Forest Res.* 16, 203–214.
- Cary, G.J., Keane, R.E., Gardner, R.H., Lavorel, S., Flannigan, M.D., Davies, I.D., Li, C., Lenihan, J.M., Rupp, T.S., Mouillot, F., 2006. Comparison of the sensitivity of landscape-fire-succession models to variation in terrain, fuel pattern, climate and weather. *Landscape Ecol.* 21, 121–137.
- Castano-Meneses, G., Palacios-Vargas, J.G., 2003. Effects of fire and agricultural practices on neotropical ant communities. *Biodiversity and Conservation* 12, 1913–1919.
- Certini, G., 2005. Effect of fire on properties of soil A review. Oecologia 143, 1-10.
- Certini, G., Nocentini, C., Knicker, H., Arfaioli, P., Rumpel, C., 2011. Wildfire effects on soil organic matter quantity and quality in two fire-prone Mediterranean pine forests. *Geoderma* 167-168, 148-155.
- César, J., 1991. Typologie, diagnostic et évaluation de la production fourragère des formations pastorales en Afrique tropicale. *Fourrages 128, 423-442*.

- Chaussod, R., Nicolardot, B., Catroux, G., 1986. Mesure en routine de la biomasse microbienne des sols par la méthode de fumigation au chloroforme. *Sci. Sol.*, 2, 201-211.
- Cheney, N.P., 1981. Fire behaviour. Canberra.
- Cheney, N.P., Gouldl, J.S., Catchpole, W.R., 1993. The influence of fuel, weather and fire shape variables on fire-spread in grasslands. *International Journal of Wildland Fire* 3, 31 44.
- Cheney, N.P., Sullivan, A., 1997. Grassfires: fuel, weather and fire behaviour, Collingwood.
- Cheney, P., Sullivan, A., 2008. Grassfires, fuel, weather and fire behaviour. 2 nd edn. (CSIRO Publishing: Melbourne).
- Christensen, N.L., 1973. Fire and the nitrogen cycle in California chaparral. *Science* 250 181, 66-68.
- Christensen, N.L., 1994. The effect of fire on physical and chemical properties of soil in Mediterranean-climate shrublands. In J. M. Moreno and W. C. Oechel, editors. The role of fire in Mediterranean-type ecosystems. Springer-Verlag, New York, New York, USA., 79-95.
- Cochrane, M.A., Ryan, K.C., 2009. *Fire and fire ecology: Concepts and principles.*Springer Berlin Heidelberg, New York.
- Cohen, J., 1988. Statistical power analysis for the behavioral sciences. Lawrence Erlbaum, Hillsdale New Jersey.
- Coleman, D.C., Anderson, R.V., Cole, C.V., Elliott, E.T., Woods, L., Campion, M.K., 1978. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics. IV. Flows of metabolic and biomass carbon. *Microb. Ecol.*, 4, 373-380.
- Collett, N.G., Neumann, F.G., 1995 Effects of two spring prescribed fires on epigeal Coleoptera in dry sclerophyll eucalypt forest in Victoria, Australia. *Forest Ecologya and Management* 76, 69-85.
- Covington, W.W., Sackett, S.S., 1992. Soil mineral nitrogen changes following prescribed burning in ponderosa pine. *Forest Ecol. Manage.* 54, 175-191.
- Crawley, M.J., 2007 The R book. John Wiley & Sons, England.

- Dawes-Gromadzki, T.Z., 2007. Short-term effects of low intensity fire on soil macroinvertebrate assemblages in different vegetation patch types in an Australian tropical savanna. *Austral Ecology* 32, 663–668.
- Dayamba, S.D., 2010. Fire, plant-derived smoke and grazing effects on regeneration, productivity and diversity of the sudanian savanna-woodland ecosystem, PhD thesis, N°2010: 65, Swedish university of agricultural sciences, Uppsala, 73 p.
- Dayamba, S.D., Sawadogo, L., Tigabu, M., Savadogo, P., Zida, D., Tiveau, D., Oden, P.C., 2010. Effects of aqueous smoke solutions and heat on seed germination of herbaceous species of the Sudanian savanna-woodland in Burkina Faso. *Flora* 205, 319-325.
- Dayamba, S.D., Tigabu, M., Sawadogo, L., Oden, P.C., 2008. Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecology and Management* 256, 462-470.
- DeBano, L.F., 1990. The effect of forest fire on soil properties. Symposiam on Management and Productivity of Western-Montane Forest Soil. Boise, ID, USA, pp. 151-156.
- DeBano, L.F., Conrad, C.E., 1978. The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. *Ecol.* 59, 489–497.
- DeBano, L.F., Neary, D.G., 2005. Effects of fire on soil. In:, *Wildland Fire in Ecosystems: Effects of Fire on Soil and Water.* Eds DG Neary, K.R., LF DeBano (Ed.) USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, General Technical Report RMRS-GTR, pp. 21-92.
- DeBano, L.F., Neary, D.G., Ffolliott, P.F., 1998. Fire's effects on ecosystems. John Wiley & Sons Inc. New York. USA, pp. 333.
- Decaëns, T., Jimenez, J.J., Barros, E., Chauvel, A., Blanchart, E., Fragoso, C., Lavelle, P., 2004. Soil macrofaunal communities in permanent pastures derived from tropical forest or savanna. *Agriculture Ecosystems* & *Environment* 103, 301-312.

- Decaëns, T., Lavelle, P., Jiineiiez Jaen, J.J., Escobar, G., Rippstein, G., 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.* 30, 157-168.
- Decaëns, T., Lavelle, P., Jimenez, J.J.J., Escobar, G., Rippstein, G., 1994. Impact of land management on soil mcrofauna in the Oriental Lianos of Colombia. *European Journal of Soil Biology* 30, 157-168.
- Delmas, R.A., Loudjani, P., Podaire, A., Menaut, J.C., 1991. Biomass burning in Africa: an assessment of annually burned biomass. In: *Global Biomass Burning. Atmospheric. Climatic and Biospheric Implications*. Levine, S.J. (Ed.), The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 126–132.
- Delvare, G., Aberlenc, H., 1999. Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale, Imprimerie caballery-58500 Clamecy, France.
- Dembélé, F., Masse, D., Yossi, H., 1997. Effect of bushfire management on weed dynamics and soil quality on short fallows in the sudanian zone of Mali. *In:* Floret, C. (Ed.) ORSTOM, Dakar/Sénégal.
- Demoling, F., Figueroa, D., Baath, E., 2007. Comparison of factors limiting bacterial growth in different soils. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 2485–2495.
- Deprince, A., 2003. La faune du sol: diversité, méthodes d'étude, fonctions et perspectives. *Le courrier de l'environnement 49. pp 123-138.*
- Devineau, J., 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.*
- Devineau, J.L., Fournier, A., Nignan, S., 2010. Savanna fire regimes assessment with MODIS fire-data: their relations with land cover and plant species distribution in western Burkina Faso (West-Africa). *Journal of Arid Environments* 74, 1092-1101.
- Diaz-Fierros, F., Benito, E., Vega, J.A., Castelao, A., Soto, B., Perez, R., Taboada, T., 1990. Solute loss and soil erosion in burned soil from Galicia (NW Spain). In: Goldamer, J.G., Jenkins, M.J. (Eds.), Fire in Ecosystem Dynamics: Mediterranean and Northern Perspective, SPB Academic Publishing, The Hague, 103–116.

