

# L'exclusion du feu modifie l'abondance mais pas la diversité des vers de terre dans la savane Guinéenne (Lamto, Côte d'Ivoire)

G. R. Yapo<sup>(1\*)</sup>, G.-P. T. Touré<sup>(1)</sup>, A. M. Guéi<sup>(2)</sup>, A. B. N'Dri<sup>(3)</sup>, A. Kallo<sup>(1)</sup>, L. N. Konan<sup>(1)</sup>, B. Touré<sup>(2)</sup>, H. K. Kouadio<sup>(1)</sup> et A. W. Koné<sup>(1)</sup>

- 1) UR Gestion Durable des Sols, UFR Sciences de la Nature / Centre de Recherche en Ecologie, Pôle de Recherche Ecologie et Développement Durable, Université NANGUI ABROGOUA, 02 BP 801 Abidjan 02, Côte d'Ivoire
- 2) Département d'Agropédologie, UFR Agroforesterie, Université Jean Lorougnon Guédé, BP 150 Daloa, Côte d'Ivoire
- 3) UFR Sciences de la Nature, Laboratoire d'Ecologie et de Développement Durable (LEDD)/Laboratoire de Botanique et Valorisation de la Diversité Végétale (LaB-VDiV), Université NANGUI ABROGOUA, Abidjan, Côte d'Ivoire

\* Auteur correspondant : yapoguy69@gmail.com

## RÉSUMÉ

L'exclusion du feu dans les savanes guinéennes conduit couramment à leur boisement. Les conséquences de ce phénomène sur les vers de terre ont rarement été étudiées. La présente étude porte donc sur l'effet de ce phénomène sur la densité, la biomasse, la diversité et la structure des communautés de vers de terre, dans la réserve de Lamto (Centre Côte d'Ivoire). Elle a impliqué trois sites distincts abritant chacun une parcelle annuellement brûlée au cours de la mi-saison sèche (PB) et une autre, non-brûlée (PNB), et ce, pendant huit années consécutives. La litière était de 36 % plus abondante sur les PNB que sur les PB alors que les caractéristiques physico-chimiques du sol mesurées (pH, taux d'humidité et teneur en matière organique) n'étaient pas significativement différentes. La densité totale des vers de terre dans les PNB ( $524 \pm 68$  ind. m<sup>-2</sup>) était plus élevée que celle dans les PB ( $325 \pm 49$  ind.m<sup>-2</sup>). Ceci pourrait être dû à une meilleure disponibilité de litière dans les PNB (corrélation positive) et probablement l'effet direct du feu. Les épigées étaient plus abondants dans les PNB ( $172 \pm 89$  ind.m<sup>-2</sup>) que dans les PB ( $29 \pm 5$  ind.m<sup>-2</sup>), la densité des endogés n'était pas significativement différente. La biomasse totale n'a pas significativement varié. L'exclusion du feu a en outre induit une réduction de la densité des espèces *Reginaldia omodeoi* (de 7 fois) et *Sthulmannia zielae* (de 2 fois). L'espèce épigée *Dichogaster mamillata*, absente des PB, était présente dans les PNB ; l'inverse a été observé avec l'espèce endogée *Hyperiodrilus africanus*. Aucun paramètre de diversité (richesse spécifique, indice de Shannon-Weaver et équitabilité) n'a été significativement modifié, même si une tendance à la réduction était observée sous

Comment citer cet article :

Yapo G. R., Touré G.-P. T., Guéi A. M., N'Dri A. B., Kallo A., Konan L. N., Touré B., Kouadio H. K. et Koné A. W., 2023 - L'exclusion du feu modifie l'abondance mais pas la diversité des vers de terre dans la savane Guinéenne (Lamto, Côte d'Ivoire) - *Étude et Gestion des Sols*, 30, 223-234

Comment télécharger cet article :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/volume-30/>

Comment consulter/télécharger tous les articles de la revue EGS :

<https://www.afes.fr/publications/revue-etude-et-gestion-des-sols/>

exclusion de feu. L'exclusion du feu de mi-saison sèche pendant huit années consécutives dans la savane guinéenne de Lamto a modifié l'abondance des vers de terre mais pas leur diversité.

### Mots-clés

Gestion des savanes, boisement, communauté de vers de terre, espèces indicatrices de perturbation, savane guinéenne, réserve de Lamto.

### SUMMARY

#### **EXCLUSION OF MID-DRY SEASON FIRE AFFECTS THE ABUNDANCE BUT NOT THE DIVERSITY OF EARTHWORMS IN GUINEAN SAVANNA (LAMTO, IVORY COAST)**

*Fire exclusion in the Guinean savanna agroecology commonly leads to bush encroachment. Yet, studies that have examined the resulting effects on soil organisms including earthworms are rare. This study, conducted in the Lamto reserve (Central Côte d'Ivoire), explored the changes induced by fire exclusion over eight successive years on earthworm biomass, density, diversity and community structure. The experiments took place on three distinct sites, including two adjacent plots each: an annually burned plot during the mid-dry season (BP) and an unburned plot (UBP). Results showed that litter stock was 36% greater in UBP than in BP. No significant variation was observed in the measured soil attributes (pH, organic C, total N, moisture). Total earthworm density in UBP was significantly higher ( $524 \pm 68 \text{ ind.m}^{-2}$ ) than that in BP ( $325 \pm 49 \text{ ind.m}^{-2}$ ) potentially due to greater litter availability (positive correlation) and the direct effect of fire. Epigeic species were by far more abundant in UBP ( $172 \pm 89 \text{ ind.m}^{-2}$ ) than on BP ( $29 \pm 5 \text{ ind.m}^{-2}$ ). The density of endogeic species did not vary significantly between treatments, nor did total earthworm biomass. Moreover, the densities of the species *Reginaldia omodeoi* and *Sthulmannia zielae* decreased 7-fold and 2-fold, respectively, under fire exclusion. The epigeic *Dichogaster mamillata*, inapparent in burned plots, was recovered in unburned plots. The reverse was observed for the endogenous *Hyperiodrilus africanus*. None of the considered diversity parameters (species richness, Shannon-Weaver index, Evenness) was significantly affected by fire exclusion although they tended to decrease. These results showed that earthworm density was sensitive to exclusion of mid-dry season fire over eight successive years in the Guinean savanna but not diversity.*

### Key-words

Savanna ecosystem management, bush encroachment, earthworm community, ecosystem disturbance indicator, guinean savanna, Lamto reserve.

### RESUMEN

#### **LA EXCLUSIÓN DEL FUEGO DE MEDIA-ESTACIÓN SECA MODIFICA LA ABUNDANCIA PERO NO LA DIVERSIDAD DE LOMBRICES EN LA SABANA GUINEANA (LAMTO, COSTA DE MARFIL)**

*La exclusión del fuego en las sabanas guineanas conduce habitualmente a su forestación. Rara vez se estudió las consecuencias de este fenómeno en las lombrices. El presente estudio se centra en el efecto de este fenómeno sobre la densidad, la biomasa, la diversidad y la estructura de las comunidades de lombrices en la reserva de Lamto (Centro de Costa de Marfil). Implicó tres sitios distintos, cada uno con una parcela quemada anualmente durante la media-estación seca (PB) y otro sin quemar (PNB), durante ocho años consecutivos. La yacija era un 36% más abundante en los PNB que en los PB, mientras que las características fisicoquímicas del suelo (pH, humedad y contenido de materia orgánica) no eran significativamente diferentes. La densidad total de lombrices en el PNB ( $524 \pm 68 \text{ ind. m}^{-2}$ ) era más alta que en el PB ( $325 \pm 49 \text{ ind.m}^{-2}$ ). Esto podría deberse a una mayor disponibilidad de yacija en los PNB (correlación positiva) y probablemente al efecto directo del fuego. Las epigeas eran más abundantes en los PNB ( $172 \pm 89 \text{ ind.m}^{-2}$ ) que en los PB ( $29 \pm 5 \text{ ind.m}^{-2}$ ), la densidad de las endógeas no era significativamente diferente. La biomasa total no varió significativamente. Además, la exclusión del fuego provocó una reducción de la densidad de las especies *Reginaldia omodeoi* (7 veces) y *Sthulmannia zielae* (2 veces). La especie *Dichogaster mamillata*, ausente de los PB, estaba presente en los PNB; lo contrario se observó con la especie endógea *Hyperiodrilus africanus*. Ningún parámetro de diversidad (riqueza específica, índice de Shannon-Weaver y equitabilidad) se modificó significativamente, aunque se observó una tendencia a la reducción con exclusión de fuego. La exclusión del fuego de la media-estación seca durante ocho años consecutivos en la sabana guineana de Lamto modificó la abundancia de lombrices pero no su diversidad.*

### Palabras clave

Gestión de las sabanas, forestación, comunidad de lombrices, especies indicadoras de perturbación, sabana guineana, reserva de Lamto.

