

INFLUENCE A MOYEN TERME DE LA PERIODE DE BRULIS DE LA SAVANE SUR LES ACTIVITES MICROBIENNES ET L'AZOTE MINERAL DU SOL DANS LA RESERVE DE LAMTO (COTE D'IVOIRE)

R. GUY YAPO^{1*}, W. ARMAND KONE¹, N. LOUIS KONAN¹, G. H. J. VANESSA TIAMOU-SIAGBE², Y. BERNARD KOFFI¹, B. AYA N'DRI³, EDMOND HIEN⁴

¹UR 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

²Laboratoire d'Ecologie et Développement Durable (LEED) / Laboratoire Biologie et Cytologie Animale, UFR Sciences de la Nature, Pôle de Recherche Ecologie et Développement Durable, Université NANGUI ABROGOUA, 02 BP 801 Abidjan 02, Côte d'Ivoire.

³Laboratoire d'Ecologie et de Développement Durable (LEDD)/Laboratoire de Botanique et Valorisation de la Diversité Végétale (LaB-VDiV), UFR Sciences de la Nature, Université NANGUI ABROGOUA, 02 BP 801 Abidjan 02 Abidjan, Côte d'Ivoire

⁴UFR Sciences de la Vie et de la Terre, Université Ouaga I Pr Joseph KI ZERBO, 03 BP 7021 Ouagadougou 03, Burkina Faso / UMR 210 Eco & Sols, IRD, 01 BP 182 Ouagadougou 01, Burkina Faso.

*Auteur correspondant : email : yapoguy69@gmail.com Tél : +225 05 55 55 20 36

RESUME

L'activité biologique est un aspect clé de la durabilité des écosystèmes de savanes. Cette étude effectuée dans la réserve de Lamto (Centre de la Côte d'Ivoire) a pour objectif d'examiner l'impact de différentes périodes de mise à feu de savane sur les teneurs en matière organique et en azote minéral et les propriétés microbiennes du sol. Les traitements considérés étaient : FP, FMS, FT et NB, correspondant respectivement aux parcelles de feu précoce, de mi-saison sèche, tardif et la parcelle témoin non brûlée. Le feu a été appliqué successivement en 2013-2014, 2014-2015 et 2015-2016. Les échantillons de sol (profondeur 0-20 cm) ont été prélevés au cours de la petite saison des pluies, en septembre 2016, pour évaluer les teneurs en carbone organique du sol (COS), en azote total et minéral et quelques propriétés microbiennes. Les teneurs en COS, en N total et en nitrate, la biomasse microbienne-C, la respiration spécifique et la fluorescéine diacétate n'ont pas été influencés significativement par la période d'application du feu. Par contre, la minéralisation du carbone était deux fois plus élevée sur FMS que sur FP. La valeur sur NB était intermédiaire de celles des parcelles brûlées. La β -glucosidase était plus élevée sur FT que sur NB et les autres parcelles brûlées. L'activité phosphatasique et la teneur en ammonium ont baissé sous FMS et FT. Le ratio $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ était moins déséquilibré sur FMS et FT que sur NB. Après trois ans, la minéralisation de la matière organique du sol s'est en général avérée plus intense sur FT suivi de FMS.

Mots clés : Carbone organique du sol, Activités microbiennes, Activités enzymatiques, Saisons de feu, Savane Guinéenne

ABSTRACT

MID-TERM RESPONSES OF SOIL MICROBIAL ACTIVITIES AND MINERAL NITROGEN TO VARYING TIMES OF SAVANNA BURNING IN LAMTO (IVORY COAST)

Soil biological activity is key to the sustainability of tropical savannas, which commonly undergo fires. This study was carried out in the Lamto Reserve (Central Ivory Coast) to assess the mid-term (3-year) responses of soil microbial activities, organic carbon (SOC) and mineral nitrogen to varying time of burning over the dry season. The experiments included four treatments: early-dry season fire plot (EDS), mid-dry season fire plot (MDS) and late-dry season fire plot (LDS), and an unburned control plot. Soil samples (0-20 cm depth)

were collected to determine SOC and total and mineral nitrogen concentrations, microbial biomass-C (MBC) and activities. Results showed that concentrations of SOC, total nitrogen and nitrate, MBC, specific respiration and fluorescein di-acetate were not affected by the time of burning. Carbon mineralization was twice higher under MDS fire than under EDS fire. The control plot showed an intermediate value, which did not significantly differ from those on the burned plots. The β -glucosidase activity was higher in LDS than in the control and the other burned plots. The acid phosphatase and concentration of ammonium decreased in burned plots, particularly LDS and MDS. The $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ ratio, which was unbalanced and in favour of ammonium in the control plot (0.20) was not modified by EDS (0.17); the imbalance was lessened under MDS (0.32) and LDS (0.41) fires. After three years, soil organic matter mineralization appeared to be more intense under FT followed by FMS fires.

Keywords : Soil organic carbon, Microbial activities, Enzymatic activities, Nitrate/Ammonium ratio; Savanna fires, Guinean savanna

INTRODUCTION

Les micro-organismes du sol sont les principaux acteurs du fonctionnement et de la durabilité des écosystèmes du sol parce qu'ils contrôlent la dégradation de matière organique et les flux et les quantités de carbone du sol et nutriments par décomposition, minéralisation et immobilisation (Corbin, 2012 ; Koné et Yao, 2021). Leur efficacité dans le cycle des nutriments est d'une grande importance, en particulier dans les sols argileux à faible activité et à texture sableuse (Docherty *et al.*, 2012 ; Koné *et al.*, 2012 ; Koné *et al.*, 2021) ; or cette efficacité dépend de leur état physiologique (Kallenbach *et al.*, 2016). Les microorganismes du sol sont très sensibles aux perturbations d'origines naturelles ou anthropiques tels que les feux de brousse, qui ont fait l'objet de plusieurs études en zone tropicales (Docherty *et al.*, 2012 ; Maksimova *et al.*, 2017 ; Koné *et al.*, 2021). Les tendances étaient contrastées, tant elles sont fonction des études et des paramètres microbiens considérés (Wüthrich *et al.*, 2002 ; Docherty *et al.*, 2012 ; Fontúrbel *et al.*, 2012 ; Maksimova *et al.*, 2017). Un certain nombre a examiné l'influence de l'intensité du feu sur les paramètres microbiens du sol (Wüthrich *et al.*, 2002 ; Docherty *et al.*, 2012) mais rares sont les études qui ont porté leur intérêt sur l'influence de la période de mise à feu au cours de la saison des feux, c'est-à-dire la saison sèche.