- Dolidon, H., 2005. L'espace des feux en Afrique de l'Ouest. L'analyse spatiotemporelle d'un phénomène d'interface nature/société. Université de Caen/Basse-Normandie, p. 414.
- Dolidon, H., 2007. La multiplicité des échelles dans l'analyse d'un phénomène d'interface nature/société. L'exemple des feux de brousse en Afrique de l'ouest Cybergeo: *Revue européenne de géographie* 363.
- Driessen, P., Deckers, J., Spaargaren, O., 2001. *Lecture notes on the major soils of the world.* FAO World Soil Resources Reports-94. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.334p.
- Dunn, P.H., Barro, S.C., Poth, M., 1985. Soil moisture affects survival of microorganisms in heated chaparral soil. *Soil Biology & Biochemistry 17, 143–148.*
- Elberse, W.T., Breman, H., 1990. Germination and establishment of Sahalian rangeland species. II Effects of water availability. *Oecologia* 85, 32-40.
- Ellair, D.P., Platt, W.J., 2013. Fuel composition influences fire characteristics and understorey hardwoods in pine savanna. *Journal of Ecology 101, 192–201.*
- Feller, C., 1979. Une méthode de fractionnement granulométrique de la matière organique des sols: application aux sols tropicaux, à textures grossières, très pauvres en humus. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol. 17, 339-346.*
- Fernandez, I., Cabaneiro, A., Carballas, T., 1997. Organic matter changes immediately after a wilfire in an Atlantic forest soil and comparison with laboratory soil heating. *Soil Biol. Biochem.* 29, 1-11.
- Flannigan, M., Cantin, A.S., de Groot, W.J., Wotton, M., Newbery, A., Gowman, L.M., 2013. Global wildland fire season severity in the 21st century. *Forest Ecology and Management 294, 54–61.*
- Flannigan, M.D., Krawchuk, M.A., de Groot, W.J., Wotton, B.M., Gowman, L.M., 2009a. Global wildland fire and climate change. *Int. J. Wildland Fire 18, 483–507.*
- Flannigan, M.D., Logan, K.A., Amiro, B.D., Skinner, W.R., Stocks, B.J., 2005. Future area burned in Canada. *Climatic Change 72, 1–16.*
- Fontès, J., Guinko, S., 1995. *Carte de la végétation et de l'occupation du sol du Burkina Faso*. Ministère de la Coopération Française: projet campus (88 313 101). 67pp.

- Foord, S.H., Ferguson, J.W.H., van Jaarsveld, A.S., 2003. Coleopteran assemblages in afromontane grassland reflect finescale variation in vegetation. *Environmental Entomology 32, 797–806.*
- Frost, P., Menaut, J.C., Walker, B., Medina, E., Solbrig, O.T., Swift, M., 1986.
 Responses of savannas to stress and disturbances. A proposal for a collaborative programme of research. In *IUBS-UNESCO-MAB*, *Biology International (special issue)* 10, p. 82p.
- Frost, P.G.H., Robertson, F., 1985. The ecological effects of fire in savannas.

 Oxford, The International Union of Biological Sciences, *IUBS Monograph Series, Harare, Zimbabwe.pp. 93-140*.
- Frost, P.G.H., Robertson, F., 1987. The ecological effects of fire in savannas. *Determinants of tropical savannas*, IRL Press Ed. Ed. BH Walker, Oxford, pp. 93-140.
- Furley, P.A., Rees, R.M., Ryan, C.M., Saiz, G., 2008. Savanna burning and the assessment of long-term fire experiments with particular reference to Zimbabwe. *Progress in Physical Geography 32*, 611-634.
- Garcia-Oliva, F., Sanford, R.L.J., Kelly, E., 1999. Effect of burning of tropical deciduous forest soil in Mexico on the microbial degradation of organic matter. *Plant Soil 206, 29–36.*
- 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., and Lepage, M. eds. (Ed.), *Lamto: structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem*. Springer-Verlag, New York, pp. 335-364.
- Gignoux, J., Clobert, J., Menaut, J.C., 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia 110, 576-583*.
- Gillon, D., 1983. The fire problem in tropical savannas, Amsterdam: Elsevier.
- Gillon, D., 1990. Les effets des feux sur la richesse en éléments minéraux et sur l'activité biologique du sol. *Rev. For.fr. 42, 295-302.*
- Gimeno-Garcia, A.V., Rubio, J.L., 2004. Spatial patterns of soil temperatures during experimental fires. *Geoderma 118, 17-38.*
- Gimeno-Garcia, E., Andreu, V., Rubio, J.L., 2000. Changes in organic matter, nitrogen, phosphorus and cations as a result of fire and water erosion in a Mediterranean landscape. *Eur. J. Soil Sci. 51, 201-210.*

- Giovannini, G., 2012. Fire in agricultural and forestall ecosystem: The effects on soil. Edizioni ETS, Pisa, Italy.
- Giovannini, G., Lucchesi, S., Giachetti, M., 1990. Effect of heating on some chemical parameters related to soil fertility and plant growth. *Soil Sci. Soc. 149, 344–350.*
- Giovannini, G., Vallejo, R., Lucchesi, S., Bautista, S., Ciompi, S., Llovet, J., 2001. Effects of land use and eventual fire on soil erodibility in dry Mediterranean conditions. *Forest Ecology and Management 147, 15-23.*
- Gobat, J.M., Aragno, M., Mathey, W., 1998. *Le sol vivant: bases de pédologie et de biologie des sols*. Coll. Gérer l'environnement. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, 523p.
- Gongalskya, K.B., Malmströmb, A., Zaitseva, A.S., Shakhaba, S.V., Bengtssonb, J., Persson, T., 2012. Do burned areas recover from inside? An experiment with soil fauna in a heterogeneous landscape. *Applied Soil Ecology 59*, *73*–*86*.
- Gonzalez-Perez, J., Gonzalez-Vila, F., Almendros, G., Knicker, H., 2004. The effect of fire on soil organic matter a review. *Environment International 30, 855-870.*
- Govender, N., Trollope, W.S.W., Van Wilgen, B.W., 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology 43, 748–758.*
- Groen, T.A., van Langevelde, F., Claudius, A.D.M., van de Vijver, C.A.D.M., Govender, N., Prins, H.H.T., 2008. Soil clay content and fire frequency affect clustering in trees in South African savannas. *Journal of Tropical Ecology 24, 269-279.*
- Guiguindibaye, M., Belem, M.O., Boussim, J.I., 2013. Caractéristiques des feux dans un incendie en savane soudanienne au Tchad. *International Journal of Biological and Chemical Sciences 7, 1147-1156.*
- Hernandez, T., Garcia, C., Reinhardt, I., 1997. Short-term effect of wildfire on the chemical, biochemical and microbiological properties of Mediterranean pine forest soils. *Biol. Fertil. Soil 25, 109–116.*
- Hewitt, J.E., Thrush, S.E., Cummings, V.J., 2001. Assessing environmental impacts: Effects of spatial and temporal variability at likely impact scales. *Ecological Applications* 11, 1502-1516.

- Hiernaux, P., Bielders, C.L., Valentin, C., Bationo, A., Fernandez-Rivera, S., 1999. Effects of livestock grazing on physical and chemical properties of sandy soils in sahelian rangelands. *Journal of Arid Environments* 41, 231-245.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., February, E.C., Bronn, A., 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* 88, 1119–1125.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., Trollope, W.S.W., 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology 88, 213-229.*
- Higgins, S.I., Bond, W.J., Trollope, W.S.W., Williams, R.J., 2008. Physically motivated empirical models for the spread and intensity of grass fires. *International Journal of Wildland Fire 17, 595–601.*
- Hillel, D., 2004. *Introduction to environmental soil physics*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
- Holdo, R.M., 2005. Stem mortality following fire in Ka- lahri sand vegetation: Effects of frost, prior damage, and tree neighbourhoods. *Plant Ecology 180, 77-86.*
- Hutchinson, T.F., Long, R.D., Sutherland, E.K., 2008. Fire history and the establishment of oaks and maples in second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 1184-1198.
- Ilstedt, U., 2002. Soil degradation and rehabilitation in humid tropical forests (Sabah, Malaysia). Department of Forest Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences Umeå.
- Ilstedt, U., Giesler, R., Nordgren, A., Malmer, A., 2003. Changes in soil chemical and microbial properties after a wildfire in a tropical rainforest in Sabah, Malaysia. *Soil Biol. Biochem.* 35, 1071-1078.
- Ilstedt, U., Nordgren, A., Malmer, A., 2000. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical acrisols and a boreal mor layer. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1591–1599.
- Ilstedt, U., Singh, S., 2005. Nitrogen and phosphorus limitations of microbial respiration in tropical phosphorus-fixing acrisol (ultisols) compared with organic compost. *Soil Biology & Biochemistry 37, 1407–1410.*
- Jain, T., Pilliod, D., Graham, R., 2004. Tongue-tied. Wildfire 4, 22-36.