La pluviométrie annuelle étant comprise entre 1000-1600 mm.an<sup>-1</sup> dans les zones de savane Guinéenne (L'Hôte et Mahé, 2012) et l'herbivorie, faible du fait du nombre réduit de grands mammifères (Fritz *et al.*, 2002), le maintien de ce type de savane au Centre Côte d'Ivoire est principalement imputable au passage annuel du feu (Louppe *et al.*, 1995; Sankaran *et al.*, 2005; Scholtz *et al.*, 2022). En effet, le feu entretient une hétérogénéité spatiale qui caractérise l'écosystème savane (Scholtz *et al.*, 2022). La survenue des feux est accidentelle ou volontaire, provoquée par les populations riveraines et, le cas échéant, les gestionnaires des aires protégées, en début ou milieu de saison sèche (Laris et Wardell 2006; N'Dri *et al.*, 2018; Soro *et al.*, 2021). Toutefois, malgré la survenue des feux, ces savanes connaissent un boisement de plus en plus signalé dans la réserve de Lamto en Côte d'Ivoire (Douffi *et al.*, 2021; N'Dri *et al.*, 2022) comme ailleurs (Graw *et al.*, 2016; Stevens *et al.*, 2017). Ce phénomène est de plus grande ampleur sur les sites de savane protégés du feu dans la réserve de Lamto (César, 1971; Soro *et al.*, 2018; Yeboué, 2020). Ceci a engendré un changement de physionomie de la savane, lequel pourrait être irréversible (Scholtz *et al.*, 2022). Ce changement pourrait parallèlement avoir des impacts sur les organismes décomposeurs dont les vers de terre (Koné *et al.*, 2012a,b; Cardinael *et al.*, 2018). En effet, au cours d'une étude diachronique examinant l'évolution du peuplement des vers de terre entre les périodes 1971-1972 et 1994-1995 dans une parcelle de savane protégée du feu à Lamto, Tondoh (1997) avait observé que la parcelle s'était sensiblement boisée et que la diversité des vers de terre avait augmenté.

Les vers de terre sont connus pour fortement influencer les propriétés du sol et les cycles biogéochimiques. Ils constituent le groupe de décomposeurs le plus important, donc des acteurs majeurs du stockage du carbone dans le sol (Coleman *et al.*, 2004). Ce groupe taxonomique très prolifique représente environ 40 à 90 % de la biomasse totale de la pédofaune dans plusieurs écosystèmes terrestres (Fragoso *et al.*, 1999), constituant ainsi l'un des groupes majeurs de la faune du sol (Gobat *et al.*, 2003; Pelosi, 2008). Selon Lavelle *et al.* (1997), les vers de terre sont des « ingénieurs du sol » car ils ont la capacité de créer, de modifier et de maintenir des conditions biotiques, trophiques et microclimatiques dans les sols, profitables à d'autres organismes y compris la communauté végétale (Eisenhauer, 2010; Bernard *et al.*, 2012; Blouin *et al.*, 2013). Ces organismes contribuent à l'aération du sol en creusant, au cours de leurs déplacements à travers le sol, des galeries qui constituent des voies de circulation de l'air et d'infiltration de l'eau (Arrázola-Vasquez *et al.*, 2022). En mixant les résidus végétaux avec le sol minéral, ils jouent ainsi un rôle fondamental dans la dynamique de la matière organique du sol (Cardinael *et al.*, 2018).

Très peu d'études ont été effectuées relativement à l'effet de l'exclusion du feu sur les communautés de vers de terre. La seule à notre connaissance est celle de Lavelle (1978), menée

dans la savane de Lamto. L'auteur a montré que la densité des espèces de vers de terre épigées était plus élevée dans la savane protégée du feu que dans la savane brûlée. À l'inverse, les espèces endogées étaient plus abondantes dans la savane brûlée. Cependant, cette savane protégée, qui était à l'origine une savane arbustive très claire, n'était représentée que par une seule parcelle de 100 m x 50 m. Les résultats obtenus n'intégraient donc pas l'hétérogénéité de la savane et du sol dans cette réserve et donc ne paraissent pas représentatifs de la savane de Lamto. Cette limite et le fait que la savane de Lamto s'est aujourd'hui boisée par rapport aux années 1970 (Gautier, 1990; Douffi *et al.*, 2021) suggèrent que de nouvelles études soient entreprises.

La présente étude a pour objectif d'appréhender les modifications induites par l'exclusion du feu pendant huit années consécutives sur la densité, la biomasse, la diversité et la structure de la communauté des vers de terre dans une savane guinéenne au centre de la Côte d'Ivoire. Les hypothèses qui la sous-tendent sont les suivantes: (i) la densité et la biomasse totale des vers de terre seraient plus élevées sous exclusion de feu en raison de l'amélioration de l'offre de la litière (ii) la densité et la biomasse des endogés ne seraient pas modifiées; (iii) le feu étant une source de perturbation conduisant souvent à une augmentation de la diversité biologique (Puig, 2001; Dosso *et al.*, 2010), son exclusion sur le long terme induirait une baisse de la diversité des vers de terre.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Zone d'étude

Cette étude a eu lieu dans la réserve de Lamto (6°13-6°15 Nord, 4°06-5°03 Ouest), d'une superficie de 2617 ha dont 80 % sont constitués de savanes et 20 % de forêts. Elle est située à la pointe du « V Baoulé » dans la zone de savane préforestière (Adjanooun, 1963) à la limite de la forêt dense semi-décidue. C'est une mosaïque savane-forêt constituée de galeries forestières riveraines du fleuve Bandama, de lambeaux de forêts denses semi décidues et d'une savane à rôniers (Soro *et al.*, 2018).

Le climat de Lamto est de type intertropical à quatre saisons (Tiemoko *et al.*, 2020): une grande saison des pluies, de mars à juillet; une petite saison sèche qui intervient en août, l'humidité de l'air étant toujours élevée; une petite saison des pluies de septembre à novembre et une grande saison sèche de décembre à février. Les précipitations et température moyennes annuelles sont de 1200 mm et 28,5 °C, respectivement (Tiemoko *et al.*, 2020).

Les sols sont des Ferralsols modérément lessivés, le granit étant le substratum rocheux principal. Les couches supérieures sont généralement de texture sableuse (60 à 80 % des éléments

ont une taille supérieure à 500  $\mu\text{m}$ ) et pauvres en argiles. Ces argiles sont constituées d'illites et de kaolinites peu cristallisées, à faible capacité d'adsorption (Riou, 1974). La teneur en carbone organique du sol (COS) dans la couche 0-10 cm est en moyenne de 10 g C  $\text{kg}^{-1}$  en savane et 20 g C  $\text{kg}^{-1}$  en forêt (Koné et al., 2020).

## Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental a été mis en place depuis 2013 dans la zone non protégée du feu, sur trois sites, à savoir, Marigot salé, Plateau et Piste du Nord, distants les uns des autres de 2 à 5 km. Antérieurement, ils étaient donc sujets aux feux annuels (depuis 1962, au lendemain de la création de la station de Lamto). Chaque site abritait deux types de parcelles, une parcelle protégée du feu (non-brûlée - NB) et une parcelle brûlée en janvier, à la mi-saison sèche (PB). Ces parcelles ont été traitées ainsi pendant huit cycles annuels de feu successifs, de 2013-2014 à 2020-2021, au terme desquels les mesures ont été effectuées. Celles-ci ont eu lieu au cours de la petite saison des pluies, précisément au mois de septembre. Les parcelles étaient de dimensions 100 m x 50 m et séparées par un pare-feu de 30 m de large. Chaque site était ceinturé par un pare-feu de 10 m de large.

Dans les parcelles de savane brûlées, la strate herbacée était dominée par des Andropogonées telles que *hypparrhenia diplandra* et *hypparrhenia smithiana* (Koffi et al., 2018). La strate ligneuse était dominée par *Borassus aethiopum* Mart (Arecaceae), *Crossopteryx febrifuga* (Afzel Ex G. Don) Benth. (Rubiaceae), *Piliostigma thonningii* (Schum) (Cesalpiniaceae), *Bridelia ferruginea* Benth. (Euphorbiaceae), *Cussonia barberi* A. Rich. (Araliaceae), *Terminalia schimperiana* Hochst. (Combretaceae) et *Annona senegalensis* Pers. (Annonaceae) (Soro et al., 2018). Les parcelles de savane protégées du feu étaient caractérisées par les mêmes espèces, à la différence que l'espèce *Imperata cylindrica* (L.) P.Beauv. (Poaceae) a fait son apparition parmi les espèces dominantes de la strate herbacée (Yeboué, 2020).