Le feu est un outil qui permet de maintenir les écosystèmes de savanes et la biodiversité associée (Romero-Ruiz *et al.*, 2010). Dans la réserve de Lamto, pour conserver l'écosystème savane, la mise à feu de la savane a été initiée et est maintenue depuis 1962. Elle a lieu au milieu de la saison sèche (N'Dri *et al.*, 2018),

d'où le nom de feu de mi-saison sèche. Toutefois, cette savane est sujette à un boisement de plus en plus signalé (Gautier, 1990 ; Douffi *et al.*, 2021 ; N'Dri *et al.*, 2022) comme c'est le cas ailleurs dans le monde dans d'autres savanes (Graw *et al.*, 2016 ; Stevens *et al.*, 2017). Ceci pourrait résulter en un changement de physionomie qui pourrait être irréversible (Scholtz *et al.*, 2022). Depuis 2013, d'autres périodes de mise à feu sont en cours d'expérimentation dans la réserve avec pour but de trouver une période permettant de conserver la savane en jugulant le boisement (N'Dri *et al.*, 2018 et 2022). Ce sont les feux précoces et tardifs, appliqués respectivement au début et à la fin de la saison sèche. Cette diversification des périodes de mise à feu de la savane pourrait conduire à une diversité d'impact sur le fonctionnement du sol en général et sur les activités microbiennes et enzymatiques, le stockage du carbone et la disponibilité de l'azote dans le sol qu'il conviendrait d'examiner. En effet, lors de son passage, le feu peut consumer de façon brutale une quantité de biomasse estimée à 2-4 ha^{-1} en zone soudanienne et 6-8 ha^{-1} dans les savanes guinéennes (Poilecot et Loua, 2009), réduisant drastiquement le potentiel de stockage de carbone dans le sol. Par ailleurs, une augmentation de la minéralisation de l'azote du sol peut se produire (Docherty *et al.*, 2012), conduisant à une plus grande concentration de nitrate, connu pour être facilement perdu de la rhizosphère par lixiviation ou dénitrification (Scherer-Lorenzen *et al.*, 2003). Le niveau de minéralisation de l'azote renseigne ainsi sur le fonctionnement biologique du sol, la dynamique de la matière organique, le cycle de l'azote dans l'écosystème et le niveau de disponibilité en azote pour les plantes.

La présente étude vise donc à examiner l'impact des différents périodes de mise à feu

expérimentées dans la savane de Lamto sur les propriétés microbiennes du sol, les teneurs en matières organiques et en azote minéral. Il s'agit plus spécifiquement d'examiner l'effet sur (i) les teneurs de sol en carbone organique et en azote total, (ii) les teneurs en azote minéral et les ratios nitrate/ammonium, (iii) la biomasse microbienne, la minéralisation du carbone et la respiration spécifique du sol et (iv) les activités enzymatiques que sont la β -glucosidase (β -glu), la phosphatase acide et la fluorescéine diacétate (FDA). Les résultats pourraient guider les gestionnaires dans les choix d'options de gestion de la savane qui préservent sa fonction de stockage de carbone du sol tout en maintenant la densité de ligneux optimale.

ZONE, MATERIEL ET METHODES D'ETUDE

ZONE D'ETUDE

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 (Figure 1). Elle est située, à la pointe du « V Baoulé » dans la zone de savane préforestière (Adjanohoun, 1964) à la limite de la forêt dense semi-décidue. C'est une mosaïque savane-forêt constituée de galeries forestières riveraines du fleuve Bandaman, des lambeaux de forêts denses semi-décidues et une savane à rôniers (Soro *et al.*, 2018). La strate herbacée est faite de graminées dominées par des andropogonées (*hypparrhenia diplandra* et *hypparrhenia smithiana*) (Koffi *et al.*, 2018). La strate ligneuse est dominée par *Borassus aethiopum* Mart (Arecaceae), *Crossopteryx febrifuga* (Afzel Ex G. Don) Benth. (Rubiaceae), *Piliostigma thonningii* (Schum) (Cesalpiniaceae), *Bridelia ferruginea* Benth. (Euphorbiaceae), *Cussonia barteri* A. Rich. (Araliaceae), *Terminalia schimperiana* Hochst. (Combretaceae), Planch., ex Benth. *Annona senegalensis* Pers. (Annonaceae) (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 sols sont des Ferralsols ayant teneur élevée en sesquioxyde, le granite étant le substratum rocheux principal. Les couches supérieures sont généralement de texture sableuse (60 à 80 % des éléments ont une taille supérieure à 500 μ m) et pauvres en argiles. Ces argiles sont constituées d'illites et de kaolinites peu cristallisées, à faible capacité d'adsorption (Riou, 1970). La teneur en carbone organique du sol est en moyenne de 10 g Ckg⁻¹ en savane et 20 g Ckg⁻¹ en forêt (Koné *et al.*, 2020).

DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Cette étude a été effectuée sur un dispositif expérimental mis en place en 2013 par l'équipe de recherche EGSAV (Écologie et gestion durable des écosystèmes de savanes). Il est composé de trois sites que sont " Marigot salé ", " Plateau " et " Piste du Nord " dispersés dans la savane de Lamto et distants les uns des autres de 2 à 5 km (N'Dri *et al.* 2018). Ces sites ont été établis dans la zone non protégée du feu. Antérieurement, ils étaient donc sujets aux feux annuels (depuis 1962, au lendemain de la création de la station de Lamto). Le choix de ces sites a permis de prendre en compte l'hétérogénéité de la savane. Chaque site comprenait quatre types de parcelles, une parcelle témoin maintenue non-brûlée (NB) et trois parcelles brûlées correspondant respectivement à trois périodes de mise à feu : une parcelle brûlée en novembre, début de saison sèche (feu précoce – FP), une parcelle brûlée en janvier, mi-saison sèche (feu de mi-saison - FMS), et une parcelle brûlée en mars, fin de saison sèche (feu tardif – FT). Ces parcelles ont été traitées ainsi pendant trois années successives. Les parcelles avaient pour dimensions 100 m x 50 m, séparées par un pare-feu de 30 m. Chaque site était ceinturé par un pare-feu de 10 m de large (Figure 2). Les moyennes de la quantité de litière, du temps de résidence, de la vitesse de propagation des flammes au sol et de la température du feu sont présentées dans le Tableau 1.