- Jain, T.B., Gould, W.A., Graham, R.T., 2008. A soil burn severity index for understanding soil-fire relations in tropical forests. *A Journal of the Human Environment* 37, 563-568.
- Jensen, M., Michelsen, A., Gashaw, M., 2001. Responses in plant, soil inorganic and microbial nutrient pools to experimental fire, ash and biomass addition in a woodland savanna. *Oecologia* 128, 85-93.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos 6913, 373-386*.
- Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlo, J., Lavelle, P., Lepage, M., 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32, 153–164.
- Kambou, J.B., Poussi, M., 1997. Répertoire sur les feux de brousse au Burkina Faso. Banque mondiale.
- Kaye, I.P., Hart, S.C., 1998. Ecological restoration alters N transformations in ponderosa pine-bunchgrass ecosystem. *Ecological Applications* 8, 1052-1060.
- Keeley, J.E., 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire 18, 116–126*.
- Keeley, J.E., Bond, W.J., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., Rundel, P.W., 2012. *Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology.* Cambridge University Press.
- Keeney, D.R., Nelson, D.W., 1982. Nitrogen-inorganic forms. Methods of Soil Analysis, Part 2. *Chemical and Microbiological Properties*. ASA-SSSA. Madison, WI, USA, pp. 643-700.
- Ketterings, Q.M., Bigham, J.M., 2000. Soil color as an indicator of slash-and-burn fire severity and soil fertility in Sumatra, Indonesia. *Soil Science Society of American Journal 64, 1826–1833.*
- Keya, G.A., 1998. Herbaceous layer production and utilization by herbivores under different ecological conditions in an arid savanna of Kenya. *Agr. Ecosyst. Environ* 69, 55–67.
- Knicker, H., 2007. How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? *A review Biogeochemistry 85, 95-118.*

- Knicker, H., González-Vila, F.J., González-Vázquez, R., 2013. Biodegradability of organic matter in fire-affected mineral soils of Southern Spain. *Soil Biology & Biochemistry 56*, *31-39*.
- Knicker, H., Gonzalez-Vila, F.J., Polvillo, O., Gonzalez, J.A., Almendros, G., 2005.
 Fire-induced transformation of C- and N-forms in different organic soil fractions from a Dystric Cambisol under a Mediterranean pine forest (Pinus pinaster). Soil Biology and Biochemistry 37, 701–718.
- Konaté, S., Le Roux, X., Verdier, B., Lepage, M., 2003. Effect of underground fungus-growing termites on carbon dioxide emission at the point- and landscape-scales in an African savanna. *Functional Ecology 17, 305–314.*
- Kutiel, P., Inbar, M., 1993. Fire impacts on soil nutrients and soil erosion in a Mediterranean pine forest plantation. *Catena 20, 1-2, 129–139.*
- Laclau, J.P., Sama-Poumba, W., Nzila, J.D., Bouillet, J.P., Ranger, J., 2002. Biomass and nutrient dynamics in a littoral savanna subjected to annual fires in Congo. *Acta Oecologica 23, 41-50.*
- Lal, R., 2004. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science 304, 1623–1627*.
- Landmann, T., 2003. Estimating ire severity rom remote sensing information for experimental fires in the Kruger National (KNP). South African Journal of sciences 99, 357-360.
- Lavelle, P., 1997. Faunal activity and soil processes : adaptative strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res. 27, 93-132.*
- Lepage, M., 1974. Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo Septentrional, Sénégal): peuplement, populations, consommation, rôle dans l'écosystème, Thèse Sicences, Université de Dijon, 344p.
- Lide, D.R., 2001. CRC handbook of chemistry and physics. Edition. New York: CRC Press 82nd Edition, 4–81.
- Liedloff, A.C., Coughenour, M.B., Ludwig, J.A., Dyer, R., 2001. Modelling the tradeoff between fire and grazing in a tropical savanna landscape, northern Australia. *Environ. Int. 27 173–180*.
- Lindsey, J.K., 1999. On the use of corrections for overdispersion. *Journal of the Royal Statistical Society* Series *C* 553-561.

- Louppe, D., 1996. The effects of bush fires on vegetation: the Aubreville fire plots after 60 years. *Commonwealth Forestry Review 74*, 288-292.
- Louppe, D., Olivier, R., Ouattara, N., Fortier, M., 1998. Impacts des feux répétés sur les sols des savanes du centre de Côte d'Ivoire. *Aménagement intégré des forêts naturelles de l'Ouest*, Ouagadougou (Burkina Faso), p. 11.
- Louppe, D., Ouattara, N., Coulibaly, A., 1995. Effet des feux de brousse sur la végétation. *Bois et Forêts des Tropiques* 245 3^e Trimestre.
- Luizao, R.C.C., Bonde, T.A., Rosswall, T., 1992. Seasonal variation of soil microbial biomass: the effects of clearfelling a tropical rainforest and establishment of pasture in the central Amazon. *Soil Biology & Biochemistry 24, 805–813.*
- Luke, R.H., McArthur, A.G., 1978. Bush fires in Australia. *Australian Govt. Pub. Serv.*, Canberra.
- Lynds, G.Y., Baldwin, I.T., 1998. Fire, N, and defensive plasticity in Nicotiana attenuata. *Oecologia 115, 531-540.*
- Lyon, L.J., Crawford, H.S., Czuhai, E., Fredriksen, R.L., Harlow, R.F., Metz, L.J., Pearson, H.A., 1978. Effects of fire on fauna: A state of knowledge review. *General technical report WO. US department of agriculture, Forest service*, p. 13.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M., 2006. *Brock Biology of Microorganisms*.11th edition. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford and Victoria.
- Mando A.,1997. The role of termites and mulch in the rehabilitation of crusted sahelian soil, tropical ressources management. PhD thesis, Wageningen Agriculture University, 101p.
- Mäkelä, M., Hermunen, T., 2007. Gestion des feux en milieu Rural au Burkina Faso (une approche communautaire). Ministère des affaires étrangères de la Finlande.
- Malmström, A., 2012. Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire: A 10 year study. *Applied Soil Ecology 56, 35–42*.
- Malmström, A., Persson, T., Ahlström, K., Gongalsky, K.B., Bengtsson, J., 2009.

 Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut

- burning in a boreal forest burning in a boreal forest. *Applied Soil Ecology 43,* 61–74.
- Malmström, A., Persson, T., Ahlströma, K., Gongalsky, K.B., Bengtsson, J., 2009. Dynamics of soil meso- and macrofauna during a 5-year period after clear-cut burning in a boreal forest. *Applied Soil Ecology 43, 61–74.*
- Malmström, A., 2008. Temperature tolerance in soil microarthropods: Simulation of forest-fire heating in the laboratory. *Pedobiologia 51, 419–426.*
- Mamaev, B.M., 1972. Identification Keys for Insect Larvae. Prosveshenie, Moscow (in Russian).
- Marion, G.M., Moreno, J.M., Oechel, W.C., 1991. Fire severity, ash deposition, and clipping effects on soil nutrients in chaparral. *Soil Science Society of America journal 55*, 235–240.
- Mataix-Solera, J., Cerdà, A., Arcenegui, V., Jordán, A., Zavala, L.M., 2011. Fire effects on soil aggregation: a review. *Earth Sci. Rev. 109, 44–60.*
- Mataix-Solera, J., Doerr, S.H., 2004. Hydrophobicity and aggregate stability in calcareous topsoils from fire-affected pine forest in southeastern Spain. *Geoderma 118*, 77–88.
- Mathieu, J., 2004. Etude de la macrofaune du sol dans une zone de déforestation en Amazonie du sud-est, au Brésil dans le contexte de l'agriculture familiale. Thèse de Doctorat: Université Pierre et Marie Curie-Paris 6.
- Mc Gavin, G., 2000. *Insectes, Araignées et autres arthropodes terrestres*. Bordas, Paris. 238 p.
- McCullagh, P., Nelder, J.A.,1989. *Generalized linear models*. London, Chapman and Hall.
- Menaut, J.C., Abbadie, L., Loudjani, P., Podaire, A., 1991. *Biomass burning in West Africa Savannahs*. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, London, England.
- Menaut, J.C., Abbadie, L., Vitousek, P.M., 1993. Nutrient and organic matter dynamics in tropical ecosystems. *In Fire in the environment : the ecological, atmospheric and climatic importance of vegetation fires, Wiley, Chichester.* Crutzen, P.J., Goldammer, J.G. (Eds.): pp. 215-231.