## Echantillonnage des litières

Dans chaque parcelle, des échantillons de litière ont été ramassés dans 3 carrés de 1 m de côté et ramenés au laboratoire pour être séchés à l'étuve à 60 °C pendant 48 heures puis pesés. La moyenne des quantités de litière par parcelle, exprimée en t  $\text{ha}^{-1}$ , a été obtenue à partir des trois carrés.

## Échantillonnage du sol et détermination des paramètres chimiques

Les échantillons de sol ont été prélevés à l'aide d'une tarière dans la strate 0-20 cm, en cinq points distincts sur chaque

parcelle. Pour une parcelle donnée, les cinq échantillons ont été mélangés pour obtenir un échantillon composite qui a ensuite été séché à l'air ambiant pendant une semaine. Ils ont ensuite été tamisés à 2 mm et conservés dans des sachets en plastique en vue des analyses chimiques.

Les teneurs COS et en azote (N) total ont été déterminées par combustion sèche avec un analyseur CHN (EA1112 Thermo Finnigan Series, France). Le pH eau a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre à électrodes sur une suspension sol/eau dans un rapport 1/2,5 (Baize 1988). L'humidité du sol a été déterminée sur des carottes de terre après séchage à l'étuve à 105 °C pendant 48 heures.

## Échantillonnage et identification des vers de terre

Les vers de terre ont été échantillonnés selon la méthode TSBF applicable à l'étude de la biologie et de la fertilité des sols tropicaux (Anderson et Ingram, 1993). L'échantillonnage a eu lieu au mois de septembre, où la couverture herbeuse est uniforme sur toutes les parcelles et la biomasse proche de son maximum. Dans chaque parcelle, trois monolithes de sol de dimensions 25 x 25 x 30 cm ont été extraits en des points bien répartis sur la parcelle. Les spécimens de vers de terre ont été collectés par tri manuel direct et conservés dans une solution de formaldéhyde à 4 % jusqu'à leur identification. L'identification a été faite au niveau des espèces et lorsque cela s'est avéré difficile, les spécimens ont été classés en morpho-espèces numérotées. Les individus ont ensuite été comptés, pesés et classés selon leurs catégories écologiques : les épigées, les anéciques et les endogées. La première vit et se nourrit à la surface du sol ou près de la litière végétale. La deuxième vit enfouie dans le sol et se nourrit de la litière de surface. La dernière vit et se nourrit plus en profondeur dans le sol et tire son alimentation de la matière organique intégrée au sol minéral (Bouché, 1977).

## Analyses des données

La densité et la biomasse des vers de terre ont été exprimées respectivement en nombre d'individus par mètre carré (ind.  $\text{m}^{-2}$ ) et en grammes par mètre carré (g  $\text{m}^{-2}$ ). Ces paramètres ont été mesurés aussi bien au niveau communautaire et spécifique qu'au niveau des catégories écologiques, puis les moyennes ont été comparées en utilisant le test U de Mann-Whitney. Les liens entre la densité des vers de terre (totale, épigés et endogés) et la quantité de litière ont été déterminés à l'aide de tests de corrélation de Pearson (r). Ces tests ont été réalisés à l'aide du logiciel STATISTICA 7.1.

La diversité des vers de terre a été estimée à travers la richesse spécifique (nombre moyen d'espèces et nombre d'espèces cumulé), l'indice de diversité de Shannon-Weaver ( $H'$ ) et l'équitabilité (E), calculés à l'aide du logiciel Past 3.1 (Hammer

et al., 2001). La richesse spécifique observée (Sobs) est le nombre d'espèces rencontrées dans chaque parcelle au cours de l'échantillonnage.

$$Sobs = \frac{\sum_{j=1}^E S_j}{E}$$

où  $S_j$  est le nombre d'espèces présentes dans l'échantillon  $j$  et  $E$ , le nombre total d'échantillons. Cette démarche suppose que toutes les espèces ont été détectées, ce qui n'est pas toujours le cas notamment chez les groupes taxonomiques très diversifiés. Il est donc important d'adjoindre aux valeurs observées des valeurs estimées ( $S_{Jack}$ ) par des méthodes statistiques. L'estimateur de richesse spécifique utilisé est celui basé sur l'abondance, Jackknife 1.

$$S_{Jack} = Sobs + \frac{F_1^2}{2F_2}$$

où  $F_1$  est la fréquence des singletons et  $F_2$ , celle des doubletons.

Le logiciel EstimateS-version 7.00 (Colwell, 2015) a permis de calculer l'estimateur de richesse spécifique (Jackknife1) ainsi que le nombre moyen d'espèces cumulé et d'établir les courbes d'accumulation des espèces sur les deux types de parcelles. Par ailleurs, l'effort d'échantillonnage a été évalué à travers le taux de recouvrement (T) selon la formule.

$$T = \frac{Sobs}{S_{Jack}}$$

L'indice de diversité de Shannon-Weaver ( $H'$ ) a été calculé selon la formule ci-après :

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i (\log_2 p_i)$$

où  $p_i$  est la proportion de l'espèce  $i$  dans la population totale et  $S$ , le nombre total d'espèces. L'équitabilité a été appréciée à travers

l'indice de Piélou, calculé selon l'équation :

$$E = \frac{H'}{\log_2 S}$$

La variation dans la composition spécifique des communautés des vers de terre entre parcelles protégées du feu et parcelles brûlées a été appréciée à travers l'indice de similarité de Jaccard (CJ) calculé comme suit :

$$CJ = \gamma * 100 / (\alpha + \beta + \gamma)$$

où  $\alpha$  est le nombre total d'espèces dans la parcelle brûlée,  $\beta$  le nombre total d'espèces dans la parcelle non-brûlée et  $\gamma$  le nombre total d'espèces communes aux deux types de parcelles.

## RÉSULTATS

### Stock de litière et caractéristiques physico-chimiques du sol

La quantité de litière était significativement ( $p = 0,04$ ) plus élevée dans les parcelles non-brûlées ( $116,2 \pm 5,4 \text{ g m}^{-2}$ ) que dans les parcelles brûlées ( $74,5 \pm 1,0 \text{ g m}^{-2}$ ).

L'acidité, l'humidité et les paramètres relatifs au statut organique du sol n'ont pas été significativement influencés par l'exclusion du feu (Tableau 1). Les valeurs tendaient même à être plus élevées sous les parcelles brûlées.

### Diversité des vers de terre

L'ensemble des vers de terre récoltés sur les deux types de parcelle était riche de 11 espèces réparties entre six genres et trois familles, notamment les Acanthodrilidae, les Eudrilidae et les Ocnerodrilidae (Tableau 2).

**Tableau 1** : Caractéristiques du sol mesurées dans les parcelles de savane brûlées et protégées du feu (moyenne  $\pm$  erreur standard).

**Table 1**: Selected soil characteristics (mean  $\pm$  standard error) from burned and unburned savanna plots.

Caractéristiques du sol	Types de parcelles		p-value
	PB	PNB	
pH	6,9 $\pm$ 0,07a	6,7 $\pm$ 0,11a	0,27
COS (g kg <sup>-1</sup> )	11,20 $\pm$ 0,61a	10,23 $\pm$ 0,15b	0,01
N total (g kg <sup>-1</sup> )	0,65 $\pm$ 0,05a	0,69 $\pm$ 0,01a	0,7
C/N	17,27 $\pm$ 0,87a	14,90 $\pm$ 0,09b	0,01
Taux Humidité (%)	13,48 $\pm$ 1,33a	13,29 $\pm$ 0,32a	0,32

COS : carbone organique du sol ; PB : parcelles brûlées ; PNB : parcelles non-brûlées. Pour une caractéristique de sol donnée, les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil  $\alpha$  de 0,05.

COS: soil organic carbon; PB: burned plots; PNB: unburned plots. For a given soil characteristic, mean values assigned with the same letter are not significantly different at the  $\alpha = 0,05$  level

**Tableau 2** : Liste des espèces et morpho-espèces et densité (ind.m<sup>-2</sup>) des vers de terre dans les parcelles de savane brûlées et non-brûlées (n = 3. Min : minimum ; Max : maximum).

**Table 2:** List of earthworm species and morpho-species and related density (ind.m<sup>-2</sup>) in burned and unburned savanna plots. (n=3; Min : minimum; Max : maximum).