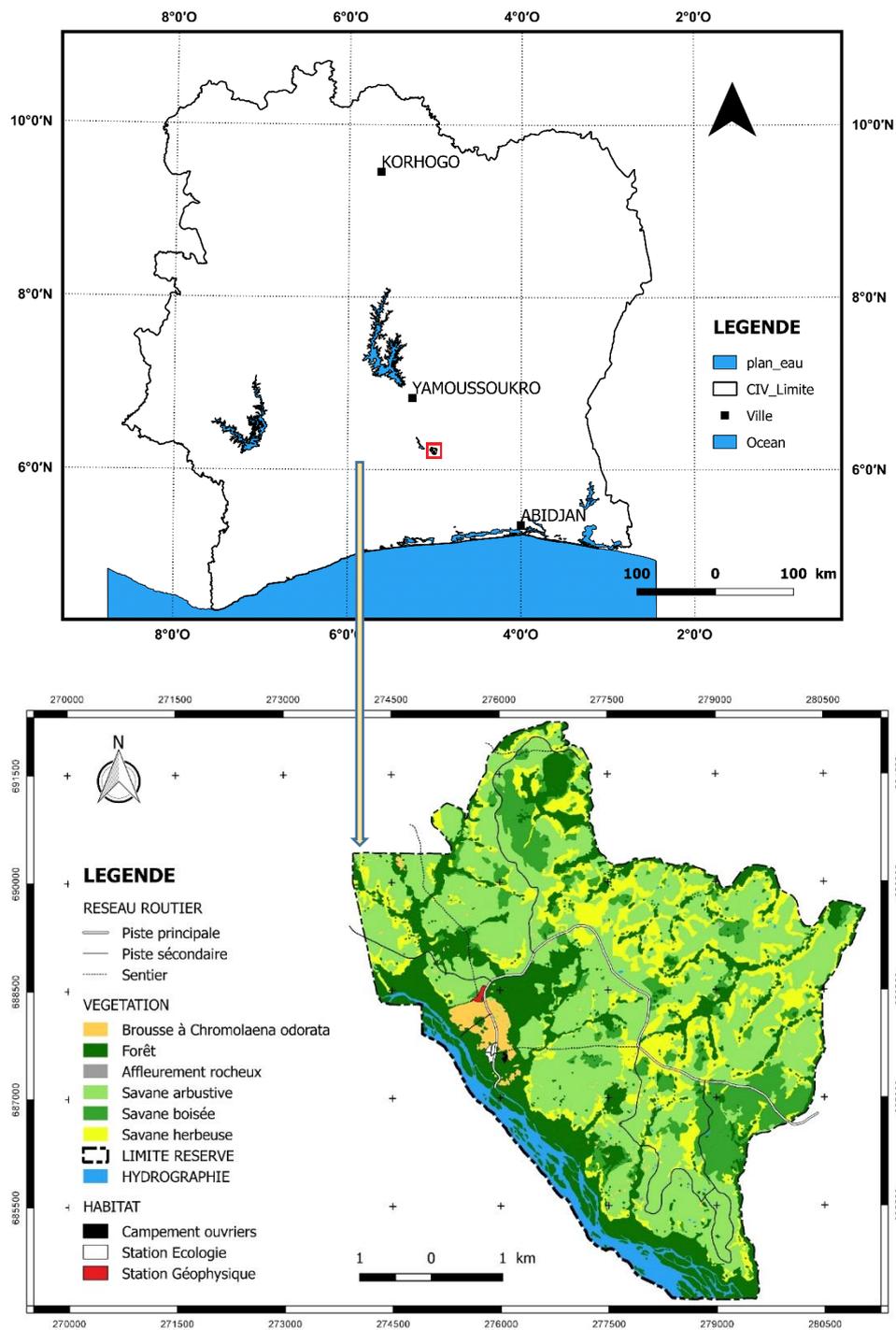


Figure 1 : Carte de la situation géographique du milieu d'étude.

Location of the study area.

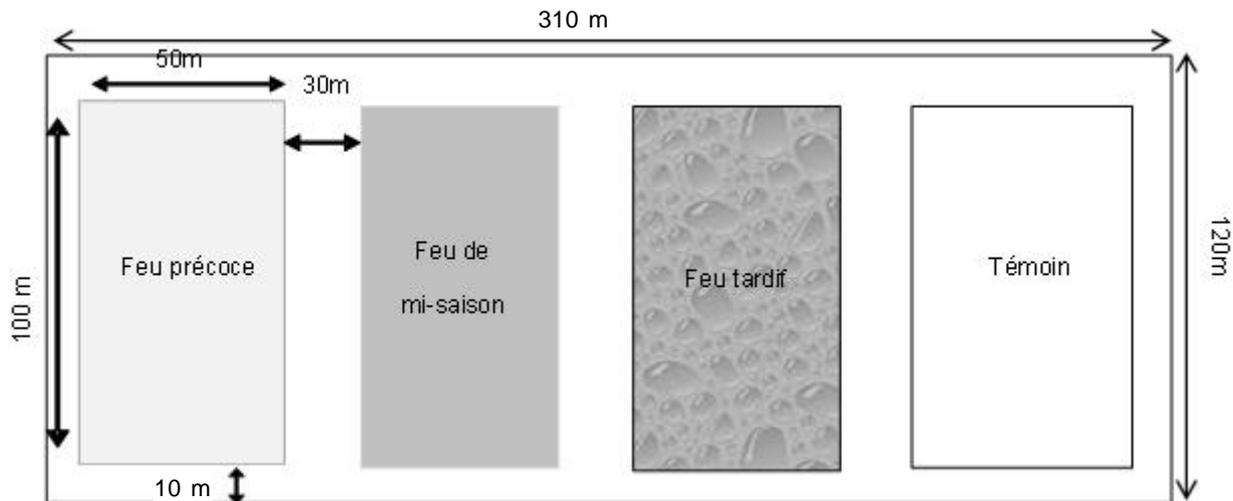


Figure 2 : Dispositif expérimental établi sur chacun des trois sites d'étude.

Experimental design established on the three study sites.

Tableau 1 : Valeurs moyennes des quantités de litières et de quelques caractéristiques du feu sur les parcelles brûlées.

Three-year mean values of litter stock and selected fire attributes measured on the burned plots.

Parcelles brûlées	Litière (kg m ⁻²)	Temps de résidence (ms ⁻¹)	Température (°C)
Feu précoce	0,15	2,62	506,27
Feu de mi-saison sèche	0,16	1,91	610,89
Feu tardif	0,17	2,38	569,58

Source : N'Dri *et al.*, 2018

ECHANTILLONNAGE DU SOL

Après trois saisons de feux annuels, l'échantillonnage du sol a eu lieu en 2016 en début de petite saison des pluies, étant donné que l'activité biologique du sol est maximale pendant les périodes humides (Anderson et Ingram, 1993). Par ailleurs, ce mois de septembre correspond à une période où la biomasse herbeuse est uniforme et proche de son maximum sur toutes les parcelles. Les échantillons de sol ont été prélevés sur un transect de 111 m de long superposé à une diagonale. Ils ont été prélevés dans la couche 0-20 cm en cinq points équidistants de 10 m. Les cinq échantillons élémentaires issus de ces points ont été mélangés pour obtenir un échantillon composite de par parcelle. Une partie de cet échantillon a été séchée à l'ombre pendant 7 jours, tamisée à 2 mm et conservée dans un sachet plastique pour des analyses

chimiques. Une autre a été conservée au réfrigérateur à 4°C pour les analyses microbiennes.

DETERMINATION DES PARAMETRES CHIMIQUES DU SOL

Les paramètres chimiques du sol analysés étaient le pH, les teneurs en carbone, azote totale et en azote minéral. Les teneurs de C total (équivalant au carbone organique du sol dans la zone d'étude) et de N total dans le sol ont été déterminés par combustion sèche avec un analyseur CHN (EA1112 Thermo Finnigan Series, France). L'azote minéral a été extrait à partir d'un échantillon de 30 g de sol dans 100 ml d'une solution de KCl 1 M puis l'ensemble a été agité pendant 30 min. Les fractions (ammoniac et nitrate) ont été dosées par colorimétrie en flux continu (Bremner, 1965). Le rapport C/N et les ratios NO₃⁻/NH₄⁺ et NO₃⁻ :

($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) ont été également déterminés. Le pH du sol a été déterminé à l'aide d'une électrode en verre dans un rapport sol/eau de 1/2,5 (Baize 1988).

DETERMINATION DES PARAMETRES MICROBIENS

Les paramètres microbiens déterminés sont la biomasse microbienne (BMC), la respiration basale, le quotient métabolique microbien (qCO_2) ainsi que le rapport BMC/COS. La biomasse microbienne (BMC) a été mesurée à l'aide de la méthode de fumigation-extraction au chloroforme (Amato et Ladd, 1988). Le rapport BMC/COS, un indicateur de l'efficacité d'utilisation du carbone par les microorganismes a été calculé. La minéralisation en carbone (C_{min}) a été mesurée selon la méthode d'Anderson et Domsch (2010). L'activité fonctionnelle ou l'état écophysiologique de la communauté microbienne du sol a été estimée à partir du quotient métabolique microbien (qCO_2) calculé comme le rapport de la respiration basale à la biomasse microbienne.

