THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie et Biodiversité

École doctorale GAIA

Unité de recherche : AMAP- botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

Etude des mosaïques de forêt-savanes du Gabon au travers des communautés de termites et de la production primaire nette en fonction des feux

Présentée par Fidèle EVOUNA ONDO

Le 15 décembre 2022

Sous la direction de Pierre COUTERON et Kathryn JEFFERY

Devant le jury composé de

Gretchen WALTERS, Professeur, Université de Lausanne	**Rapporteur**
Jacques GIGNOUX, Directeur de Recherche, CNRS UMR IEES	**Rapporteur**
François BRETAGNOLLE, Professeur, Université de Bourgogne	**Examinateur**
Charly FAVIER, Chargé de Recherche, CNRS UMR ISEM, Montpellier	**Examinateur**
Kathryn JEFFERY, Chargée de Recherche, Université Stirling	**Encadrante**
Pierre COUTERON, Directeur de Recherche, IRD UMR AMAP	**Directeur de thèse**

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

RESUME

Cette étude s'intéresse aux caractéristiques biogéographiques et écologiques des savanes humides péri et intra-forestières du Gabon. Elle fait une large place à l'analyse de la composition des communautés de termites en tant qu'indicateurs biogéographiques et écologiques : (i) A l'échelle du Gabon, pour explorer la biogéographie post-Pléistocène des savanes dans différents contextes de forêts et de savanes ; (ii) A l'échelle locale, dans le Parc National de Lopé, pour étudier les mécanismes qui régulent la dynamique des mosaïques forêt-savane face aux variations des paramètres environnementaux tels que les caractéristiques du sol et la productivité écosystémique.

A l'échelle biogéographique, nous avons échantillonné dans les quatre ensembles distincts qui sont les principales zones de savanes du Gabon : le centre (Lopé), le sud-est (Batéké) et le sud (Mayombe Nord et Sud). A Lopé, où les savanes sont soumises à un programme annuel de brûlage depuis 1993, nous avons utilisé un dispositif expérimental incluant 4 types d'habitats positionnés le long d'un gradient de fréquence des feux et marquant différents stades de transition de la savane vers la forêt. Nous avons utilisé la méthode des transects standardisés pour échantillonner les termites dans l'ensemble des sites et habitats, et avons appliqué la méthode de code-barres ADN pour les identifications taxonomiques. Sur les quatre types d'habitats positionnés le long du gradient de transition forêt-savane de Lopé, il a été mesurées les variables physico-chimiques du sol et la productivité primaire nette (NPP) des composantes de la végétation suivant le protocole RAINFOR-GEM. L'analyse des résultats a révélé que Lopé présentait une composition différente des communautés de termites avec les autres sites et était dépourvu d'espèces caractéristiques de savanes. La composition des communautés de termites de Lopé a révélé une relation étroite avec la structure de la végétation alors qu'elle l'était beaucoup moins avec les variables du sol. Quant à la biomasse et la NPP, les résultats révèlent une différence dans la stratégie d'allocation du carbone dans les composantes de la végétation à travers les stades intermédiaires du gradient (savanes peu ou non brûlées).

Les résultats de cette étude suggèrent une histoire évolutive différente entre les savanes de Lopé et les autres, et laissent croire qu'elles n'ont jamais été contiguës aux savanes voisines.

La suppression progressive du feu dans les savanes favorise, non seulement la transition des savanes vers des systèmes forestiers, mais également les changements taxonomiques des communautés de termites le long du gradient et dont la distribution était beaucoup plus liée à la structure végétale qu'aux variables du sol. Les résultats suggèrent également une relation étroite entre la productivité et les paramètres environnementaux qui s'exprime par des changements de stratégie d'allocation du stock de carbone dans les composantes de la végétation de la mosaïque forêt-savane. Deux changements majeurs interviennent sur l'allocation du stock de carbone dans les composantes ligneuses qui bénéficient d'un taux de croissance très élevé au niveau des stades LBS et LIBS pour la NPP_{Stem} et entre LIBS et LUS pour la $NPP_{Litterfall}$. Ces variations brusques indiquent des étapes importantes dans le processus de transition de l'écosystème herbacé vers un système forestier.