Famille	Espèces	Catégories écologiques	Parcelles brûlées			Parcelles non-brûlées		
			Min	Max	Moyenne	Min	Max	Moyenne
Acanthodrilidae	<i>Dichogaster agilis</i>	Epigée	0	5	2	0	27	9
	<i>Dichogaster mamillata</i>	Epigée	0	0	0	0	16	5
	<i>Dichogaster sp.</i>	Epigée	5	21	11	16	405	148
	<i>Dichogaster saliens</i>	Epigée	5	32	16	0	16	11
	<i>Reginaldia omodeoi</i>	Endogée	21	59	36	0	11	5
	<i>Dichogaster terrae-nigrae</i>	Endogée	0	21	7	0	16	9
	<i>Agastrodrilus multivesiculatus</i>	Endogée	0	5	4	0	5	2
Eudrilidae	<i>Hyperiodrilus africanus</i>	Endogée	0	16	5	0	0	0
	<i>Stuhlmannia zielae</i>	Endogée	85	368	169	27	176	100
	<i>Stuhlmannia palustris</i>	Endogée	0	64	21	5	37	18
Ocnerodrilidae	Sp	Endogée	32	144	82	80	325	219

**Tableau 3** : Paramètres de diversité des vers de terre (moyenne ± erreur standard) sur les différents types de parcelles.

**Table 3:** Earthworm diversity parameters (mean ± standard error) in burned and unburned plots.

Paramètres de diversité	Types de parcelles		p-value
	PB	PNB	
Nombre moyen d'espèces	4,66 ± 0,88 a	4,44 ± 0,22 a	0,51
Nombre d'espèces cumulé	10 ± 3,42 a	10 ± 2,69 a	0,45
Shannon-Weaver (H')	1,66 ± 0,46 a	1,43 ± 0,13 a	0,27
Equitabilité (E)	0,74 ± 0,12 a	0,68 ± 0,04 a	0,36

PB : parcelles brûlées ; PNB : parcelles non-brûlées. Sur une même ligne, les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil  $\alpha$  de 0,05.

PB: burned plots; PNB: unburned plots. Mean values assigned with the same letter in a given row are not significantly different at the  $\alpha = 0,05$  level.

L'exclusion du feu n'a significativement influencé aucun des paramètres de diversité des vers de terre mesurés (Tableau 3). Les valeurs étaient même relativement plus élevées dans les parcelles brûlées que dans les parcelles préservées du feu. La composition spécifique de la communauté de vers de terre dans les parcelles non-brûlées était globalement proche de celle des parcelles brûlées avec une similarité (Jaccard) de 81 %. Seules deux espèces, *Hyperiodrilus africanus* et *Dichogaster mamillata*, étaient inféodées à l'un des types de parcelles, respectivement, les parcelles brûlées et non-brûlées.

### Effort d'échantillonnage

Les courbes d'accumulation des espèces, observée et théorique (Figure 1), montrent que les taux de recouvrement des espèces sont de 98,7 % sur les parcelles brûlées et 84,9 % sur

les parcelles protégées du feu. Ces valeurs étant supérieures à 70 %, l'effort d'échantillonnage peut être jugé suffisant sur les deux traitements.

### Densité et biomasse totales et des groupes écologiques des vers de terre

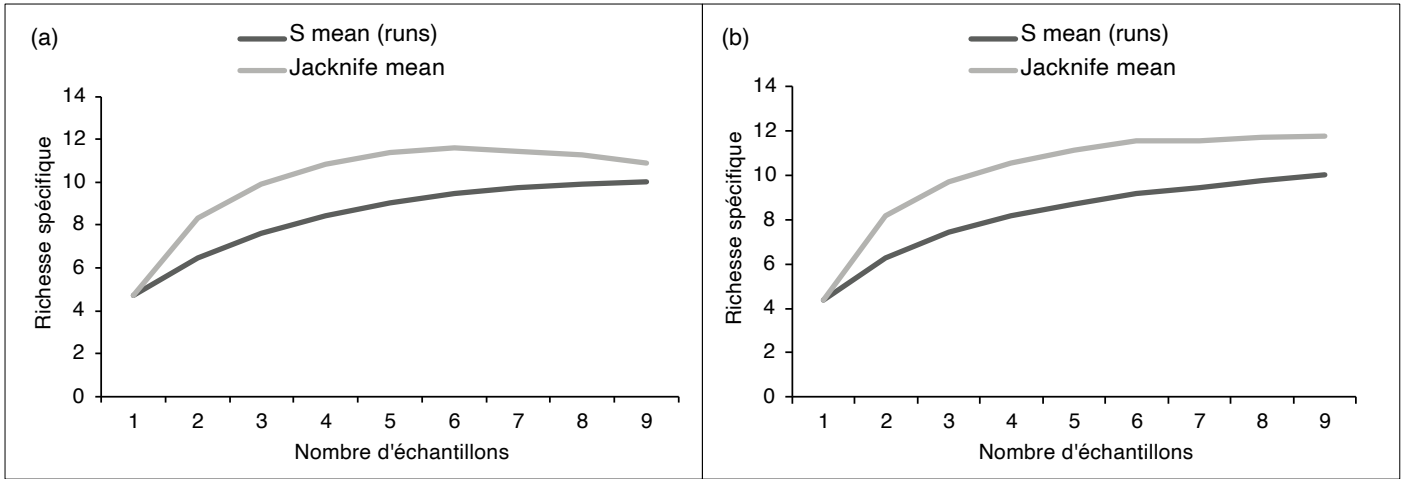
La densité totale des vers de terre collectés dans les parcelles non-brûlées était plus élevée ( $p = 0,02$ ) que celle dans les parcelles brûlées (Figure 2a). Cette densité était significativement et positivement corrélée ( $r = 0,83$ ;  $p = 0,042$ ) à la quantité de litière. Contrairement à la densité totale, la biomasse totale de vers de terre n'a pas varié significativement entre les deux types de parcelles ( $p = 0,65$ ), même si elle avait tendance à être plus faible dans les parcelles non-brûlées (Figure 2b).

**Figure 1 :** Courbes d'accumulation des espèces des vers de terre dans les parcelles de savane brûlées (a) et non-brûlées (b)

S mean : richesse spécifique cumulée observée ; Jack 1 : richesse spécifique cumulée estimée (théorique).

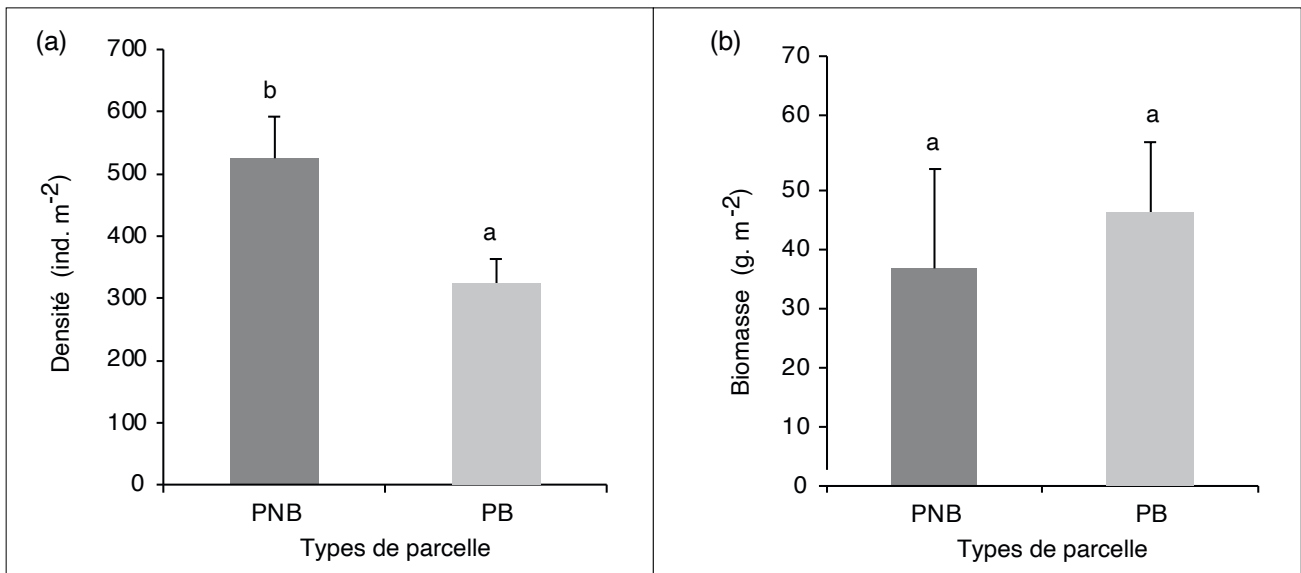
**Figure 1:** Earthworm species accumulative curves in burned (a) and unburned savanna plots (b).

S mean: observed cumulative species richness; Jack 1: expected cumulative species richness



**Figure 2 :** Densité (a) et biomasse (b) globales des espèces de vers de terre dans les parcelles de savane brûlées (PB) et non-brûlées (PNB). Les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil  $\alpha$  de 0,05. Les barres représentent l'erreur standard.

**Figure 2:** Total earthworm density (a) and biomass (b) in burned (PB) and unburned (PNB) savanna plots. Mean values assigned with the same letter are not significantly different at the  $\alpha = 0,05$  level. Bars denote standard error.