DETERMINATION DES ACTIVITES ENZYMATIQUES

Les activités enzymatiques déterminés étaient la β -glucosidase, la phosphatase acide et la Fluorescéine Di-Acétate (FDA). L'activité β -Glucosidase a été déterminée selon la méthode décrite par Hayano (1973) et celle de la phosphatase acide a été mesurée selon la méthode décrite par Tabatabai et Bremner (1969) par quantification spectrophotométrique du para-nitrophenol (PNP) à 410 nm. Ces activités enzymatiques ont été déterminées par rapport au poids sec des sols (sol séché à 105 °C / 24 h). L'hydrolyse de la Fluorescéine di-acétate (FDA) (3'6'-diacetyl-fluorescéine ; FDA) a été déterminée selon la méthode d'Adam et

Duncan (2001). La quantité de fluorescéine libérée par hydrolyse de la FDA a été mesurée par colorimétrie à une longueur d'ondes de 490 nm.

ANALYSES STATISTIQUES

Les tests statistiques et les graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R version 4.2.1 (R Core Team, 2022). Le niveau de signification a été fixé au seuil $\alpha = 5\%$ pour l'ensemble des tests effectués. Compte tenu du nombre de répétitions ($n = 3$), les comparaisons de moyennes ont été faites à l'aide du test de Kruskal-Wallis. Lorsque les différences étaient significatives, les moyennes ont été comparées deux-à-deux à l'aide du test U de Mann-Whitney afin d'établir les groupes homogènes. Des tests de régressions multiples ont été réalisés pour évaluer l'influence des caractéristiques chimiques sur les paramètres microbiens du sol. L'équation de la régression était comme suit:

$$Y = \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n + \alpha$$

où Y est une variable microbienne donnée, X1 à Xn des paramètres chimiques du sol, β_1 à β_n les coefficients de régression partiels respectifs et α , la constante.

RESULTATS

EVOLUTION DE L'ACIDITE ET DU STATUT ORGANIQUE DU SOL

Après trois applications annuelles de feu, ni l'acidité, ni les paramètres relatifs à la matière organique du sol n'ont été significativement influencés par la période de mise à feu (Tableau 2). La même tendance est observée au niveau de l'humidité du sol.

Tableau 2 : Acidité et paramètres relatifs à la matière organique du sol (moyenne \pm erreur standard) sur les différents traitements.

Soil acidity and organic status (mean \pm standard error) on the treatments.

Paramètres du sol	Types de parcelles				p-value
	NB	FP	FMS	FT	
pH	6,6 \pm 0,03 ^a	6,6 \pm 0,12 ^a	6,6 \pm 0,05 ^a	6,6 \pm 0,06 ^a	0,82
COS (g kg ⁻¹)	10,23 \pm 0,08 ^a	9,69 \pm 0,35 ^a	11,16 \pm 1,77 ^a	9,67 \pm 0,71 ^a	0,68
N total (g kg ⁻¹)	0,86 \pm 0,04 ^a	0,92 \pm 0,06 ^a	0,95 \pm 0,05 ^a	0,86 \pm 0,00 ^a	0,48
C/N	11,95 \pm 0,58 ^a	10,64 \pm 1,04 ^a	11,68 \pm 1,21 ^a	11,24 \pm 0,83 ^a	0,77

COS : carbone organique du sol ; NB : parcelles non-brûlées ; FP : parcelles de feu précoce ; FMS : parcelles de feu de mi-saison sèche ; FT : parcelles de feu tardif. Les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil α de 0,05 dans la ligne considérée.

COS: soil organic carbon; NB: unburned plots; FP: early-dry season fire plots; FMS: mid-dry season fire plots; FT: late-dry season fire plots. In the same row; mean values assigned with the same letter are not significantly different at $\alpha = 0.05$ level.

AZOTE MINÉRAL DU SOL

La teneur du sol en ammonium a varié significativement entre les périodes de mise à feu. Par rapport au témoin, elle n'a pas été influencée par le feu précoce alors qu'elle a baissé sous l'action des feux tardif et de mi-saison sèche (Tableau 3). La même tendance a été observée pour la teneur en azote minéral

totale qui a par ailleurs montré une réduction plus prononcée sous le feu de mi-saison sèche que sous le feu tardif. La teneur en nitrate, les ratios $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ et $\text{NO}_3^-/(\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-)$ n'ont pas été significativement modifiés par les feux même si ces paramètres avaient tendance à afficher des valeurs plus élevées dans les parcelles de feu tardif.

Tableau 3 : Fractions de l'azote minéral du sol et ratios (moyenne \pm erreur standard).

Soil nitrogen fractions and ratios ((mean \pm standard error).

Paramètres de N minéral	Types de parcelles				p-value
	NB	FP	FMS	FT	
NH_4^+ (mg kg^{-1} sol)	33,6 \pm 2,6b	32,4 \pm 1,7b	18,8 \pm 5,6a	21,1 \pm 2,7a	0,03
NO_3^- (mg kg^{-1} sol)	6,6 \pm 1,7a	5,3 \pm 1,7a	4,9 \pm 0,6a	8,5 \pm 0,4a	0,25
$\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ (mg kg^{-1} sol)	40,2 \pm 2,5c	37,7 \pm 1,5c	23,7 \pm 5,7a	29,6 \pm 3,1b	0,04
$\text{NO}_3^- : \text{NH}_4^+$	0,20 \pm 0,05a	0,17 \pm 0,06a	0,32 \pm 0,10a	0,41 \pm 0,04a	0,12
$\text{NO}_3^- : (\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-)$	16,5 \pm 4,0a	13,9 \pm 4,6a	23,5 \pm 5,8a	29,0 \pm 1,9a	0,13

NB : parcelles non-brûlées ; FP : parcelles de feu précoce ; FMS : parcelles de feu de mi-saison sèche ; FT : parcelles de feu tardif. Sur chaque ligne, les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil α de 0,05.

NB: un burned plots; FP: early dry season fire plots; FMS: mid-dry season fire plots; FT: late dry season fire plots. In the same row, mean values assigned with the same letter are not significantly different at $\alpha = 0.05$ level.

PARAMETRES MICROBIENS DU SOL

Biomasse microbienne et vitesse de minéralisation du carbone

La biomasse microbienne (BMC) n'a pas varié significativement entre les traitements ($p = 0,49$) (Figure 3a) ; il en était de même du rapport BMC/COS ($p = 0,31$) (Figure 3b). En revanche, la quantité de CO_2 émise au bout de 7 jours (Figure 4) a varié entre les périodes de mise à feu ($p =$

0,04). Elle était plus élevée sur les parcelles de feu de mi-saison sèche que sur les parcelles de feu précoce. Par rapport aux parcelles non brûlées, la quantité de CO_2 dégagée a augmenté sur les parcelles de feu de mi-saison sèche mais pas significativement. Elle a baissé sur les deux autres parcelles brûlées mais non plus pas significativement. Le quotient respiratoire ($q\text{CO}_2$) n'a été modifié par aucun traitement de feu ($p = 0,27$), les valeurs sur les parcelles brûlées étaient similaires (Figure 5).

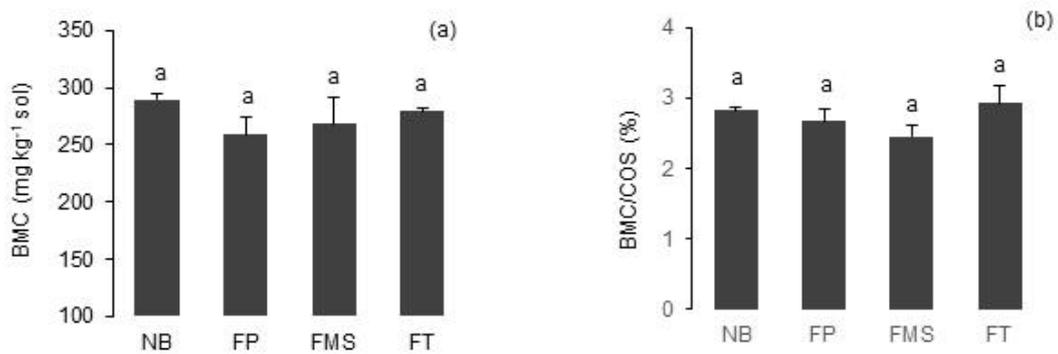


Figure 3 : Biomasse microbienne (a) et rapport biomasse microbienne/Carbone organique du sol (b) dans les différents types de parcelles.