- Menaut, J.C., Lepage, M., Abbadie, L., 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. *Seasonnally Dry Tropical Forests*. Bullock, S.H., Mooney, H.A, Medina, E.E. (Eds.), Cambridge University Press, London, pp. 64-92.
- Metson, A.J., 1956. Methods of chemical analysis for soil survey samples. New Zealand Department of Scientific And Industrial Research.
- Midgley, J.J., Lawes, M.J., Chamaille-Jammes, S., 2010. Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany 58, 1-11.*
- Mills, A.J., Fey, M.V., 2004. Frequent fires intensify soil crusting: physicochemical feedback in the pedoderm of long-term burn experiments in South Africa. *Geoderma 121, 45–64.*
- Mistry, J., 2000. Savannas. Progress in Physical Geography 24, 273-279.
- Monnier, Y., 1990. Paysage, dynamique des formations végétales et stratégies des sociétés en Afrique de l'Ouest. *La poussière et la cendre*. ACCT/CF.
- Moreira, F.M.S., Huising, E.J., Bignell, D., 2008. *A handbook of tropical soil biology:*Sampling and characterization of below-ground biodiversity. Earthscan,
 London.
- Moyo, C.S., Frost, P.G.H., 1998. Modification of soil nutrients and microclimate by tree crowns in semi-arid rangeland of South-Western Zimbabwé. *African Journal of Range and Forage Science 15, 16-22.*
- Mroz, G.D., Jurgensen, M.F., Harvey, A.E., Larsen, M.J., 1980. Effects of fire on nitrogen in forest floor horizons. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 395-400.
- Mubyana-John, T., Wutor, V.C., Yeboah, S.O., Ringrose, S., 2007. Fire and its influence on microbial community structure and soil biochemical properties in the Okavango Delta, Botwana. *Scientific Research and Essay 2, 48-53.*
- Mwendera, E.J., Saleem, M.A.M., 1997b. Infiltration rates, surface runoff, and soil loss as influenced by grazing pressure in the Ethiopian highlands. *Soil Use Manage 13, 29–35.*
- Nacro H.B., 2003. Le feu de brousse, un facteur de reproduction des écosystemes de savanes à dominance herbacées à Lamto (côte d'ivoire)? *Revue CAMES*, série A, Vol. 02: 49-54 ;

- N'Dri, A.B., 2011. Interactions termite-feu et dynamique de la végétation en savane (Lamto, Côte d'Ivoire). Université Pierre et Marie Curie-Paris VI, Université d'Abobo-Adjamé, p. 177.
- N'Dri, A.B., Gignoux J, Konaté, S., Dembélé, A., Aïdara, D., 2011. Origin of trunk damage in West African savanna trees: the interaction of fire and termites. *J. Trop. Ecol.* 27, 269–278.
- 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 Ecol. 215, 27–37.*
- Neary, D.G., Klopatekb, C.C., DeBanoc, L.F., Ffolliottc, P.F., 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management* 122, 51-71.
- Neary, D.G., Ryan, K.C., DeBano, L.F., 2008. Wildland Fire in Ecosystems: Effects of Fire on Soils and Water. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, USA.
- Nikiema, A., 2005. Agroforestery species diversity: Uses and management in semiarid west Africa (Burkina Faso), Department of sciences. Wageningen University, Wageningen, p. 101.
- O'Neill, K.P., Kasischke, E.S., Richter, D.D., 2002. Environmental controls on soil CO2 flux following fire in black spruce, white spruce, and aspen stands of interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research 32*, 1525-1541.
- Ojima, D., Schimel, D.S., Parton, W.J., Owensby, C.E., 1994. Long and short-term effects of fire on nitrogen cycling in tallgrass prairie. *Biogeochem. 24, 67–84.*
- Oluwole, F.A., Sambo, J.M., Sikhalazo, D., 2008. Long-term effects of different burning frequencies on the dry savannah grassland in South Africa. *African Journal of Agricultural Research* 3, 147-153.
- Oswald, B.P., Davenport, D., Neuenschwander, L.F., 1999. Effects of slash pile burning on the physical and chemical soil properties of Vassar soils. *Journal of Sustainable Forestry 8, 75-86.*
- Pallo, F., Sawadogo, L., Sédogo, M.P., 2000. Effets des feux répétés sur la teneur en azote des sols dans la région centre-ouest du Burkina Faso. Science et technique. *Sciences naturelles et agronomie 24, 92-101.*

- Pantami, S.A., Voncir, N., Babaji, G.A., Mustapha, S., 2010. Effect Of burning on soil chemical properties in the dry sub-humid savanna zone of Nigeria. *Researcher*, 2 (7), 78-83.
- Parker, J.L., Fernandez, I.J., Rustad, L.E., Norton, S.A., 2001. Effects of Nitrogen Enrichment, Wildfire, and Harvesting on Forest-Soil Carbon and Nitrogen. *Soil Sci. Soc. Am. J. 65, 1248–1255.*
- Parr, C.L., Andersen, A.N., 2008. Fire resilience of ant assemblages in long-unburnt savanna of northern Australia. *Austral Ecology 33*, *830-838*.
- Parr, C.L., Robertson, H.G., Biggs, H.C., Chown, S.L., 2004. Response of African savanna ants to long-term fire regimes. *Journal of Applied Ecology 41, 630-642.*
- Pattinson, G.S., Hammill, K.A., Sutton, B.G., McGee, P.A., 1999. Simulated fire reduces the density of arbuscular mycorrhizal fungi at the soil surface. *Mycology Research* 103, 491-496.
- Paul, E.A., 2007. Soil Microbiology, Ecology, and Biochemistry. Press Academic, 552 p.
- Prieto-Fernández, A., Acea, M.J., Carballas, T., 1998. Soil microbial and extractable C and N after wildfire. *Biol. Fert Soils* 27, 132–142.
- Prieto-Fernandez, A., Carballas, M., Carballas, T., 2004. Inorganic and organic N pools in soils burned or heated: immediate alteration and evolution after forest wildfires. *Geoderma 121, 291–306.*
- Pryke, J.S., Samways, M., 2012. Differential resilience of invertebrates to fire. *Austral Ecology 37, 460-469*.
- Pyne, S.J., Goldammer, J.G., de Ronde, C., Geldenhuys, C.J., Bond, W.J., Trollope, W.S.W., 2004. Fire behaviour, Wildland fire management handbook for Sub-Saharian Africa, *In: Ed., J.G. (Ed.). Global Fire Monitoring Center, Freiburg, pp. 27-59.*
- R Development Core Team., 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Fondation for Statistical computing, Vienna, Austria.
- Raison, R.J., 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: A review. *Plant and Soil 51, 73-108.*