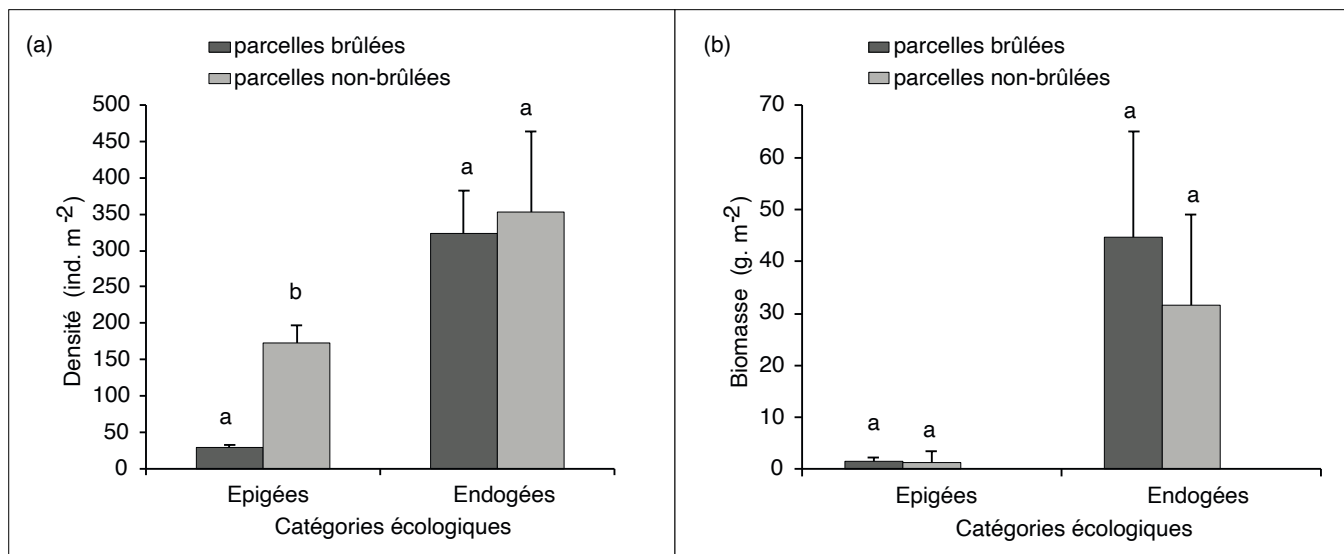


Les vers de terre récoltés appartenait à deux catégories écologiques, les épigées et les endogées. L'exclusion du feu a significativement affecté la densité des épigés ( $p = 0,03$ ). Elle était 6 fois plus élevée dans les parcelles non-brûlées que dans les parcelles brûlées. Par contre, la densité des endogés n'a pas été significativement affectée par l'exclusion du feu ( $p = 0,51$ )

même si elle avait tendance à être plus élevée dans les parcelles non-brûlées (Figure 3a). Contrairement à la densité totale, ni la densité des épigés, ni celle des endogés, prises individuellement, n'étaient significativement corrélées à la quantité de litière ( $r = 0,3$ ;  $p = 0,56$  pour les deux). La biomasse des vers de terre n'a pas été affectée par l'exclusion de feu, quel que soit le groupe

**Figure 3 :** Densité (a) et biomasse (b) des catégories écologiques des vers de terre dans les parcelles de savane brûlées et non-brûlées. Les moyennes affectées d'une même lettre au sein de chaque catégorie écologique ne sont pas significativement différentes au seuil  $\alpha$  de 0,05. Les barres représentent l'erreur standard.

**Figure 3:** Density (a) and biomass (b) of earthworm ecological groups in burned and unburned savanna plots. Mean values assigned with the same letter are not significantly different at the  $\alpha = 0,05$  level. Bars denote standard error.



écologique (Figure 3b). Celle des vers endogés avait tendance à être plus faible dans les parcelles non-brûlées.

### Structure de la communauté des vers de terre

Dans les parcelles préservées du feu, la densité des vers était dominée par les Ocnerothrididae et les espèces telles que *Dichogaster* sp. et *Stuhlmannia zielae* représentant respectivement 41 %, 28 % et 18 % de la densité totale (Figure 4a). Sur les parcelles brûlées, les populations des Ocnerothrididae et de *Dichogaster* sp. ne représentaient que 23 % et 3 % de la densité totale alors que *S. zielae* y a augmenté à 47 % de la densité totale de vers de terre.

La biomasse totale était dominée par deux espèces dans les deux types de parcelles: *Dichogaster terrae-nigrae* et *Reginaldia omodeoi*, les deux représentant 75 % de la biomasse totale. Toutefois, leurs biomasses relatives respectives suivaient des tendances inverses: la biomasse relative de *D. terrae-nigrae* dans les parcelles non-brûlées était supérieure (de plus de deux fois) à celle dans les parcelles brûlées alors que la biomasse relative de *R. omodeoi* dans les parcelles non-brûlées était inférieure (de quatre fois) à celle dans les parcelles brûlées. Dans les parcelles non-brûlées, l'espèce *D. terrae-nigrae* dominait en biomasse avec 63 % alors que dans les parcelles soumises au feu, *R. omodeoi* prédominait avec 48 % la biomasse totale (Figure 4b).

## DISCUSSION

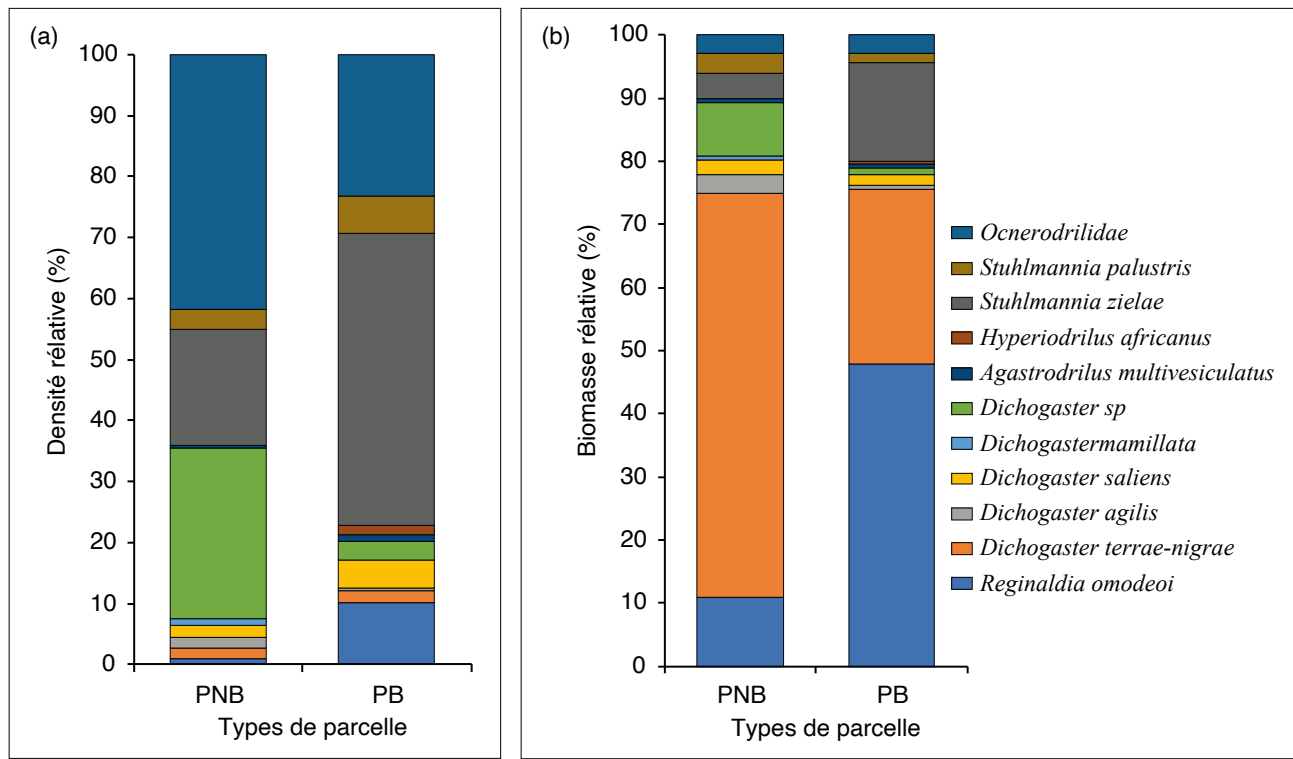
### Effort d'échantillonnage

Dans les deux types de parcelles, le nombre d'espèces de vers de terre récoltées correspondait à plus de 70 % du nombre d'espèces attendues, ce qui suggère que l'effort d'échantillonnage était suffisant. L'échantillonnage a eu lieu en saison pluvieuse, période où les vers de terre sont très actifs et où les endogés remontent vers la surface. Ceci pourrait expliquer le fait que malgré le nombre relativement faible de monolithes de sol (3) prélevés par parcelle, la majorité des espèces potentiellement présentes ont été récoltées.