Soil microbial biomass (a) and ratio of microbial biomass-to-soil (b) organic carbon in the different types of plots.

NB : parcelles non brûlées ; FP : parcelles de feu précoce ; FMS : parcelles de feu de mi-saison sèche; FT : parcelles de feu tardif. Les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil α de 0,05. Les barres représentent les erreurs standard.

NB: unburned plots; FP: early dry season fire plots; FMS: mid-dry season fire plots; FT: late dry season fire plots. Mean values assigned with the same letter are not significantly different at $\alpha = 0.05$ level. Bars denote standard error.

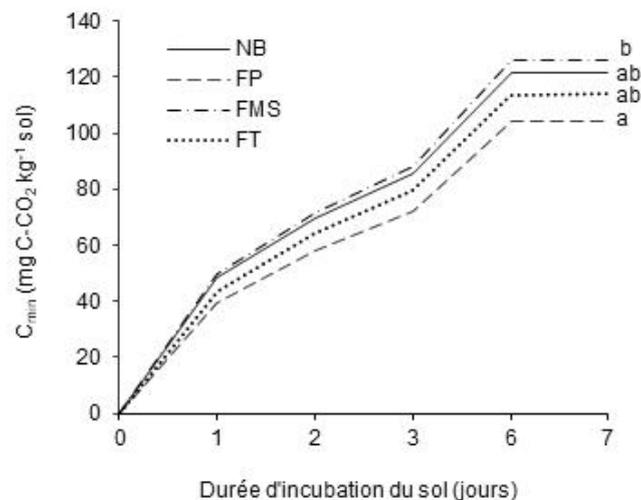


Figure 4 : Minéralisation du carbone du sol dans les différents types de parcelles.

Soil carbon mineralisation in the different types of plots

NB : parcelles non brûlées ; FP : parcelles de feu précoce ; FMS : parcelles de feu de mi-saison sèche; FT : parcelles de feu tardif. Les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil α de 0,05.

NB: unburned plots; FP: early dry season fire plots; FMS: mid-dry season fire plots; FT: late dry season fire plots. Mean values assigned with the same letter are not significantly different at $\alpha = 0.05$ level

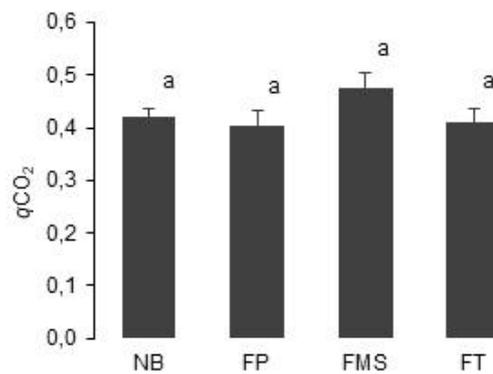


Figure 5 : Quotient respiratoire du sol dans les différents traitements au 7^{ème} jour d'incubation.

Soil specific respiration in the treatments at the 7th day of incubation.

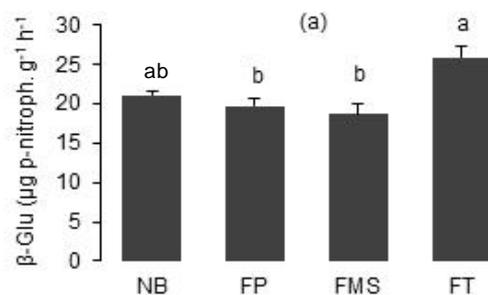
NB : parcelles non brûlées ; FP : parcelles de feu précoce ; FMS : parcelles de feu de mi-saison sèche ; FT : parcelles de feu tardif. Les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil de 0,05. Les barres représentent l'erreur standard.

NB: unburned plots; FP: early dry season fire plots; FMS: mid-dry season fire plots; FT: late dry season fire plots. Mean values assigned with the same letter are not significantly different at a = 0.05 level. Bars are standard error.

ACTIVITES ENZYMATIQUES

Seules les activités de la β -Glucosidase ($p = 0,048$) et de la phosphatase acide ($p = 0,049$) ont varié significativement entre les différents types de parcelles. La β -glucosidase était plus élevée sur les parcelles de feu tardif que sur les parcelles de feu précoce et de mi-saison. Le niveau d'activité sur la parcelle non-brûlée était intermédiaire. La phosphatase acide était

plus faible dans les parcelles brûlées que dans les parcelles non-brûlées. Les valeurs dans les parcelles brûlées n'étaient pas significativement différentes entre elles même si elles semblaient baisser graduellement au fil de la saison sèche. La dynamique de la fluorescéine di-acétate était proche de celle de la β -Glucosidase mais elle n'a pas montré de variation significative ($p = 0,43$) entre les types de parcelles (Figure 6).



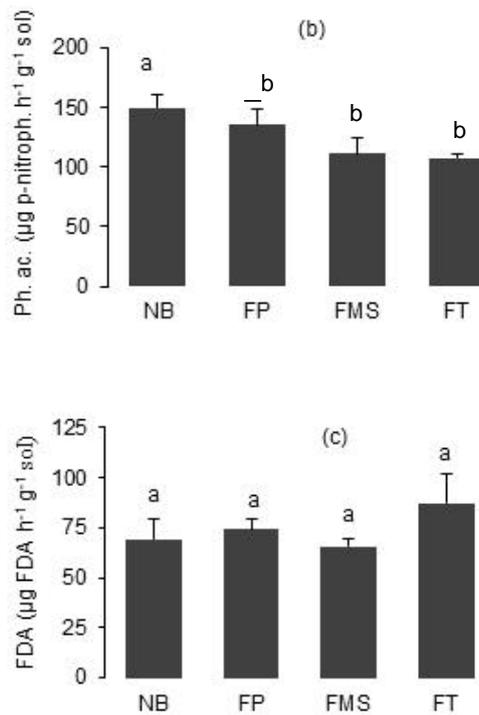


Figure 6 : Activité enzymatiques du sol dans les différents types de parcelles: (a) β -Glucosidase, (b) phosphatase acide et (c) fluorescéine di-acétate.

Soil enzymatic activities in the treatments: (a) β -Glucosidase, (b) acid phosphatase and (c) Fluorescein di-acetate.

NB : parcelles non brûlées ; FP : parcelles de feu précoce ; FMS : parcelles de feu de mi-saison sèche ; FT : parcelles de feu tardif. Les moyennes affectées d'une même lettre ne sont pas significativement différentes au seuil α de 0,05.

NB: unburned plots; FP: early dry season fire plots; FMS: mid-dry season fire plots; FT: late dry season fire plots. Mean values assigned with the same letter are not significantly different at $\alpha = 0.05$ level

Influence des paramètres chimiques sur les paramètres microbiens

Des sept paramètres microbiens examinés, seulement la β -Glucosidase et la phosphatase

acide sont apparus influencés par les paramètres chimiques du sol. Le premier a particulièrement été influencé par la teneur du sol en nitrate et le second par le rapport C/N du sol (Tableau 4).