Mots clés : Gabon, termites, mosaïque de forêt-savane, NPP, feux expérimentaux, Parc National de Lopé

ABSTRACT

This study focuses on the biogeographic and ecological characteristics of the peri and intra-forest humid savannas of Gabon. It focuses on the analysis of termite community composition as biogeographic and ecological indicators: (i) at the Gabonese scale, to explore the post-Pleistocene biogeography of savannas in different forest and savannah contexts; (ii) at the local scale, in the Lopé National Park, to study the mechanisms that regulate the dynamics of forest-savannah mosaics in the face of variations in environmental parameters such as soil characteristics and ecosystem productivity.

At the biogeographic scale, we sampled in the four distinct clusters that are the main savannah zones of Gabon: the centre (Lopé), the south-east (Batéké) and the south (North and South Mayombe). In Lopé, where the savannahs have been subject to an annual burning

programme since 1993, we used an experimental set-up including 4 habitat types positioned along a fire frequency gradient and marking different stages of transition from savannah to forest. We used the standardised transect method to sample termites in all sites and habitats, and applied the DNA barcode method for taxonomic identifications. On the four habitat types positioned along the Lopé forest-savanna transition gradient, soil physico-chemical variables and net primary productivity (NPP) of vegetation components were measured following the RAINFOR-GEM protocol. Analysis of the results revealed that Lopé had a different termite community composition from the other sites and lacked characteristic savannah species. The composition of termite communities in Lopé showed a close relationship with vegetation structure, while it was much less so with soil variables. As for biomass and NPP, the results reveal a difference in carbon allocation strategy in the vegetation components across the intermediate stages of the gradient (unburned and lightly burned savannas).

The results of this study suggest a different evolutionary history between the Lopé and other savannas, and suggest that they were never contiguous with neighbouring savannas. The progressive suppression of fire in the savannas favours not only the transition from savannas to forest systems, but also taxonomic changes in termite communities along the gradient, whose distribution was much more related to plant structure than to soil variables. The results also suggest a close relationship between productivity and environmental parameters, which is expressed in changes in carbon stock allocation strategies in the vegetation components of the forest-savanna mosaic. Two major changes occur in the allocation of carbon stock in the woody components that benefit from a very high growth rate at the LBS and LIBS stages for NPP_{Stem} and between LIBS and LUS for $NPP_{Litterfall}$. These abrupt changes indicate important steps in the transition process from a herbaceous ecosystem to a forest system.

Keywords : Gabon, termites, forest-savanna mosaic, NPP, experimental fires, Lopé National Park

REMERCIEMENTS

Débutée en 2017, cette thèse est le fruit d'une collaboration entre l'Agence Nationale des Parcs Nationaux (ANPN) du Gabon et le programme *Africa Capacity Building Initiative* (ACBI) du consortium Royal Society (Royaume Uni) dans le cadre d'un renforcement de capacité dans le domaine de la recherche en Afrique subsaharienne. Je voudrais donc commencer par exprimer toute ma reconnaissance à Catherine Parr pour la confiance placée en moi, pour la supervision et l'encadrement scientifique.

Je ne saurai continuer ce propos sans m'adresser à l'une des personnes pour qui ce partenariat a pris forme. Un immense merci à toi Kathryn Jeffery d'avoir cru en moi et de m'avoir donné cette belle opportunité. Merci pour ton aide multiforme que ce soit dans l'organisation du travail, l'analyse de données, la rigueur scientifique, les formations sur des logiciels utiles. J'ai énormément appris de toi.

Je voudrais adresser mes vifs remerciements et exprimer ma profonde gratitude à mon Directeur de thèse, sans qui cette thèse n'aurait pas eu lieu. Merci énormément de m'avoir accepté comme étudiant et de m'avoir encadré avec une grande rigueur scientifique. Je vous suis infiniment reconnaissant pour votre patience, votre disponibilité et votre subtilité aigue dans l'analyse des données qui a contribué à alimenter ma réflexion. Il m'aurait été difficile d'interpréter certains résultats sans votre appui. Merci également pour votre assurance réligieuse qui a su m'apaiser pendant mes moments de stress.