### Abondance et structure de la communauté des vers de terre

Les vers de terre sont fortement influencés par les résidus organiques (résidus végétaux et matière organique du sol - MOS), la température et l'humidité du sol, lesquels paramètres sont en lien avec la couverture végétale (Philips et al., 2019). Dans la présente étude, l'exclusion du feu pendant huit années a conduit au boisement des parcelles correspondantes (Yeboué, 2020). La différence majeure entre les parcelles non-brûlées et brûlées, en matière de couverture végétale, était donc la densité des arbustes, plus élevée sur les parcelles non-brûlées selon



**Figure 4 :** Densité (a) et biomasse (b) relatives des espèces de vers de terre dans les parcelles brûlées (PB) et non-brûlées (PNB).**Figure 4:** Relative earthworm density (a) and biomass (b) in burned (PB) and unburned (PNB) plots.

Yeboué (2020) et selon nos propres observations. Sur ces parcelles, la production de litière par les arbustes était plus abondante et disponible toute l'année comme celle des graminées, à divers degrés selon la saison, puisqu'elles ne sont pas consommées par le feu. L'ensemble de ces facteurs est favorable principalement aux espèces de vers de terre épigées et endogées de faible profondeur. En effet, ces espèces vivent plus ou moins à la surface du sol et se nourrissent de substrat quasiment ou essentiellement composé de résidus végétaux (Bouché, 1972). C'est ainsi que dans la présente étude, une forte augmentation de la densité de l'espèce *Dichogaster sp.* et surtout celle des petits vers de la famille des *Ocnerodrilidae* a été observée, passant respectivement de 11 et 82 ind.m<sup>-2</sup> dans les parcelles brûlées à 148 et 219 ind.m<sup>-2</sup> dans les parcelles protégées du feu. La densité de l'espèce *D. agilis* a également sensiblement augmenté comme observé par Lavelle (1978). Des travaux antérieurs menés dans la région d'étude ont montré que les litières comptent pour une grande part dans la répartition des espèces de vers de terre (Koné *et al.*, 2012c). Pendant les mois suivant le passage du feu, l'exposition du sol au soleil le rend sujet à une augmentation de température et une réduction de l'humidité du sol, autres facteurs défavorables aux vers de terre (Tondoh, 2006). Par ailleurs, le feu a une action létale directe sur les espèces vivant dans la couche superficielle du sol, les épigés (Lalthanzara et

Betsy, 2021). Ces conditions défavorables constituent une explication supplémentaire à l'écart de densité totale de vers de terre en défaveur des parcelles brûlées, observation également faite par Wellnitz *et al.* (2020) et Lalthanzara et Betsy (2021).

Néanmoins, certaines espèces présentaient des densités relatives remarquablement plus élevées dans les parcelles brûlées que dans celles non-brûlées, notamment *S. zielae*, *S. palustris* et *R. omodeoi*. Cela pourrait être dû au fait que ces espèces sont des endogés, elles sont donc peu impactées par le feu, l'exposition du sol au soleil et le déficit hydrique dans la couche superficielle du sol. En outre, elles sont connues pour avoir une bonne aptitude à s'adapter aux milieux perturbés (Gilot *et al.*, 1995; Tondoh *et al.*, 2011; Guéi et Tondoh, 2012). Leur régime alimentaire pourrait de plus expliquer cette tendance car moins dépendant des résidus végétaux. En effet, les racines et les restes de matières végétales à la surface du sol suffisent aux individus qui auraient survécu au passage du feu (Blair, 1997; Knicker, 2007). L'aptitude de l'espèce *R. omodeoi* à proliférer dans les milieux perturbés a déjà été rapportée dans la région d'étude par Koné *et al.* (2012c). La conversion des écosystèmes naturels en cultures vivrières, suivies de jachère, a conduit à une augmentation constante de la densité de l'espèce jusqu'à ce qu'elle domine la communauté de vers de terre dans les jachères âgées. Elle a été associée à des sites pauvres en MOS

dans le Centre-Ouest de la Côte d'Ivoire (Guéi et Tondoh, 2012) où sa population était élevée grâce à sa capacité à consommer d'énormes quantités de sol qui lui permettent de trouver le seuil de ressource nécessaire à sa croissance et son expansion (Lavelle, 1978). Il est donc logique que, dans la présente étude, sa densité relative ( $\approx 50\%$ ) soit plus élevée dans les parcelles brûlées que dans les parcelles non-brûlées. L'espèce *R. omodeoi* est une espèce de taille moyenne dont les adultes mesurent en moyenne 17 cm avec une masse comprise entre 4 et 6 grammes. Elle a un faible potentiel de reproduction mais un taux de survie élevé (Lavelle, 1981). La baisse de la densité de cette espèce dans le milieu non perturbé que constituent les parcelles non-brûlées a donc induit une baisse de la biomasse des endogés et, dans une certaine mesure, la biomasse totale des vers de terre dans les parcelles non-brûlées. Outre cette espèce, deux autres endogées, *D. terrae-nigrae* et *A. multivesiculatus*, ont connu une baisse importante de leur densité relative dans les parcelles protégées du feu, comme rapporté par Lavelle (1978).

## Diversité des vers de terre

Étant donné que le boisement de la savane arbustive est synonyme de réduction de l'hétérogénéité du couvert végétal, on aurait pu s'attendre à une baisse de la diversité des vers de terre dans les parcelles protégées du feu (Puig, 2001; Warde et al., 2004; Tondoh et al., 2007). Or, cela ne s'est pas manifesté significativement. On peut cependant noter que deux espèces étaient respectivement spécifiques à chacun des deux types de parcelles. L'espèce épigée *D. mamillata* n'a été rencontrée que dans les parcelles non-brûlées, observation qui pourrait être expliquée par le fait que cette espèce est sensible à la perturbation des écosystèmes (Guéi et Tondoh, 2012). L'exclusion du feu aurait donc favorisé son développement. En revanche, l'espèce endogée *H. africanus* était absente des parcelles non-brûlées. Cette espèce qui a une capacité de reproduction élevée est connue pour prospérer davantage dans les milieux perturbés, comme *R. omodeoi*, mais également dans les milieux ouverts (Tondoh et Lavelle, 2005). *H. africanus* est une espèce pérégrine qui est même utilisée comme indicateur des sols dégradés en Afrique subsaharienne (Hauser et al., 1998; Tondoh et al., 2007).

La richesse spécifique observée dans la présente étude ( $S = 10$ ) est similaire à celle rapportée par Tondoh (1997) et supérieure à celle ( $S = 8-9$ ) rapportée par Lavelle (1978). Quant à l'indice de diversité de Shannon-Wiener (1,43), il est légèrement inférieur à celui ( $H' = 1,5$ ) rapporté par Lavelle (1978) et inférieur à celui ( $H' = 2,25$ ) par Tondoh (1997). Lavelle (1978) puis Tondoh (1997) avaient récolté l'espèce *M. lamtoiana* sur un site protégé du feu, ce qui ne fut pas le cas dans notre étude. On pourrait expliquer cette absence par une baisse continue de la population de cette espèce dans la réserve dans la mesure où

Tondoh (1997) avait déjà rapporté une baisse notable entre 1972 et 1995, passant de 2,4 ind.  $m^{-2}$  à moins de 1 ind.  $m^{-2}$ . L'espèce a néanmoins été signalée dans des études relativement récentes dans la réserve de Lamto, notamment par Ehouman et al. (2012) en savane plutôt boisée. Même si la taille du monolithe utilisée dans notre étude peut être considérée comme un facteur explicatif du non-signallement de *M. lamtoiana* (un ver de grande taille), elle a permis tout de même de récolter des individus de cette espèce dans la zone riveraine cultivée, précisément dans les jachères de *Chromolaena odorata* par Koné et al. (2012a,c). Cette explication pourrait s'appliquer à l'espèce *Reginaldia ghanensis*, qui n'a pas été rencontrée dans la présente étude. À l'inverse, les vers de la famille des Ocnerothrilidae ont été signalés dans notre étude et le sont de plus en plus d'ailleurs. Ce sont généralement des vers polyhumiques, de très petite taille (inférieure à 5 mm) et plus difficiles à identifier (Christoffersen, 2008). Ils constituent une des familles les plus abondantes du peuplement de vers de terre dans les parcelles brûlées ou protégées du feu et dans la savane de Lamto en général.