- Raison, R.J., Khana, P.K., Woods, P.V., 1985. Mechanisms of element transfer to the atmosphere during vegetation fires. *Canadian Journal of Forest Research* 15, 132–140.
- Raison, R.J., Woods, P.V., 1986. Soil temperatures during and tollowing low-intensity prescribed burning in a Eucalypt forest. *Australian Journal of Soil Research* 24, 33-47.
- Razanamandranto, S., Tigabu, M., Sawadogo, L., Oden, P.C., 2005. Seed germination of eight savanna-woodland species from West Africa in response to different cold smoke treatments. *Seed Sci. Technol.* 33, 315–328.
- Riou, G., 1995. Le système savane et les grandes questions. *L'herbe, l'arbre et l'homme en terres tropicales*. Masson, Armand Collin, Paris.
- Ruffino, M.C., Rowe, E.C., Delve, R.J., Giller, K.E., 2006. Nitrogen cycling efficiencies through resource-poor african crop-livestock systems. *Agriculture Ecosystems and Environment International* 112, 261-282.
- 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.T., Ringrose S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N., 2005. Determinants of woody cover in African savannas: a continental scale analysis. *Nature 438*, 846-849.
- Savadogo, P., Santi, S., Dayamba, S.D., Nacro, H.B., Sawadogo, L., 2012. Seasonal variation of fires temperature and influence on soil respiration, root biomass and soil water properties in a Sudanian savanna-woodland, West Africa. *Autralian Journal of Soil Research 50, 195-206.*
- Savadogo, P., Sawadogo, L., Tiveau, D., 2007a. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118, 80–92.
- Savadogo, P., Tiveau, D.L.S., Tigabu, M., 2008. Herbaceous species responses to long term effects of prescribe fire, grazing and selective cutting tree in the savanna woodland of West Africa. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematies 10, 179-195.*

- Savadogo, P., Zida, D., Sawadogo, L., Tiveau, D., Tigabu, M., Odén, P.C., 2007b. Fuel and fire characteristics in savanna–woodland ofWest Africa in relation to grazing and dominant grass type. *International Journal of Wildland Fire 16, 531–539*.
- Sawadogo, L., 2009. Influence de facteurs anthropiques sur la dynamique de la végétation des forêts classées de Laba et de Tiogo en zone soudanienne du Burkina Faso. Thèse Doctorat d'Etat. Université de Ouagadougou, 142 p.
- Sawadogo, L., Tiveau, D., Nygård, R., 2005. Influence of selective tree cutting, livestock and prescribed fire on herbaceous biomass in the savannah woodlands of Burkina Faso, West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment International 105, 335–345.*
- Schafer, J.L., Mack, M.C., 2010. Short-term effects of fire on soil and plant nutrients. *Plant Soil*, 334, 433-447.
- Scharenbroch, B.C., Nix, B., Jacobs, K.A., Bowles, M.L., 2012. Two decades of low-severity prescribed fire increases soil nutrient aavailability in a Midwestern, USA oak (Quescus) forest. *Geoderma* 183-184, 80-91.
- 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, 2224–2246.
- Scheiter, S., Higgins, S.I., Osborne, C.P., Bradshaw, C., Lunt, D., Ripley, B.S., Taylor, L.L., Beerling, D.J., 2012. Fire and fire-adapted vegetation promoted C4 expansion in the late Miocene. *New Phytologist 195, 653–666.*
- Scheiter, S., Langan, L., Higgins, S.I., 2013. Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology. *New Phytologist 198, 957–969.*
- Schimmel, J., Granström, A., 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77, 1436-1450.
- Scholes, R.J., Archer, S., 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 517-544.
- Scholes, R.J., Hall, D.O., 1996. The carbon budget of tropical savannas, woodland and grassland, Global change: effects on coniferous forest and grasslands, pp. 69-100.

- Scholes, R.J., Walker, B.H., 1993. An african savanna: *Synthesis of the nylsvley study*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 306p.
- Sgardelis, S.P., Pantis, J.D., Argyropoulou, M.D., et al.,, 1995. Effects of Fire on Soil Macroinvertebrates in a Mediterranean Phryganic Ecosystem. *Int. J. Wild. Fire* 5, 113–121.
- Shakesby, R.A., 2011. Post-wildfire soil erosion in the Mediterranean: review and future research directions. *Earth Sci. Rev.* 105, 71–100.
- Singh, R.S., 1994. Changes in soil nutrients following burning of dry tropical savanna. *International Journal of Wildland Fire 4, 187–194.*
- Smith, J.E., McKay, D., Niwa, C.G., Thies, W.G., Brenner, G., Spatafora, J.W., 2004. Short-term effects of seasonal prescribed burning on the ectomycorrhizal fungal community and fine root biomass in ponderosa pine stands in the Blue Mountains of Oregon. *Canadian Journal for Research 34, 2477-2491.*
- Snyman, H.A., 2003. Short-term response of rangeland following an unplanned fire in terms of soil characteristics in a semi-arid of south Africa. *Journal of Arid Environnments 55, 160-180.*
- Snyman, H.A., 2004. Short-term response in productivity following an unplanned fire in a semi-arid rangeland of South Africa. *Journal of Arid Environnement 56,* 465-485.
- Sow, M., Hély, C., Mbowa, 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.
- Steward, F.R., Peter, S., Richon, J.B., 1990. A method for predicting the depth of lethal heat penetration into mineral soils exposed to fires of various intensities. Canadian Journal of Forest Research 20, 919-926.
- Stocks, B.J., B.W, W.W., Trollope, W.S.W., McRae, D.J., Mason, J.A., Weirich, F., Potgierter, A.L.F., 1996. Fuels and fire behavior dynamics on large-scale savanna fires in Kruger National Park, South Africa. *Journal of Geophysical Research* 101, 23541-23550.
- Stoof, C.R., Wesseling, J.G., Ritsema, C.J., 2010. Effects of fire and ash on soil water retention. *Geoderma* 159, 276–285.
- Stoof, C.R., Wesseling, R.G., Ritsema, C., 2010. Effects of fire and ash on soil water retention. *Geoderma 159, 276–285.*

- Swaine, M.D., 1992. Characteristics of dry forest in west Africa and the influence of fire. *J. Veg.Sci.* 3, 365–374.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Décomposition in Terrestrial Ecosystems Studies in Ecology*. Oxford, Black Welle Scient. Publ., 372p.
- Syaufina, L., Ainuddin, A.N., 2011. Impacts of fire on SouthEst Asia tropical forests biodiversity: A review. *Asian Journal of Plant Sciences* 10, 238-244.
- Teklay, T., Nordgren, A., Malmer, A., 2006. Soil respiration characteristics of tropical soils from agricultural and forestry land-uses at Wondo Genet (Ethiopia) in response to C, N and P amendments. *Soil Biology and Biochemistry 38, 125-133.*
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. CANOCO Reference Manual and Canodraw for Windows user's Guide: software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York. 500p.
- Terefe, T., Mariscal-Sancho, I., Peregrina, F., Espejo, R., 2008. Influence of heating on various properties of six Mediterranean soils. A laboratory study. *Geoderma 143*, 273–280.
- Theresa, B.J., William, A.G., Russell, T., Graham, D.S., Pilliod, L.B.L., Gonzalez, G., 2008. A soil burn severity index for understanding soil-fire relations in tropical forests. *Ambio.* 37 (7-8), 563-568.
- Trapnell, C.G., Friend, M.T., Chamberlain, G.T., Birch, H.F., 1976. The effects of fire and termites on a Zambian woodland soil. *Journal of Ecology 64, 577-588.*
- Trollope, W.S.W., de Ronde, C., Geldenhuys, C.J., 2004. Fire behavior, Wildland fire management handbook for sub-sahara Africa. *Global Fire Monitoring Center* (GFMC), p. 446.
- Trollope, W.S.W., Potgieter, A.L.F., 1985. Fire behaviour in the Krugger National Park. *Journal of the Grassland Society of South Africa 2, 17-22.*
- Trollope, W.S.W., Potgieter, A.L.F., 1986. Estimating grass fuel loads with a disc pasture meter in the Kruger National Park. *J. Grassl. . Soc. Sth Afr. 3, 148-152.*
- Trollope, W.S.W., Tainton, N.M., 1986. Effect of fire intensity on the grass and bush components of the Eastern Cape Thornveld. *J. Grassl. Soc. Sth. Afr. 2, 27-42.*