Je tiens à témoigner toute ma reconnaissance à Kate Abernethy qui, malgré un emploi du temps chargé, a toujours pu trouver du temps pour des séances de travail. Merci Kate de m'avoir accordé ces entretiens et d'avoir répondu à mes questions avec beaucoup de justesse. Merci pour les orientations, les conseils et les discussions constructives.

Je pense également à Robbie Whytock qui a énormément contribué dans l'analyse des données. Merci Robbie pour ta disponibilité bienveillante. Mes remerciements aussi à l'endroit de Yves Baet avec qui j'ai eu des discussions constructives.

Mes remerciements au personnel de la SEGC, et plus particulièrement à Loïc Makaga qui a su superviser les activités de collecte des échantillons pendant mes périodes d'absence à la Lopé. Un merci particulier à Sage et Arsène, les deux assistants de terrain qui m'ont accompagné

tout au long de cette aventure, mais également à l'ensemble de tous les assistants de terrain qui font la fierté de la SEGC, en tête desquels : Joachim, Edmond, Jean Toussaint, Arthur, Mila et Pacôme. Un merci également à Nordyne pour le traitement des échantillons au laboratoire de l'ANPN, dans le cadre de son stage de fin de cycle en Master 2.

Je souhaite également remercier l'ensemble du personnel du laboratoire AMAP pour l'accueil, l'appui dans mes démarches administratives et pour avoir mis à ma disposition un cadre de travail optimal pour mener à bien mes travaux de recherche.

Un immense merci à tous les membres du programme *Africa Capacity Building Initiative* (ACBI) du consortium Royal Society qui ont contribué d'une manière ou d'une autre à l'aboutissement de ce projet. Merci pour la bourse d'étude, pour de nombreux ateliers de formation et conférences auxquels j'ai participés et pour l'encadrement. Merci à Paul pour les analyses laborieuses d'identification GenBank.

Je voudrais également remercier Huanyuan Zhang, Terhi Riutta, Guillaume Delhaye et Cécile Girardin pour l'atelier de formation sur l''analyse de données GEM.

Merci à l'ANPN et plus particulièrement au personnel de la Cellule scientifique, ma famille professionnelle, pour vos soutiens multiformes. Merci à Flore Koumba et Stéphan Ntie (Respectivement Conseillers Scientifiques à la Cellule Scientifique/ANPN) qui ne cessent d'encourager les jeunes assistants de recherche à évoluer dans le domaine de la recherche. Je n'oublierai pas mes échanges très enrichissants avec Richard Oslisly qui m'ont édifié sur certaines questions.

Mes remerciements à Gretchen Walters et Jacques Gignoux pour avoir accepté de rapporter ce travail, ainsi qu'à François Bretagnolle et Charly Favier, pour avoir participé au jury.

Je voudrais, pour terminer, remercier toute ma famille qui a toujours été là pour moi. Leur soutien inconditionnel et leurs encouragements ont été d'une grande aide. Enfin, un merci spécial à Nalvy qui a vécu cette aventure avec moi au quotidien et qui n'a jamais cessé de me soutenir.