## CONCLUSION

Il ressort de cette étude que l'exclusion du feu sur de long terme a engendré presque un doublement de la densité totale des vers de terre, lequel doublement est dû à une augmentation très significative de la densité des espèces épigées et des vers de la famille des Ocnerothrilidae. En revanche, la biomasse totale n'a pas significativement changé, elle a plutôt légèrement baissé. La première hypothèse est donc partiellement validée. Les endogés n'ont pas été influencés par l'exclusion du feu, notamment au niveau de leurs densité et biomasse. La deuxième hypothèse de l'étude est donc validée. Malgré la levée de la source de perturbation que constitue le feu pendant huit années consécutives, la diversité et l'équitabilité de la communauté des vers de terre n'ont pas significativement changé. La troisième hypothèse n'a donc pas été validée. L'exclusion du feu de mi-saison sèche a favorisé le développement d'une espèce et provoqué la disparition d'une autre. Elle a également induit une réduction drastique des populations de certaines espèces.

Pour avoir des connaissances plus globales des effets de l'exclusion du feu sur les vers de terre, il serait utile d'opposer les parcelles non-brûlées à celles subissant d'autres régimes de feu (feux précoce et tardif). Par ailleurs, il faudrait examiner les interactions entre les vers de terre et les paramètres physiques et chimiques du sol pour mieux appréhender la dynamique de ces organismes sur les sites brûlés et protégés du feu.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient l'équipe de recherche "Ecologie et Gestion durable des Savanes - EGSAV" de l'Université Nangui Abrogoua, Abidjan, pour avoir permis la réalisation de cette étude sur son dispositif expérimental de long terme dans la réserve de Lamto.

## BIBLIOGRAPHIE

- Adjanooun E. (1963). La végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale. Thèse de Doctorat, Faculté des sciences de Paris, 178 p.
- Anderson J.M., Ingram J.S.I. (1993). Tropical Soil Biology and Fertility, a Handbook of Methods, second ed. CAB International, New York. 221 p.
- Arrázola-Vasquez E., Larsbo M., Capowicz Y., Taylor A., Sandin M., Isekog D., Keller T. (2022). Earthworm burrowing modes and rates depend on earthworm species and soil mechanical resistance. *Applied Soil Ecology*, 178, pp. 104-568.
- Baize D. (1988). Guide des analyses courantes en pédologie. INRA, Paris, 172 pp.
- Bernard L., Chapuis-Lardy L., Razafimbelo T., Razafindrakoto., Pablo A.L., Legname E., Poulain J., Brûls T., Donohue M.O., Brauman A., Chotte J.L., Blanchart E. (2012). Endogeic earthworms shape bacterial functional communities and affect organic matter mineralization in a tropical soil. *ISME J.*, 6, pp. 213-222. [PubMed: 21753801].
- Blair J.M. (1997). Fire, N availability and plant response in grasslands: a test of the transient maxima hypothesis. *Ecology*, 78, pp. 2359-2368.
- Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G., Brussard L., Butt K.R., Dai J., Dendooven L., Peres G., Tondoh J.E., Cluzeau D., Brun J.J. (2013). A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science*, 64, pp. 161-182.
- Bouché M.B. (1977). Stratégies lombriciennes. *Ecological Bulletins*, 25, pp. 122-132.
- Bouché M.B. (1972). Lombriciens de France. *Ecologie et Systématique. I.N.R.A. Annales de Zoologie-Ecologie Animale, numéro hors série 72/2*, Paris, 671 p.
- Cardinael R., Guenet B., Biogeosciences T., Dupraz C., Cozzi T., Chenu C. (2018). High organic inputs explain shallow and deep SOC storage in a long-term agroforestry system - combining experimental and modelling approaches. *Biogeosciences*, 15, pp. 297-317.
- César J. (1971). Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Thèse de 3e cycle, Université Paris, 95 p.
- Coleman D.C., Jr, Crossley D.A., Hendrix P.F. (2004). *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press; London. 369 p.
- Colwell R.K. (2015). Statistical Estimate of species Richness and Shared from Samples. Version 7.00. <http://viceroj.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Christoffersen M.L. (2008). A catalogue of the Ocnoderiidae (Annelida, Oligochaeta) from south America. *Italian Journal of Zoology*, 75, pp. 97-107.
- Dosso K., Konaté S., Aidara D., Linsenmair K.E. (2010). Termite diversity and abundance across fire-induced habitat variability in a tropical moist savanna (Lamto, Central Côte d'Ivoire). *Journal of Tropical Ecology*, 26(3), pp. 323-334.
- Douffi K.G.-C., Yao A.C., Koffi K.J., Traoré A.S., Koné M. (2021). Afforestation in response to thermal change in the Forest-Savannah transition of the Lamto scientific reserve, Côte d'Ivoire. *European Journal of Forest Engineering*, 7, pp. 45-56.
- Eisenhauer N. (2010). The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia*, 53, pp. 343-352.
- Ehouman N.M., Seydou T., Dagnogo M. (2012). Co-occurrence of earthworms in Lamto savanna: A null model analysis of community structure. *European Journal of Soil Biology*, 53, pp. 40-47.
- Fragoso C., Lavelle P., Blanchart E., Senapati B.K., Jimenez J.J., Martínez M.A., Decaens T., Tondoh J., Earthworm communities of tropical agroecosystems: Origin, structure and influence of management practices. *In Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*; Lavelle, P., Brussaard, L., Hendrix, P., Eds.; CABI: Wallingford Oxon, UK, 1999, pp. 27-55.
- Fritz H., Duncan P., Gordon I.J., Illius A.W. (2002). Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities. *Oecologia*, 131, pp. 620-625. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0919-3>.
- Gautier L. (1990). Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la réserve de Lamto (sud du V baoulé). *Candollea*, 45, pp. 627-641.
- Gilot C., Lavelle P., Blanchart E., Keli J., Kouassi P., Guillaume G. (1995). Biological activity of soil under rubber plantations in Côte d'Ivoire. *Acta Zoologica Fennica*, 196, pp. 186-189.
- Gobat J.M., Aragno M., Matthey W. (2003). *Le sol vivant*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes. Lausanne, 568 p.
- Graw V., Oldenburg C., Dubovyk O. (2016). Bush encroachment mapping for Africa: Multi-scale analysis with remote sensing and GIS. Discussion Papers 241-266, University of Bonn, Center for Development Research (ZEF). SSRN Electronic Journal. <https://doi.org/10.2139/ssrn.2807811>
- Guéi A.M., Tondoh E.J. (2012). Ecological preferences of earthworms for land-use types in semi-deciduous forest areas, Ivory Coast. *Ecological Indicators*, 18, pp. 644-651.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan. P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, pp. 9.
- Hauser S., Asawalam D.O., Vanlauwe B. (1998). Spatial and temporal gradient of earthworm casting in alley cropping systems. *Agroforestry Systems*, 41, pp. 127-137.
- Knicker H. (2007). How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? *Biogeochemistry*, 85, pp. 95-118.
- Koffi K.F., N'Dri A.B., Lata J.C., Konaté S., Srikanthasamy T., Konan M., Barot S. (2018). Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 35, pp. 1-7. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000391>.
- Koné A.W., Edoukou E.F., Gonnety J.T., N'dri A.N.A., Assemien L.F.E., Angui P.K.T., Tondoh J. (2012a). Can the shrub *Chromolaena odorata* (Asteraceae) be considered as improving soil biology and plant nutrient availability? *Agroforestry Systems*, 85, pp. 233-245. DOI: 10.1007/s10457-012-94975.
- Koné W.A., Edoukou F.E., Tondoh E.J., Gonnety T.J., Angui K.T.P., Masse D. (2012b). Comparative study of earthworm communities, microbial biomass and plant nutrient availability under one-year *Cajanus cajan* (L.) Millsp and *Lablab purpureus* (L.) Sweet cultivations versus natural re-growth in a guinea savanna zone. *Biology and Fertility of Soils*, 48, pp. 337-347.
- Koné A.W., Edoukou E.F., Orendo-Smith R., Tondoh J. (2012c). Earthworms in *Chromolaena odorata* (L.) King and Robinson (Asteraceae) fallows along a chronosequence: Changes in community structure and identification of persistent and indicator species. *Pedobiologia*, 55, pp. 193-201.
- Koné A.W., Kassin E.K., Ettien J.B.D., Konaté Z., Gnahoua G.M. (2020). Le carbone des sols des zones de forêts et de savanes en Côte d'Ivoire : Impacts de *Chromolaena odorata* et des légumineuses. *In: Chevallier T., Razafimbelo T.M., Chapuis-Lardy L., Brossard M. (Eds) Carbone des sols en Afrique. Impacts des usages des sols et des pratiques agricoles*. FAO/IRD Editions, Rome/Marseille, pp. 191-208.
- L'Hôte Y., Mahé G. (2012). Annual Rainfall Map of Africa. IRD.