- Trollope, W.S.W., Trollope, L.A., Hartnett, D.C., 2002. *Fire behaviour a key factor in the ecology of african grasslands and savannas*. Millpress, Rotterdam.
- Ulery, A.L., Graham, R.C., 1993. Forest fire effects on soil color and texture. *Soil Science Society of America Journal 57, 135-140.*
- Underwood, E.C., Christian, C.E., 2009. Consequences of Prescribed Fire and Grazing on Grassland Ant Communities. *Environmental Entomology 38, 325-332.*
- Uys, C., Hamer, M., 2007. The effect of long-term fire treatments on invertebrates: results from experimental plots at Cathedral Peak, South Africa. *African Journal of Range & Forage Science 24, 1-7.*
- Van Berwaer, E., Costa Busquets, R., Gerritsen, C., Nana, S., Razafiarison, J.C., Schilizzi, S., Sekayange, L., Sindayes, S., 1992. Performances des systèmes de productions villageois et pression sur la forêt classée de Dindéresso. ICRA Bobo-Dioulasso, p. 108p.
- van der Werf, G.R., Randerson, J.T., Giglio, L., Collatz, G.J., Kasibhatla, P.S., Arellano Jr., A.F. 2006. Interannual variability in global biomass burning emissions from 1997 to 2004. *Atmos. Chem. Phys. 6*, 3423–3441.
- van der Werf, G.R., Randerson, J.T., Giglio, L., Collatz, G.J., Mu, M., Kasibhatla, P.S., Morton, D.C., deFries, R.S., Jin, Y., van Leeuwen, T.T., 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997-2009). *Atmospheric Chemistry and Physics* 10, 11707-11735.
- van Langevelde, F., van de Vijver, C.A.D.M., Kumar, L., van de Koppel, J., de Ridder, N., van Andel, J., Skidmore, A.K., Hearne, J.W., Stroosnijder, L., Bond, W.J., Prins, H.H.T., Rietkerk, M., 2003. Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology 84, 337-350.*
- Van Nieuwstadt, M.G.L., Sheil, D., 2004. Drought, fire and tree survival in a borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *C* 93, 191-201.
- van Rensburg, H.J., 1972. Fire: its effects on grasslands, including swamps-southern, central and eastern Africa. *Tall Tilbers Fire Ecology Conference*, pp. 23-34.

- van Wilgen, B.W., Everson, C.S., Trollope, W.S.W., 1990. Fire management in Southern Africa: some examples of current objectives. *Practices and problems*. Springer Verlag, Berlin (Germany).
- Varela, M.E., Benito, E., Keizer, J.J., 2010. Wildfire effects on soil erodibility of woodlands in NW Spain. *Land Degrad. Dev. 21, 75–82.*
- Vasconcelos, H.L., Pacheco, R., Silva, R.C., Vasconcelos, P.B., Lopes, C.T., Costa, A.N., Bruna, E.M., 2009. Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a neotropical woodland savanna. *PLoS ONE* 4 (11): e7762.
- Verma, S., Jayakumar, S., 2012. Impact of forest fire on physical, chemical and biological properties of soil: A review. *Proceedings of the International Academy of Ecology and Environmental Sciences 2, 168-176.*
- Walinga, I., van der Lee, J.J., Houba, V.J.G., van Vark, W., Novozamsky, I., 1995. *Plant Analysis Manual.* Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands.
- Walkley, A., Black, J.A., 1934. An examination of the Detjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromatic acid titration method. *Soil Science* 37, 29-38.
- Weast, R.C., 1988. *Handbook of Chemistry and Physics*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Wells, C.G., Campbel, R.E., DeBano, L.F., Lewis, C.E., Fredriksen, R.L., Franklin, E.C., Froelich, R.C., Dunn, P.H., 1979. Effects of fire on soil: a state of knowledge review, USDA Forest Service General Technical Report WO-7, Washington.
- Whelan, R.J., 1995. The ecology of fire. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wikars, L.O., 1997. Effects of forest fire and the ecology of fire adapted insects, Uppsala: Uppsala University.
- Wikars, L.O., Schimmel, J., 2001. Immediate effects of fire severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests. *Forest Ecol. Manage.* 141, 189–200.
- Williams, R.J., Gill, A.M., Moore, P.R., 1998. Seasonal Changes in fire behaviour in a tropical savanna in Northern Australia. *International journal Wildland Fire 8,* 227-239.

- Yaméogo, U.G., 2005. Le feu, un outil d'ingénierie écologique au Ranch de Gibier de Nazinga au Burkina Faso, Ecologie générale. Thèse de Doctorat, Université d'Orléans, p. 257.
- Zida, D., 2007. Impact of forest management regimes on lignous regeneration in the sudanian savanna of Burkina Faso. PhD thesis. N°. 2007: 66, Faculty of Forest Sciences. Swedish university of agricultural sciences, Uppsala, 44 p.

Annexe 1: Liste des espèces herbeuses inventories dans les parcelles

ESPECES	FAMILLES
Amorphophallus aphyllus (Hook.) Hutch.	Araceae
Anchomanes difformis (Bl.) Engl.	Araceae
Andropogon ascinodis C.B. Cl.	Gramineae (Poaceae)
Andropogon schirensis Hochst. ex A. Rich.	Gramineae (Poaceae)
Andropogon fastigiatus Sw	Gramineae (Poaceae)
Andropogon gayanus Kunth	Gramineae (Poaceae)
Andropogon pseudapricus Stapf.	Gramineae (Poaceae)
Andropogon tectorum Schum & Thonn	Gramineae (Poaceae)
Aspilia kotschyi (Sch. Bip. Ex Hoxhst.) Oliv.	Asteraceae
Brachiaria distichophylla (Trin.) Stapf.	Gramineae (Poaceae)
Brachiaria jubata (Fig. & De Not) Stapf	Gramineae (Poaceae)
Bulbostylis abortiva (Steud.) C.B. Clarke	Cyperaceae
Cassia mimosoides Linn.	Papilionaceae (Fabaceae)
Cassia obtusifolia Linn.	Papilionaceae (Fabaceae)
Chasmopodium caudatum (Hack) Stapf	Gramineae (Poaceae)
Cissus gracilis Guill. & Perr.	Vitaceae
Cissus waterlotii A. Chev.	Vitaceae
Cochlospermum planchoni Hook. f.	Cochlospermaceae
Cochlospermum tinctorium A. Rich.	Cochlospermaceae
Costus spectabilis K. Schum	Zingiberaceae
Crotalaria goreensis Guill. & Perr.	Papilionaceae (Fabaceae)
Crotalaria retusa Linn	Papilionaceae (Fabaceae)
Crotalaria senegalensis (Pers) Bacle ex DC	Papilionaceae (Fabaceae)
Ctenium newtonii Hack	Gramineae (Poaceae)
Curculigo pilosa (Schum & Thonn) Engl	Hypoxydaceae
Cyperus rotundus Linn.	Cyperaceae
Digitaria debilis (Desf.)Willd.	Gramineae (Poaceae)
Digitaria gayana (Kunth) Stapf ex A. Cheval.	Gramineae (Poaceae)
Diheteropogon amplectens (Nees) WD Clayton	Gramineae (Poaceae)
Dioscorea dumetorum (Kunth.) Pax	Dioscoreaceae
Dioscorea abyssinica Hochst. ex Kunth	Dioscoreaceae
Dioscorea togoensis Knuth	Dioscoreaceae
Ectadiopsis oblongifolia (Meisn.) Schtr.	Periplocaceae
Elionurus elegans Kunth	Gramineae (Poaceae)
Elionurus pobeguinii Stapf	Gramineae (Poaceae)
Eragrostis turgida (Schumach.) De Wild.	Gramineae (Poaceae)
Euphorbia convolvuloides Hochst ex Benth	Euphorbiaceae
Euphorbia forskalii Gay	Euphorbiaceae
Euphorbia hirta Linn.	Euphorbiaceae

Fadogia agrestis Schweinf ex Hiern
Rubiaceae
Fimbristylis hispidula (Vahl.) Kunth.
Cyperaceae
Fimbristylis ferruginea (Linn.) Vahl
Cyperaceae
Grewia cissoides Hutch. Et Dalz.
Tiliaceae

Hackelochloa granularis (Linn) O Ktze Gramineae (Poaceae)

Hoslundia opposita Vahl.