Table des matières

REMERCIEMENTS 5
LISTE DES FIGURES 10
LISTE DES TABLEAUX 12
LISTE DES ANNEXES 12
Chapitre 1 13
Introduction générale et objectifs 13
1. CARACTERISTIQUES ET HISTOIRE DE L'EVOLUTION DES SAVANES HUMIDES D'AFRIQUE 14
1.1. Caractéristiques générales des savanes humides d'Afrique 14
1.2. Origines et histoire de l'évolution des savanes humides d'Afrique 16
2. LES TERMITES 20
2.1. Présentation et organisation sociale 20
2.2. Importance écologique des termites dans un écosystème 20
3. PRESENTATION ET CARACTERISTIQUES DES PRINCIPALES ZONES DE SAVANES DU GABON 22
3.1. Localisation des principales zones de savanes du Gabon : présentation des sites d'études 22
3.2. Caractéristiques générales des savanes humides du Gabon 24
3.3. Cas particulier des savanes incluses du parc national de Lopé 28
4. OBJECTIFS DE LA THESE 34
5. ORGANISATION DU MEMOIRE 35
Chapitre 2 36
The biogeography of Gabonese savannas: evidence from termite community richness and composition .. 36
1. INTRODUCTION 38
2. MATERIALS AND METHODS 42
2.1. Sampling sites 42
2.2. Sampling approach 45
2.3. Termite identification 46
2.4. Data analysis 47
3. RESULTS 48
3.1. Relative abundance and species diversity (Question1) 48
3.2. Community composition in different savanna areas (Question2) 50
3.3. Termite abundance responses to fire in lope (Question3) 51
3.4. Species richness in different habitats (Question3) 52
3.5. Community composition across the fire gradient in lope (Question3) 52

4. DISCUSSION ... 53
5. CONCLUSION ... 57
Chapitre 3 ... 58
Relation entre variables du sol, habitats et composition taxonomique des termites dans une mosaïque forêt-savane entretenue par un régime de feux expérimentaux ... 58
1. INTRODUCTION ... 59
2. MATERIEL ET METHODES ... 65
2.1. Sites d'échantillonnage ... 65
2.2. Méthodes d'échantillonnage ... 67
2.3. Méthodes d'analyses des échantillons de sol ... 68
2.4. Analyses de données ... 69
3. RESULTATS ... 71
3.1. Variations des caractéristiques du sol le long du gradient forêt-savane (Q.1) ... 71
3.2. Corrélations entre les paramètres physico-chimiques du sol (Q.1) ... 72
3.3. Variations des paramètres du sol en fonction du type d'habitat (Q.1) ... 74
3.4. Distribution des taxons de termites selon les sites d'échantillonnage (Q.2) ... 76
3.5. Association des groupes fonctionnels de termites avec les types d'habitat (Q.2) ... 78
3.6. Composition des groupes fonctionnels de termites le long du gradient (Q.2) ... 80
3.7. Interactions entre les variables du sol et les communautés de termites (Q.3) ... 80
4. DISCUSSIONS ... 82
5. CONCLUSION ... 86
Chapitre 4 ... 88
Répartition de la productivité primaire nette le long d'un gradient forêt-savane et contribution dans la compréhension des processus écosystémiques ... 88
1. INTRODUCTION ... 89
2. MATERIEL ET METHODES ... 93
2.1. Sites d'échantillonnage et caractéristiques environnementaux ... 93
2.2. Mesures de terrain ... 97
2.3. Traitement de données ... 101
3. RESULTATS ... 105
3.1. Caractéristiques générales des parcelles le long du gradient ... 105
3.2. Biomasse et NPP des différentes composantes ... 106
3.3. Production primaire nette et combinée ... 118
4. DISCUSSIONS ... 124

4.1. Comment la biomasse et la NPP des composantes ligneuses et herbacées varient-elles entre les différents habitats d'un gradient forêt-savane ? 124

4.2. Comment la NPP des différentes composantes varie-t-elle entre habitats le long du gradient forêt-savane en milieu tropical humide ? 128

4.3. Comment les feux anthropogéniques affectent-il la production et l'allocation du carbone dans un complexe dynamique de forêt-savane ? 130

5. CONCLUSION 131

Chapitre 5 133

Synthèse et discussions générales 133

1. RAPPEL DES OBJECTIFS 134

2. ORIGINES EVOLUTION DES SAVANES GABONAISES 135

2.1. Histoire évolutive et dynamique des savanes humides du Gabon 135

2.2. Comportement des communautés de termites dans une mosaïque de forêt-savane entretenue par les feux anthropogéniques 137