- Lalthanzara H., Zodinpui B. (2021). Earthworm population dynamics in traditional slash and burn cultivation in Mizoram, Northeast India. *Journal of Environment and Biology*, 42, pp. 128-134.
- Laris P., Wardell D.A. (2006). Good, bad or "necessary evil"? Reinterpreting the colonial burning experiments in the savanna landscapes of West Africa. *The Geographical Journal*, 172, pp. 271-290. doi:10.1111/j.1475-4959.2006.00215.x.
- Lavelle P. (1978) Les vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Peuplements populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse de Doctorat, Université Paris 6, 301 p.
- Lavelle P. (1981). Stratégies de reproduction chez les vers de terre. *Acta Oecologica*, 2, pp.117-133.
- Lavelle P. (1997). Faunal activities and soil processes: adaptative strategy that determine ecosystem function. *Advance in Ecological Research*, 27, pp. 97-101.
- Louppe D., Ouattara N., Coulibaly A. (1995). The effects of bush fires on vegetation: the Aubreville fire plots after 60 years. *Commonwealth Forestry Review*, 74, pp. 288-292.
- N'Dri A. B., Soro T.D., Gignoux J., Dosso K., Koné M., Koné N.A., N'Dri J.K., Barot S. (2018). Season affects fire behavior in annually burned humid savanna of West Africa. *Fire Ecology*, 14, pp. 6.
- N'Dri A.B., Kpangba P.K., Werner A.P., Koffi F.K., Bakayoko A. (2022). The response of sub-adult savanna trees to six successive annual fires: An experimental field study on the role of fire season. *Journal of Applied Ecology*, 59, pp. 1347-1361. DOI: 10.1111/1365-2664.14149.
- Pelosi C., Bertrand M., Makowski D., Roger-Estrade J. (2008). WORMDYN: A model of *Lumbricus terrestris* population dynamics in agricultural fields. *Ecological Modelling*, 218, pp. 219-234.
- Philips H.R.P., Guerra C.A., Bartz M.L.C., Briones M.J.I., Brown G., Crowther T.W., Ferlian O., Gongalsky K.B., van den Hoogen J., Krebs J., Orgiazzi A., Routh D., Schwarz B., Bach E.M., Bennett J., Brose U., Decaëns T., König-Ries B., Loreau M., Mathieu J., Mulder C., Van der Putten W.H., Ramirez K.S., Rillig M.C., Russell D., Rutgers M., Thakur M.P., Vries F.T., Wall D.H., Wardle D.A., Arai M., Ayuke F.O., Baker G.H., Beauséjour R., Bedano J.C., Birkhofer K., Blanchart E., Blossey B., Bolger T., Bradley R.L., Callaham M.A., Capowiez Y., Caulfield M.E., Choi A., Crotty F.V., Dávalos A., Diaz Cosin D.J., Dominguez A., Duhour A.E., Eekeren van N., Emmerling C., Falco L.B., Fernández R., Fonte S.J., Fragoso C., Franco A.L.C., Fugère M., Fusilero A.T., Gholami S., Gundale M.J., Gutiérrez López M., Hackenberger D.K., Hernández L.M., Hishi T., Holdsworth A.R., Holmstrup M., Hopfensperger K.N., Huerta Lwanga E., Huhta V., Hurisso T.T., Iannone III B.V., Iordache M., Joschko M., Kaneko N., Kanianska R., Keith A.M., Kelly C.A., Kernecker M.L., Klaminder J., Koné A.W., Kooch Y., Kukkonen S.T., Lalthanzara H., Lammel D.R., Lebedev I.M., Li Y., Jesus Lidon J.B., Lincoln N.K., Loss S.R., Marichal R., Matula R., Moos J.H., Moreno G., Morón-Ríos A., Muys B., Neiryneck J., Norgrove L., Novo M., Nuutinen V., Nuzzo V., Rahman P.M., Pansu J., Paudel S., Pérès G., Pérez-Camacho L., Piñeiro R., Ponge J.F., Rashid M.I., Rebollo S., Rodeiro-Iglesias J., Rodríguez M.Á., Roth A.M., Rousseau G.X., Rozen A., Sayad E., Van-schaik L., Scharenbroch B.C., Schirrmann M., Schmidt O., Schröder B., Seeber J., Shashkov M.P., Singh J., Smith S.M., Steinwandter M., Talavera J.A., Trigo D., Tsukamoto J., Valença A.W., Vanek S.J., Virto I., Wackett A.A., Warren M.W., Wehr N.H., Whalen J.K., Wironen M.B., Wolters V., Zenkova I.V., Zhang W., Cameron E.K., Eisenhauer N. (2019). Global distribution of earthworm diversity. *Science*, 366, pp. 480-485.
- Puig H. (2001). La forêt tropicale humide. Ed Belin ; Paris. 447 p.
- Riou G. (1974). Les sols de la savane de Lamto. *Cherch. Lamto N° spécial (2e partie) : Les caractéristiques du milieu physique*. In : *Bulletin de Liaison*, pp. 5-39.
- Sankaran M., Hanan N.P., Scholes R.J., Ratnam J., Augustine D.J., Cade B.S., Gignoux J., Higgins S.I., Le Roux X., Ludwig F., Ardo J., Banyikwa F., Bronn A., Bucini G., Caylor K.K., Coughenour M.B., Diouf A., Ekaya W., Feral C.J., February E.C., Frost P.G.H., Hiernaux P., Hrabar H., Metzger K.L., Prins H.H.T., Ringrose S., Sea W., Tews J., Worden J., Zambatis N. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438, pp. 846-849.
- Scholtz R., Donovan V.M., Strydom T., Wonkka C., Kreuter U.P., Rogers W.E., Taylor C., Smit I.P.J., Govender N., Trollope W., Fogarty D.T., Twidwell D. (2022). High intensity fire experiments to manage shrub encroachment: lessons learned in South Africa and the United States. *African Journal of Range & Forage Science*, 39, pp. 148-159.
- Soro Y., N'Dri A.B., Bakayoko A., Gignoux J. (2018). Analyse de la végétation dans un écotone forêt-savane d'Afrique de l'Ouest dans un contexte de boisement des savanes. *Revue de l'Environnement et de la Biodiversité-PASRES*, 3, pp. 54-72.
- Soro T.D., Kone M., N'Dri A.B., N'Datchoh E.T. (2021). Identified main fire hotspots and seasons in Côte d'Ivoire (West Africa) using MODIS fire data. *South Africa Journal of Science*, 117, pp. 1-13. <https://doi.org/10.17159/sajs.2021/7659>.
- Stevens N., Lehmann C.E.R., Murphy B.P., Durigan G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 23, pp. 235-244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>.
- Tiemoko D.T., Yoroba F., Diawara A., Kouadio K., Kouassi B.K., Yapo A.L.M. (2020). Understanding the local carbon fluxes variations and their relationship to climate conditions in a Sub-Humid Savannah-Ecosystem during 2008-2015: Case of Lamto in Côte d'Ivoire. *Atmospheric climate Science*, 10, pp. 186-205.
- Tondoh E.J. (1997). Démographie et fonctionnement des populations du ver de terre *Hyperiodrilus Africanus* (Eudrilidae) dans une savane protégée du feu en moyenne Côte d'Ivoire. Thèse de Doctorat, Université Paris 6, pp. 38-48.
- Tondoh E.J. (2006). Seasonal changes in earthworm diversity and community structure in Central Côte d'Ivoire. *European Journal of Soil Biology*, 42, pp. 334-340.
- Tondoh E.J., Lavelle P. (2005). Population dynamics of *Hyperiodrilus africanus* (Oligochaeta, Eudrilidae) in Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 21, pp. 1-8.
- Tondoh E.J., Monin M.L., Tiho S., Csuzdi C. (2007). Can earthworms be used as bioindicators of land-use perturbation in semi-deciduous forest? *Biology and Fertility of Soils*, 43, pp. 585-592.
- Tondoh E.J., Guéi A.M., Csuzdi C., Okoth P. (2011). Effect of land-use on the earthworm assemblages in semi-deciduous forest of Central-West Ivory Coast. *Biodiversity Conservation*, 20, pp. 169-184.
- Warde D., Bardgett D.R., Klironomos J., Setälä H., Putten W.H.V., Wall D.H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, pp. 1629-33.
- Wellnitz T., Barlow J.L., Dick C.M., Shaurette T.R., Johnson B.M., Wesley T., Weiher E. (2020). Campsites, forest fires, and entry point distance affect earthworm abundance in the Boundary Waters Canoe Area Wilderness. *PeerJ* 8:e8656. <https://doi.org/10.7717/peerj.8656>.
- Yeboué K.S. (2020). Impact des traitements de feu sur la dynamique des principales espèces végétales en savane Guinéenne (Lamto : Côte d'Ivoire). *Master 2*, 44 p.