Lamiaceae
Hibiscus asper Hook. f.

Malvaceae

Hyparrhenia diplandra (Hack.) Stapf
Gramineae (Poaceae)
Hyparrhenia smithiana (Hook. F.) Stapf.
Gramineae (Poaceae)
Hyparrhenia subplumosa Stapf
Gramineae (Poaceae)
Indigofera dendroides Jacq
Indigofera secundiflora Poiret
Indigofera simplicifolia Lam
Papilionaceae (Fabaceae)
Papilionaceae (Fabaceae)

Indigofera stenophylla Guill & Perr
Papilionaceae (Fabaceae)
Ipomoea argentaurata Hallier f.
Convolvulaceae

Tonvolvulaceae

Kaempferia aethiopica (Schweinf.) Solms-Laub

Lantana rhodesiensis Moldenke

Lenidagathis anobyya Nees

Convolvulaceae

Zingiberaceae

Verbenaceae

Lepidagathis anobrya Nees

Leucas martinicensis (Jacq.) R.Br.

Acanthaceae

Lamiaceae

Loudetia togoensis (Pilger) CE HubbardGramineae (Poaceae)Microchloa indica (Linn.) P BeauvGramineae (Poaceae)Monocymbium ceresiiforme (Nees) StapfGramineae (Poaceae)

Pandiaka heudelotii (Moq) Hook f Amaranthaceae

Panicum kerstingii MezGramineae (Poaceae)Panicum maximum jacq.Gramineae (Poaceae)Paspalum orbiculare Forst.Gramineae (Poaceae)Pennisetum pedicellatum TrinGramineae (Poaceae)

Polygala arenaria Willd Polygalaceae
Sapium grahamii(Stapf) Prain Euphorbiaceae

Schizachyrium exile (Hochst) Pilger Gramineae (Poaceae)
Schizachyrium platyphyllum (Franch.) Stapf Gramineae (Poaceae)
Schizachyrium sanguineum (Retz) Alston Gramineae (Poaceae)

Scleria bulbifer Hochst. Ex A. Rich. Cyperaceae

Setaria pallide-fusca (Schumach) Stapf & CE Hubbard Gramineae (Poaceae)

Sida alba Linn. Malvaceae

Sida linifolia Juss ex Cav Malvaceae

Sorghastrum bipennatum (Hack) Pilger Gramineae (Poaceae)
Spermacoce stachydea DC. Rubiaceae

Spermacoce stachydea DC. Rubiaceae
Spermacoce radiata (DC.) Hiern. Rubiaceae

Sporobolus festivus Hochst. ex A. Rich.

Sporobolus pectinellus Mez

Sporobolus pyramidalis P Beauv

Gramineae (Poaceae)

Gramineae (Poaceae)

Striga hermonthica Benth. Scrophulariaceae Stylochiton warneckei Engl. Araceae Tacca leontopetaloides (Linn) O Ktze Taccaceae Tephrosia bracteolata Guill. & Perr. Papilionaceae (Fabaceae) Tephrosia linearis Pers. Papilionaceae (Fabaceae) Tinnea barteri Gürke Lamiaceae Tripogon minimus (A. Rich.) Hochst. ex Steud. Gramineae (Poaceae) Uraria picta (Jacq.) DC. Papilionaceae (Fabaceae) Vigna filicaulis Hepper Papilionaceae (Fabaceae)

Wissadula amplissima (Linn.) R.E. Fries Malvaceae

Annexe 2: Liste des espèces ligneuses inventoriées dans les parcelles expérimentales à Dindéresso (Burkina Faso)

ESPECES	FAMILLES
Acacia dudgeoni Craib ex Hall	Mimosaceae
Acacia macrostachya Reichenb. Ex DC	Mimosaceae
Acacia sieberiana DC.	Mimosaceae
Afzelia africana Smith ex Pers.	Caesalpiniaceae
Annona senegalensis Pers.	Annonaceae
Azadirachta indica A. Juss.	Meliaceae
Baissea multiflora A. DC.	Apocynaceae
Bombax costatum Pellegr. & Vuillet	Bombacaceae
Bridelia scleroneura Mull. Arg.	Euphorbiaceae
Burkea africana Hook. F.	Caesalpiniaceae
Cassia sieberiana DC.	Caesalpiniaceae
Cissus populnea Guill. & Perr.	Vitaceae
Combretum collinum Fresen	Combretaceae
Combretum glutinosum Perr. ex DC.	Combretaceae
Combretum micranthum G. Don	Combretaceae
Combretum molle R. Br. ex G. Don	Combretaceae
Combretum nigricans Lepr. ex Guill. & Perr.	Combretaceae
Crossopteryx febrifuga (Afzel.ex G. Don.) Benth.	Rubiaceae
Daniellia oliveri (R.) Hutch. & Dalz.	Caesalpiniaceae
Detarium microcarpum Guill. & Perr.	Caesalpiniaceae
Dichrostachys cinerea (Linn.) Wight & Arn.	Mimosaceae
Diospyros mespiliformis hochst. ex A. Rich.	Ebenaceae
Entada africana Guill. & Perr.	Mimosaceae
Erythrophleum africanum Afzel.	Caesalpiniaceae
Feretia apodanthera Del.	Rubiaceae
Ficus ingens (Miq.) Miq.	Moraceae
Ficus platiphylla Del.	Moraceae
Ficus sur Forssk.	Moraceae
Flueggea virosa (Roxb. Ex Willd.) Voigt	Euphorbiaceae
Gardenia aqualla Stapf & Hutch.	Rubiaceae
Gardenia erubescens Stapf & Hutch.	Rubiaceae
Gardenia ternifolia Schumach. & Thonn.	Rubiaceae
Grewia lasiodiscus K. Schum.	Tiliaceae
Grewia lasiodiscus K. Schum.	Tiliaceae
Grewia venusta Fres.	Tiliaceae
Guiera senegalensis J.F Gmelin	Combretaceae
Hexalobus monopetalus (A. Rich.) Engl. & Diels	Annonaceae

Holarrhena floribunda (G. Don) Dur. & Schinz Apocynaceae

Hymenocardia acida Tul. Hymenocardiaceae

Khaya senegalensis (Desr.) A. Juss. Meliaceae

Landolphia heudelotii A. DC.

Apocynaceae

Lannea acida A. Rich.

Anacardiaceae

Lannea velutina A. Rich.

Anacardiaceae

Maranthes polyandra (Benth.) Prance Chrysobalanaceae
Maytenus senegalensis (Lam.) Exell. Celastraceae

Monotes kerstingii Gilg. Dipterocarpaceae

Opilia celtidifolia (Guill. & Perr.) Endl. ex Walp.

Opiliaceae

Opiliaceae

Ostryoderris stuhlmannii (Taub.) Harms Papilionaceae (Fabaceae)

Ozoroa insignis Del.

Anacardiaceae

Parinari curatellifolia Planch. ex Benth. Rosaceae (Chrysobalanaceae)

Parkia biglobosa (Jacq.) Benth. Mimosaceae
Pavetta crassipes K. Schum. Rubiaceae

Pericopsis laxiflora (Benth.) van Meeuwen Papilionaceae (Fabaceae)

Piliostigma thonningii (Schumm.) Milne-Redhead.

Caesalpiniaceae

Prosopis africana (Guill. & Perr.) Taub.

Mimosaceae

Pteleopsis suberosa Engl. & Diels.