3. FONCTIONNEMENT DES MOSAIQUES DE FORET-SAVANES EN MILIEU TROPICAL HUMIDE 137

3.1. Interaction entre les paramètres du sol, la structure de la végétation et les groupes fonctionnels 137

3.2. Modèles d'allocation du stock de carbone le long du gradient foret-savane 140

4. CONCLUSIONS GENERALES 143

5. PERSPECTIVES 144

5.1. Nécessité d'études complémentaires 144

5.2. Amélioration de certains protocoles 145

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 147

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 *: Illustration des dernières fluctuations du Pléistocène à nos jours 17*
Figure 1.2 *: Carte illustrative des phases de contraction des forêts en refuges et d'expansion des savanes pendant le Dernier Maximum Glaciaire du Pléistocène 18*
Figure 1.3 *: Emplacements des principaux blocs herbacés du Gabon 24*
Figure 1.4 *: Mosaïques de forêt-savane du Gabon (J. Lou, 2012) 25*
Figure 1.5 *: a) Savane des plateaux Batéké dépourvue d'arbustes ; b) savane arbustive du Mayombe (Mouila) 26*
Figure 1.6 *: Aperçu de la colonisation d'un savane par la forêt dans le parc national de Lopé 31*
Figure 1.7 *: Classification des quatre types d'habitat en fonction de la fréquence des feux le long du gradient forêt-savane dans le PN de Lopé, Gabon : Forêt mâture (LF) ; Savane fréquemment brûlée (LBS), savane rarement brûlée (LIBS) et savane non brûlée (LUS) 34*
Figure 2.1 *: Sampling locations of termites in Gabon, with detail of the four main sampling areas as follows: (a) Lopé (b) Mayombe North (MN) and Mayombe South (MS) and (c) Batéké. Green = forest; pale yellow = savanna, blue= water, coloured symbols = transect locations, where orange diamonds = burned savannas, pale green triangles= infrequently burned savannas, pale green circles = unburned savannas and dark green squares = forest 43*
Figure 2.2 *: Species Richness Rarefaction Curve for termites in Gabon, organized by habitat type. (Green forest dotted line = Lopé Forest (LF); green dotted line = Lopé Unburned and Infrequently burned Savanna (LUS+LIBS); orange dotted line = Lopé Burned Savanna (LBS); purple solid line = all other burned savannas (Mayombe N, Mayombe S, Batéké). 49*
Figure 2.3 *: (a) Estimated mean termite abundance (black filled circles), 95% confidence intervals and P values (where P < 0.05) from the GLM comparing burned savannas across Gabon. Grey filled circles show the raw data for each transect (offset randomly on the x-axis to improve visibility); (b) Estimated mean rarefied species richness (black filled circle) and 95% confidence intervals of termites in burned savannas across Gabon. Grey filled circles show the raw data for each transect. LBS = Lopé burned savannas; MN = Mayombe N; MS = Mayombe S; B = Batéké. 50*
Figure 2.4 *: Dendrogram of termite species composition similarity between all sampled sites in Gabon. Codes refer to individual transects, where LF= Lopé Forest; LUS = Lopé Unburned Savanna; LIBS= Lopé Infrequently burned savanna; LBS = Lopé (annually) Burned Savanna; MN = Mayombe N; MS = Mayombe S; B= Batéké. The colours distinguish the three different clusters identified 51*
Figure 2.5 *: (a) Estimated mean termite abundance (black filled circles), 95% confidence intervals and P values (where P < 0.05) from the GLM for the three Lopé habitats. Grey circles show the raw data for each transect (offset randomly on the x-axis to improve visibility); (b) Estimated mean termite rarefied species richness in Lopé, from the GLM (black filled circles) with 95% confidence intervals. Grey filled circles show the raw data for each transect (LF= Lopé Forest; LUS + LIBS = Lopé Unburned and Infrequently Burned Savannas; LBS = Lopé Burned Savanna). 52*
Figure 2.6 *: Non-metric multidimensional scaling plot of termite communities in Lopé, Gabon (LF= Lopé Forest (green square); LIBS = Lopé Infrequently Burned Savanna (green circle); LUS (green triangle) = Lopé Unburned Savannas; LBS = Lopé (annually) Burned Savanna (yellow diamond). 53*
Figure 3.1 *: Carte des sites d'échantillonnage indiquant l'emplacement des transects dans le Parc National de Lopé, Gabon. Vert = foret, jaune = savane 66*
Figure 3.2 *: Les 4 types d'habitats échantillonnés : Forêts mâtures (LF) ; Savanes fréquemment brûlées (LBS) ; savanes peu brûlées (LIBS1) et savanes non brûlées (LUS2) respectivement, Parc National de la Lopé, Gabon 67*
Figure 3.3 *: Projection des variables du sol sur le premier plan factoriel de l'ACP (Dim 1 et 2) pour des profondeurs d'échantillonnage comprise entre 0 et 5 cm 73*