Tableau 4 : Relation entre les paramètres chimiques et les paramètres microbiens du sol (moyenne \pm erreur standard).

Regression between soil microbial and soil chemical attributes (mean \pm standard error).

Paramètres microbiens	R ²	F	p-value	β (paramètres chimiques)					α
				COS	N total	C/N	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	
BMC	0,39	2,4	0,16	53,9	556,5	39,9	0,51	6,34	624,5
BMC/COS	0,52	3,34	0,08	0,4	6,68	0,51	0,001	0,06	9,9
Cmin	0,15	1,41	0,34	4,02	67,7	0,22	0,32	0,52	145,5
qCO ₂	0,23	0,59	0,71	0,04	0,28	0,03	0,001	0,01	0,31
β -Glucosidase	0,49	3,2	0,05	8,65	0,01	8,76	0,01	0,74*	0,014
Phosphatase acide	0,64	4,98	0,03	72,5	731,9	71,5*	1,1	3,5	611,7
FDA	0,23	1,6	0,28	71,04	894,7	74,2	0,1	1,37	986,9

BMC : biomasse microbienne-carbone ; COS : carbone organique du sol ; C_{min} : vitesse de minéralisation du carbone du sol, qCO_2 : quotient respiratoire, FDA : fluorescéine diacétate

BMC: microbial biomass-carbone; COS: soil organic carbon; Cmin: speed of soil carbon mineralization du sol, qCO_2 : specific respiration, FDA: fluorescein di-acetate

DISCUSSION

Les microorganismes du sol sont influencés aussi bien par les conditions environnementales (statut organo-minéral du sol, humidité et température du sol, etc.) que par les résidus organiques desquels ils tirent l'énergie dont ils ont besoin, le carbone (García-Palacios *et al.* 2013; Zhang *et al.*, 2019). Leur abondance et leurs activités sont influencées par la quantité et la qualité de résidus disponibles (Knapp *et al.*, 2011; Koné *et al.*, 2021). Ils sont également influencés par d'autres facteurs anthropiques tel que le feu (Wick *et al.*, 1998). Au bout des trois années consécutives de manipulation, aucune variation significative n'a été observée au niveau du statut organique ni au niveau de l'acidité du sol, ni au niveau de l'humidité du sol. Cependant, de nombreuses études ont rapporté une augmentation du pH sur les parcelles brûlées induite par les cendres qui libèrent les cations basiques tel que le calcium à la surface du sol (Muñoz-Rojas *et al.*, 2016). Il n'en demeure pas moins que des changements sont apparus au niveau des paramètres microbiens dont la sensibilité leur confère le statut de bio-indicateurs de changement d'utilisation du sol ou de couverture végétale (Sparling, 1997).

Le ratio nitrate/ammonium était déséquilibré et en faveur de l'ammonium sur toutes les parcelles mais ce déséquilibre était plus prononcé sur les parcelles non brûlées et celles de feu précoce. Sur ces dernières, les teneurs plus élevées en ammonium pourraient être dues à l'inhibition de la nitrification par *Hyparrhenia diplandra* (Andropogoneae), une des espèces de graminées dominantes, rapportée dans la savane Guinéenne au centre de la Côte d'Ivoire (Lata *et al.*, 2004). Ces valeurs élevées pourraient également être mises en lien avec la faiblesse relative de l'intensité du feu sur les parcelles de feu précoce (et non brûlées), selon Docherty *et al.* (2012). Il ressort des travaux menés dans une savane tropicale en Californie (USA) par ces auteurs que la teneur du sol en ammonium est inversement proportionnelle à l'intensité du feu. Cela pourrait suggérer que les bactéries inhibitrices de la nitrification sont sensibles aux

feux d'intensités ou de températures élevées, contrairement aux bactéries nitrifiantes. Sur les parcelles de feu de mi-saison sèche et tardif, la réduction de la teneur du sol en ammonium ne s'est pas traduite par une augmentation de la teneur en nitrate, probablement en raison du statut sableux des sols dans la région (Kassi *et al.*, 2017), favorable à la lixiviation. Par conséquent, l'augmentation de la valeur du ratio nitrate/ammonium sur ces parcelles pourrait être attribuée à une augmentation de l'activité des organismes nitrifiants, hypothèse à confirmer dans les études ultérieures. Dans tous les cas, l'évolution de ce ratio vers l'équilibre dans les parcelles de feu tardif pourrait conduire à un appauvrissement plus prononcé du sol en azote et entraver le stockage du carbone dans le sol si le nitrate produit n'est pas incorporé à la biomasse des plantes.

La respiration basale ou minéralisation du carbone est dépendante de la teneur en carbone organique du sol (COS) et de la disponibilité de litière (Koné *et al.*, 2021). Les teneurs en COS plus élevées sur les parcelles non brûlées et brûlées à la mi-saison sèche pourraient donc expliquer les niveaux de respiration plus élevés dans ces parcelles (Maksimova *et al.*, 2017). La biomasse microbienne qui n'a pas varié significativement ne peut être mis en lien avec la variation de l'intensité de respiration du sol. Un non-effet du feu sur la biomasse microbienne après trois ans a également été rapporté par Docherty *et al.* (2012) dans une savane aux USA. Wüthrich *et al.* (2002) ont également rapporté un non-effet sur la biomasse microbienne en Suisse. D'autres études ont par contre rapporté une baisse de la biomasse microbienne après le passage du feu (Fontúrbel *et al.*, 2012), laquelle baisse aurait induit la baisse de la respiration basale (Maksimova *et al.*, 2017). En revanche, le niveau de C_{min} plus faible sur les parcelles FP pourrait être en lien avec la faiblesse de la quantité de litière disponible rapporté par N'Dri *et al.* (2018).

Dans le sol, l'augmentation du qCO_2 (quantité de carbone minéralisée par unité de biomasse microbienne) est due à l'acidité du sol et/ou à la difficulté pour les microbes de se nourrir sur le

substrat organique (Wardle et Ghani, 1995). Elle peut également être due à la perturbation du milieu (Chaussod *et al.*, 1992; Fließbach *et al.*, 2007). Au cours des trois années d'expérimentations, la couverture végétale était la même sur les différentes parcelles. Il en était probablement de même de la qualité des litières (composée de résidus de graminées et feuilles d'arbustes). En outre, le pH du sol était de 6,6 sur tous les types de parcelles. Selon Louppe (1996), un feu à temps de résidence court (vitesse de propagation rapide) n'influe pas significativement sur la température du sol au-delà de 1 cm de profondeur ; par conséquent, son effet négatif sur les organismes du sol serait faible. Sur les parcelles de la présente étude, les temps de résidence du feu enregistrés par N'Dri *et al.* (2018) étaient proches les uns des autres: 1,62 s, 1,91 s et 2,38 s aux feux précoce, mi-saison et tardif, respectivement. Les écarts de températures rapportées par N'Dri *et al.* (2018) paraissaient plus évidents mais le quotient respiratoire n'a pas varié entre les traitements malgré la perturbation du milieu par le feu. Ceci pourrait suggérer qu'une durée de trois années d'application de feu annuels dans la savane guinéenne reste insuffisante pour modifier l'état ecophysologique des microorganismes relativement à la minéralisation du carbone. Toutefois, d'autres travaux effectués en zone tempérée ont rapporté une augmentation du quotient respiratoire, donc une perturbation de l'état ecophysologique des communautés microbiennes du sol sous l'effet du feu (Maksimova *et al.*, 2017).