Combretaceae

Pterocarpus erinaceus Poir. Papilionaceae (Fabaceae)

Saba senegalensis (A. DC.) Pichon.

Apocynaceae
Sarcocephalus latifolius (Smith) Bruce
Rubiaceae
Sclerocarya birrea (A. Rich.) Hochst.
Anacardiaceae
Securidaca longepedunculata Fres.
Polygalaceae
Sterculia setigera Del;

Stereospermum kunthianum Cham.

Strychnos innocua Del.

Strychnos spinosa Lam.

Loganiaceae

Swartzia madagascariensis Desv.

Bignoniaceae

Loganiaceae

Cesalpiniaceae

Tamarindus indica L. Caesalpiniaceae
Terminalia avicennioides G. & Perr. Combretaceae
Terminalia laxiflora Engl. Combretaceae

Terminalia macroptera G. & Perr.

Combretaceae
Terminalia mollis Laws.

Combretaceae
Terminalia mollis Laws.

Combretaceae
Trichilia emetica Vahl

Meliaceae
Vitellaria paradoxa C.F. Gaernt.

Sapotaceae

Vitellaria paradoxa C.F. Gaernt. Sapotaceae

Vitex simplicifolia Oliv. Verbenaceae

Annexe 3: Densité (indiv.m⁻²) de la macrofaune dans les différentes parcelles expérimentales avant le passage du feu en savane soudanienne au Burkina Faso; L-larves d'insectes, CR: Combustible Réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté

			Année- 2009					Année- 2010			
Classes	Ordres	Familles	CA	CR	CN	Т	CA	CR	NF	Т	
Arachnida	Araneae	All Spiders	3±2b	6±2b	9±5b	4±2b	0	0	2±1b	5±b	
Chilopoda	Geophilomorpha	Geophilidae	2±1b	13±6b	2±1b	2±1b	6±2b	4±2b	0	9±4b	
Diplopoda	Julida	Julidae	2±1b	0	3±2b	4±3b	0	4±2b	0	0	
Diplopoda	Polydesmida	Polydesmidae	0	2±1b	0	0	2±1b	9±2a	9±4a	15±11a	
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	104±11a	73±23a	142±57a	98±29a	122±42a	22±9a	36±18a	4±2b	
Insecta	Isoptera	Termitidae	27±20a	244±60a	178±89a	22±9a	0	0	2±1b	4±2b	
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	0	5±2b	2±1b	9±2b	0	4±3b	0	0	
Insecta	Coleoptera	Tenebrionidae	0	0	0	4±2b	0	0	0	0	
Insecta	Hemiptera	Cydnidae L	2±1b	2±1b	0	0	0	0	0	0	
Insecta	Coleoptera	Elateridae L	3±2b	5±2b	0	0	0	0	0	0	
Insecta	Coleoptera	Carabidae L	5±3b	3±1b	0	3±2b	3±2b	2±1b	9±2a	9±1b	
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae L	2±1b	2±1b	0	0	0	0	0	0	
Insecta	Coleoptera	Tenebrionidae L	0	3±2b	0	0	2±1b	2±1b	6±2b	0	
Insecta	Coleoptera	Carabidae L	0	0	0	0	0	0	6±1b	3±2b	
Oligochaeta	Haplotaxida	Lumbricidae	0	2±1b	2±1b	0	0	0	0	0	
		Density (indiv.m ⁻²)	147±42a	118±102a	179±158a	78±51a	71±49a	26±20a	33±29a	49±22a	

Annexe 4: Densité (indiv.m⁻²) de la macrofaune dans les différentes parcelles expérimentales après le passage du feu en savane soudanienne au Burkina Faso; L-larves d'insectes, CR: Combustible Réduit; CN: Combustible Normal; CA: Combustible Augmenté

			Année- 2009				Année-2010		
Classes	Ordres	Familles	CA	CR	CN	CA	CR	CN	
Arachnida	Araneae	All Spiders	0	2±1b	2±1b	3±1b	2±1b	2±1b	
Chilopoda	Geophilomorpha	Geophilidae	5±2b	0	0	6±2b	0	3±2b	
Diplopoda	Julida	Julidae	0	0	0	3±2b	4±2b	9±2b	
Diplopoda	Polydesmida	Polydesmidae	0	0	0	9±5b	13±6b	13±11b	
Insecta	Hymenoptera	Formicidae	19±10a	2±1a	15±6a	53±25a	33±3a	602±520a	
Insecta	Isoptera	Termitidae	0	40±24a	3±2a	82±49a	524±255a	133±102a	
Insecta	Coleoptera	Scarabaeidae	0	0	0	0	0	0	
Insecta	Coleoptera	Tenebrionidae	0	0	0	0	0	0	
Insecta	Coleoptera	Carabidae L	0	0	0	2±1b	0	0	
Insecta	Coleoptera	Carabidae L	0	0	0	9±5b	0	0	
Insecta	Coleoptera	Tenebrionidae L	0	0	0	6±1b	2±1b	0	
Insecta	Coleoptera	Elateridae L	0	0	0	0	2±1b	0	
Insecta	Coleoptera	Staphylinidae L	0	0	0	0	0	3±2b	
Insecta	Hemiptera	Cydnidae L	0	0	0	0	2±1b	0	
Oligochaeta	Haplotaxida	Lumbricidae	0	0	0	2±1b	0	0	
		Density (indiv.m ⁻²)	24±12a	44±28a	19±10a	173±94a	581±271a	763±642a	

vii

Annexe 5 : Planche photographique sur la gestion anthropique des écosystèmes savanicoles (Forêt classée de Dindéresso, Burkina Faso)



Photo 1: Fauche d'Andropogonées par la population riveraine (A et B); feux tardifs (C et D) ; feux précoces (E et F) dans la forêt classée de Dindéresso, Burkina Faso

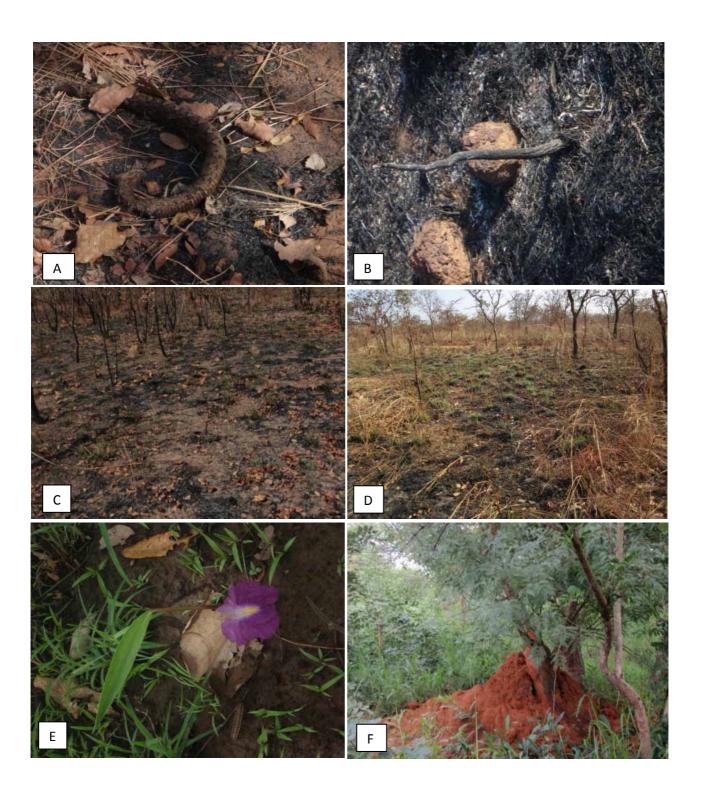


Photo 2: Effets des feux sur la Mégafaune, la macrofaune, la végétation et le sol (A et B); repousse des herbacées pérennes 1 et 2 mois après le passage du feu (C et D); Régénération de la végétation et reprise des activités biologiques en saison pluvieuse; quelques mois après le passage du feu précoce (E et F) dans la forêt classée de Dindéresso, Burkina Faso