Figure 3.4 *: Projection des variables du sol sur le premier plan factoriel de l'ACP (Dim 1 et 2) à des profondeurs d'échantillonnage comprise entre 5 et 10 cm 74*
Figure 3.5 *: Plan factoriel (Dim 1 et 2) de l'ACP avec la matrice sites x paramètres du sol entre 0 et 5 cm de profondeur. Présentation des différents habitats : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et peu brûlées (LIBS) 75*
Figure 3.6 *: Plan factoriel (Dim 1 et 2) de l'ACP avec la matrice sites x paramètres du sol entre 5 et 10 cm de profondeur : Présentation des différents habitats : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et peu brûlées (LIBS) 75*
Figure 3.7 *: Plan factoriel (axes 1 et 2) de l'AFC à partir de la matrice sites x taxons : Présentation de la distribution des taxons et des sites le long de gradients commun. Certains noms de taxons sont omis pour cause de lisibilité (notamment une partie de ceux en lien avec les sites forestiers en haut à gauche, voir les tableaux en annexe du chapitre). Présentation des différents habitats : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et peu brûlées (LIBS). Les 4 sites de savanes fréquemment brûlées, très regroupés, sont simplement dénommés LBS (en haut à droite). 76*
Figure 3.8 *: Diagramme de positionnement multidimensionnel non métrique des groupes fonctionnels de termites de Lopé, Gabon : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et savanes peu brûlées (LIBS) 80*
Figure 3.9 *: Plan factoriel (abondance d'espèces et p-value) de l'Analyse factorielle des correspondances avec variables instrumentales (AFCVI) avec la matrice taxons x variables supplémentaires quantitatives de sol. 81*
Figure 4.1 *: Carte des sites d'échantillonnage indiquant l'emplacement des parcelles dans le Parc National de Lopé, Gabon. Vert = foret, jaune = savane. 94*
Figure 4.2 *: Photos illustrant les 4 types d'habitats échantillonnés le long du gradient forêt-savane dans le PN de Lopé, Gabon : Forêt mâture (LF) ; Savane fréquemment brûlée (LBS), savane rarement brûlée (LIBS) et savane non brûlée (LUS) 96*
Figure 4.3 *: Dispositifs de collecte de données pour la NPP_{Grass} et $NPP_{Herbivory}$ 100*
Figure 4.4 *: Dispositifs de collecte de données racines fines ($NPP_{Fineroots}$) dans a) la placette de forêt GEM (LF) et b) placette de savanes (LBS, LIBS et LUS) 101*
Figure 4.5 *: Biomasse aérienne ligneuse par parcelle le long du gradient 107*
Figure 4.6 *: Biomasse aérienne ligneuse (NPP_{Stem}) par années pour les parcelles en savanes 108*
Figure 4.7 *: NPPStem par parcelle 109*
Figure 4.8 *: $NPP_{Litterfall}$ par parcelle 110*
Figure 4.9 *: Productivité de la litière ($NPP_{Litterfall}$) par mois 110*
Figure 4.10 *: Composantes de la NPP de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$) : feuille (leaves); brindilles (twigs); fruits; seeds (graines) et autres (others) 111*
Figure 4.11 *: Composantes de la NPP de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$) : feuille (leaves) ; brindilles (twigs) ; fruits ; seeds (graines) et autres (others) 112*
Figure 4.12 *: Biomasse de l'herbe à travers le gradient (avec exclusion des herbivores) après 12 mois de croissance (la biomasse de l'herbe en forêt est supposée nulle) 113*
Figure 4.13 *: Productivité cumulée de l'herbe (avec exclusion des herbivores) pour 12 mois de croissance (la NPP de l'herbe en forêt est supposée = 0) 114*
Figure 4.14 *: Production de l'herbe (NNP_{Grass}) avec et sans herbivores par périodes de croissance et par habitats le long du gradient 115*
Figure 4.15 *: Productivité des racines fines (NPPFineroots) par parcelle 116*
Figure 4.16 *: Productivité des racines fines ($NPP_{Fineroots}$) par mois 117*
Figure 4.17 *: NPP des différentes composantes aériennes (Fine litter, stem, grass et herbivory) et souterraines (Fine roots et coarse roots). 119*
Figure 4.18 *: allocation des composantes aériennes (NPPAG) et souterraines (NPPBG) par niveaux : $NPP_{Litterfall}$; Ligneux (NPP_{Stem}) ; Herbe (NPP_{Grass} + $NPP_{Herbivory}$) ; Racines ($NPP_{Fineroots}$ + $NPP_{Coarseroots}$) 120*
Figure 4.19 *: Courbe représentant le rapport entre la NPP_{Stem} et la $NPP_{Finelitter}$ 121*