L'activité des enzymes du sol est cruciale pour la disponibilité des nutriments, la décomposition de la matière organique et la santé du sol (Johansson *et al.*, 2000). La synthèse d'une enzyme extracellulaire peut être déclenchée par la présence de son substrat (Duo-Chuan, 2006). Dans le processus d'acquisition de carbone, les microorganismes mettent en jeu des enzymes tels que la β -glucosidase. L'activité β -glucosidasique plus élevée sur les parcelles de feu tardif pourrait donc être liée à l'incorporation au sol de litière plus importante, elle-même due à la présence plus longue des litières d'herbes sur ces parcelles. En effet, la biomasse herbacée à Lamto atteint son maximum à la fin du cycle de développement des graminées en octobre-novembre puis commence à sécher et se décomposer. Pendant la période de feu précoce donc, il y a peu de litière à la surface du sol ; le dessèchement s'intensifie pour atteindre son pic

à la mi-saison sèche et entre dans sa principale phase de décomposition en fin saison sèche-début saison des pluies où le feu tardif est pratiqué. C'est la raison pour laquelle Louppe (1998) a rapporté que l'application du feu en début de saison sèche (FP) n'est pas favorable à la transformation et l'intégration au sol de la matière organique par la macrofaune décomposeur (termites, vers de terre, etc.). Autant la synthèse d'une enzyme extracellulaire est déclenchée par la présence de son substrat, elle peut être inhibée par des niveaux élevés ou stimulée par de faibles niveaux des produits finaux ou de molécules contenant le nutriment cible (Duguet, 2005; Geisseler et Horwath, 2009). La minéralisation du phosphore, conduite par les phosphatases de la solution du sol est d'autant plus faible que le sol est riche en phosphore assimilable. Dans cette étude, la baisse constante de l'activité phosphatasique au cours de la saison sèche pourrait être due à la restitution progressive du carbone et des éléments nutritifs dont le phosphore, contenus dans les litières à travers la décomposition. En effet, ce retour à travers les litières augmentait la disponibilité du phosphore dans le sol, entraînant la baisse de l'activité phosphatasique.

CONCLUSION

L'application annuelle du feu sur les différentes parcelles pendant trois années consécutives n'a pas significativement modifiée l'acidité du sol, la teneur en matière organique du sol et le rapport C/N. Des effets ont plutôt été observés sur quelques paramètres microbiens et sur l'azote minéral du sol. Les teneurs du sol en azote minéral total et en ammonium ont baissé sous les effets des feux tardif et de mi-saison, mais surtout de celui de mi saison. La teneur en nitrate et les ratios $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ et $\text{NO}_3^-/(\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-)$ n'ont pas été significativement modifiés par les feux même si leurs valeurs semblaient plus élevées sur les parcelles de feu tardif. La minéralisation du carbone a baissé sur les parcelles de feux précoce et tardif. La β -glucosidase, une activité enzymatique en lien avec la dynamique du carbone, était plus élevée sur les parcelles de feu tardif que sur les parcelles de feux précoce et de mi-saison sèche. Elle y a même relativement augmenté par rapport aux parcelles non-brûlées. L'activité de la phosphatase acide a été réduite par les feux, surtout les feux de mi-saison sèche et tardif. Sa baisse progressive au cours des périodes

successives de mise à feu pourrait faire d'elle un indicateur biologique de la période de feux dans la savane de Lamto.

Il serait utile mener à nouveau cette étude sur une période plus longue pour confirmer ces tendances tout en accordant une attention aux décomposeurs tels que les vers de terre et au stockage de carbone organique dans le sol, fonction essentielle des écosystèmes. Ces études permettraient ainsi de mieux orienter les recommandations à faire aux gestionnaires de la savane de la réserve de Lamto.

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'organisation WARA (West African Research Association), le projet EGSAV (Écologie et gestion durable des écosystèmes de savanes) et le réseau CaSA (Carbone des Sols pour une agriculture durable en Afrique) pour leur contribution financière à la réalisation de cette étude.

REFERENCES

- Adam, G., et Duncan, H., 2001. Development of a sensitive and rapid method for the measurement of total microbial activity using fluorescein diacetate (FDA) in a range of soils. *Soil Biol. and Biochem.* 33, 943-951.
- Adjahoun E., 1964. Végétation des savanes et des roches découvertes en Côte d'Ivoire centrale. *Mémoires O.R.S.T Agr.*, 94: 2362-2371.
- Amato M. et Ladd J.N., 1988. Assay for microbial biomass based on ninhydrin-reactive nitrogen in extracts of fumigated soils. *Soil Biol. Biochem.* 20, 107-114.
- Anderson T.H. et Domsch K.H., 2010. Soil microbial biomass: The eco-physiological approach. *Soil Biol. and Biochem.* 42, 1872-1878. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.026>
- Baize D., 1988. Guide des analyses courantes en pédologie. INRA, Paris, 172 p.
- Bremner J.M., 1965. Méthodes d'analyses du sol: Partie 2, Propriétés chimiques et microbiologique. Inorganic forms of nitrogen. *Agron. J.* 9 : 1179-237.
- Chaussod R. Zuvia M. Breuil M.C. et Hetier J.M., 1992. Biomasse microbienne et statut organique des sols tropicaux: exemple d'un sol vénézuélien des Llanos sous différents systèmes de culture. *Cah. Orstom sér. Pédol.* 27, 59-67.
- Corbin T.A., 2012. Short-term effects of a wildfire on the water quality and macroinvertebrate community of a saline stream. *International Journal of Wildland Fire*, 21, 537-544
- Docherty K.M. Balsler T.C. Bohannon B.J.M. et Gutknecht J.L.M., 2012. Soil microbial responses to fire and interacting global change factors in a California annual grassland. *Biogeochem.* 109:63-83. doi 10.1007/s10533-011-9654-3.
- Douffi K.G-C. Yao A.C. Koffi K.J. Traoré A.S. et Koné M., 2021. Afforestation in response to thermal change in the Forest-Savannah transition of the Lamto scientific reserve, Côte d'Ivoire. *Eur. J. For. Eng.* 7(2), 45-56.
- Duguet F., 2005. Mineralisation de l'azote et du phosphore dans les sols organiques cultivés du Sud-Ouest du Québec. Mémoire de master, Université Laval, Québec. 105p.
- Duo-Chuan L., 2006. Review of fungal chitinases. *Mycopath.* 161 :345-360.
- Fließbach A. Oberholzer H.R. Gunst L. et Mäder P., 2007. Soil organic matter and biological soil quality indicators after 21 years of organic and conventional farming. *Agric. Ecosyst. Environ.* 118, 273-284.
- Fontúrbel M.T. Barreiro A. Vega J.A. Martín A. Jiménez E. Carballas T.C. Fernández. et Díaz-Raviña M., 2012. Effects of an experimental fire and post-fire stabilization treatments on soil microbial communities. *Geoderma*. 191, 51-60. doi:10.1016/j.geoderma.2012.01.037.
- García-Palacios P. Maestre F.T. Kattge J. et Wall D.H., 2013. Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecol Lett* 16:1045-1053.
- 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). *Candolle*. 45, 627-641.
- Geisseler D. et Horwath W.R., 2009. Relationship between carbon and nitrogen availability and extracellular enzyme activities in soil. *Pedobiol.* 53(1) :87-98. doi: 10.1016/j.pedobi.2009.06.002.
- Graw V. Oldenburg C. et Dubovik 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>.

- Hayano K., 1973. A method for determination of β -glucosidase activity in soil. *Soil sci. plant nutri.* 19, 103-108.
- Johansson E. Krantz Rülcker C. Zhang B.X. et Öberg G., 2000. Chlorination and biodegradation of lignin. *Soil Biol. Biochem.* 32, 1029-1032.
- Kallenbach C.M. Frey S.D. et Grandy A.S., 2016. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nat. Com.* 7, 13630.
- Kassi S-P.A.Y. Koné A.W. Tondoh J.E. et Koffi B. Y., 2017. *Chromolaena odorata* fallow cropping cycles maintain soil carbon stocks and yam yields 40 years after conversion of native to farmland, implications for forest conservation. *Agr. Ecosys. & Envi.*, 247: 298-307.
- Koffi K.F. N'Dri A.B. Lata J.C. Konaté S. Srikanthasamy, T. Konan M. et Barot S., 2018. Effect of fire regime on the grass community of the Humid savanna of Lamto, Ivory Coast. *J. Trop. Ecol.* 35(1), 1–7. <https://doi.org/10.1017/S0266467418000391>.
- Koné A.W. Kassin E.K. Ettien J.B.D. Konaté Z. et 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., Brosard M. (Eds) *Carbone des sols en Afrique. Impacts des usages des sols et des pratiques agricoles*. FAO/IRD Editions, Rome/Marseille, pp 191-208.
- Koné AW. Edoukou EF. Tondoh JE. Gonnety J.T. Angui P.K.T. Masse D. 2012. Comparative study of earthworm communities, microbial biomass, and plant nutrient availability under 1-year *Cajanus cajan* (L.) Millsp and *Lablab purpureus* (L.) sweet cultivations versus natural regrowths in a guinea savanna zone. *Biol Fertil Soils* 48:337–347. <https://doi.org/10.1007/s00374-011-0630-9>
- Koné A.W. et Yao M.K., 2021. Soil microbial functioning and organic carbon storage: can complex timber tree stands mimic natural forests? *J Env. Man.* 283:112002. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112002>
- Koné A.W. Kassi S-P.A.Y. Koffi B.Y, Masse D. Maïga A.A. Tondoh J.E. Kisaka O.M. et Touré G-P. T., 2021. *Chromolaena odorata* (L.) K&R (Asteraceae) invasion effects on soil microbial biomass and activities in forest-savannamosaic. *Cat.*207:1–11.
- Knapp B.A. Rief A. et Seeber J., 2011. Microbial communities on litter of managed and abandoned alpine pastureland. *Biol. Fertil. Soils* 47, 845–851.
- Lata J-C. Dégrange V. Raynaud X. Maron P-A. Lensi R. et Abbadie L., 2004. Grass populations control nitrification in savanna soils. *Funct. Ecol.* 18, 605-611.
- Louppe D., 1996. Température du sol après feu de brousse - Mise à feu de la parcelle feu tardif - Kokondékro - 8 mars 1996. IDEFOR-DFO/CIRAD-Forêt, Korhogo-Abidjan, mars 1996, 8.
- Louppe D. Oliver R. Ouattara N. et Fortier, M., 1998. Impacts des feux répétés sur les sols de savanes du centre de la côte d'Ivoire, 16p.
- Maksimova E.Y. Kudinova A.G. et Abakumov E.V., 2017. Functional activity of soil microbial communities in post-fire pine stands of Tolyatti, Samara oblast. *Eurasian Soil Science*, 50(2), 239–245. doi:10.1134/s1064229317020119.
- Muñoz-Rojas M. Erickson E.T. Dixon W.K. et Merritt D.J., 2016. Soil quality indicators to assess functionality of restored soils degraded semiarid ecosystems. *Restor. Ecol.* 24(S2): S43-S52. Doi: 10.1111/rec.12368
- N'Dri A.B. Kpangba P.K. Werner A.P. Koffi F.K. et 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. *J. Appl. Ecol.* 00 :1–15. DOI: 10.1111/1365-2664.14149.
- N'Dri A.B. Soro T. D. Gignoux J. Dosso K. Koné M. Koné N.A. N'Dri J.K. et Barot S., 2018. Season affects fire behavior in annually burned humid savanna of West Africa. *Fire Ecol.* in press.
- Poilecot P. et Loua N.S., 2009. Les feux dans les savanes des monts Nimba, Guinée. *Bois et Forêts des Tropiques*, N° 301 (3), pp 51-66.
- Rioux G., 1970. Les sols de la savane de Lamto. *Cherch. Lamto N° spécial (2e partie): Les caractéristiques du milieu physique* In: *Bull. Liais*: 5-39.
- Richards A.E. Dathe J. et Cook G.D., 2012. Fire interacts with season to influence soil respiration in tropical savannas. *Soil Biol Biochem.* 53, 90-98. doi:10.1016/j.soilbio.2012.05.009
- Romero-R. M. Etter A. Sarmiento A. et Tansey K., 2010. Spatial and temporal variability of fires in relation to ecosystems, land tenure and rainfall in savannas of northern South America. *Glo. Chang. Biol.* 16 (7): 2013-2023.
- Scherer-Lorenzen M. Palmborg C. Prinz A. et

- Schulze E.D., 2003. The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecol.* 84:1539–1552.
- 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. et Twidwell D., 2022. High intensity fire experiments to manage shrub encroachment: lessons learned in South Africa and the United States. *Afr. J. Ran. For. Sci.* 39:148–159. <https://doi.org/10.2989/10220119.2021.2008004>.
- Sparling G.P., 1997. Soil microbial biomass, activity and nutrient cycling as indicators. In C. Pankhurst, B.M. Doube, V.V.S.R. Gupta (Eds). *Biological indicators of soil health*. CAB International, New York, p. 97-120.
- Soro Y. N'Dri A.B. Bakayoko A. et 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. Koné M. N'Dri A.B. et N'Datchoh, E.T., 2021. Identified main fire hotspots and seasons in Cote d'Ivoire (West Africa) using MODIS fire data. *S. Afr. Sci.* 117,1/2. DOI: <https://doi.org/10.17159/sajs.2021/7659>.
- Stevens N. Lehmann C.E.R. Murphy B.P. et Durigan G., 2017. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 23, 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>.
- Tabatabai M.A., 1982. Soil Enzymes. In: Page, A.L., Miller, R.H. and Keeney, D.R., Eds., *Methods of Soil Analysis*, ASA, SSSA, Publisher, Madison, WI, 903-947.
- Tabatabai, M.A., Bremner, J.M., 1969. Use of p-nitrophenyl phosphate for assay of soil phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 1, 301-307.
- Tiemoko D.T. Yoroba F. Diawara A. Kouadio K. Kouassi B.K. et 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 Cote d'Ivoire. *Atm. Clim. Sci.* 10, 186-205.
- Wardle D.A. et Ghani A., 1995. A critique of the microbial metabolic quotient (qCO₂) as a bio-indicator of disturbance and ecosystem development. *Soil Biol Biochem.* 27, 1601-1610.
- Wick B. Kühne R.F. et Vlek P.L.G., 1998. Soil microbial parameters as indicators of soil quality under improved fallow management systems in south-western Nigeria. *Plant and Soil* 202, 97-107.
- Wüthrich C. Schaub D. Weber M. Marxer P. et Conedera M., 2002. Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland. *Cat.* 48(3), 201–215. doi:10.1016/s0341-8162(01)00191-6.
- Zhang P. Li B. Wu J. Hu S., 2019. Invasive plants differentially affect soil biota through litter and rhizosphere pathways: a meta-analysis. *Ecol. Lett.* 22, 200-210.