Figure 4.20 *: Relation entre la biomasse herbacée et totale en fonction de la biomasse ligneuse à travers le gradient forêt-savane 123*
Figure 4.21 *: Relation entre la NPP herbacée et totale en fonction de la biomasse ligneuse à travers le gradient forêt-savane 124*

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 *: Summary of collection effort at each sampling area 48*
Tableau 3.1 *: Tableau récapitulatif des propriétés du sol entre 0 et 5 cm de profondeur 72*
Tableau 3.2 *: Tableau récapitulatif des propriétés du sol entre 5 et 10 cm de profondeur 72*
Tableau 3.3 *: Analyse de la table de contingence entre groupes fonctionnels de termites (GF1 : bois/champignon ; GF2 : bois ; GF3 : champignon/humus ; GF2f : champignon ; GF4 : sol) et sites (a) ou habitats(b) le long du gradient de fréquence des feux. 79*
Tableau 4.1 *: Tableau caractéristique des paramètres environnementaux de chaque placette (* à noter que LF1 est une des parcelles GEM du réseau global, identifiée comme LPG-01 dans www.forestplots.net) 97*
Tableau 4.2 *: Synthèse de l'ensemble des données échantillonnées dans chaque placette : FL (Mature forest) ; LUS (Unburned Savanna) ; LIBS (Infrequently Burned Savanna) ; LBS (Burned Savanna) 106*

LISTE DES ANNEXES

Annexe 2.1 *: Sampling site locations for termites in Gabon. 180*
Annexe 2.2*: Termite Species occurrence per Sampling site, Gabon 181*
Annexe 2.3 *: Post-hoc pairwaise comparisons of mean abundance (estimated from a negative binomial GLM) between the burned savannas. Estimates (mean difference) and standard errors (SE) are on the log-link scale. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating z statistics and p values, see Lenth (2021). 184*
Annexe 2.4 *: Post-hoc pairwise comparisons of mean rarefied species richness (estimated from a Gaussian GLM) between the burned savannas. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating z statistics and p values, see Lenth (2021). 184*
Annexe 2.5 *: Post-hoc pairwise comparisons of mean abundance (estimated from a negative binomial GLM) between the Lopé habitats. Estimates (mean difference) and standard errors (SE) are on the log-link scale. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating z statistics and p values, see Lenth (2021). 184*
Annexe 2.6*: Post-hoc pairwaise comparisons of mean rarefied species richness between the Lopé habitats. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating z statistics and p values, see Lenth (2021). 185*
Annexe 3.1 *: Tableau des effectifs observées (les effectifs nuls dans une cellule taxons x sites ne sont pas représentés pour la lisibilité) 185*
Annexe 3.2 *: Tableau « indicés » : Probabilité et sens de l'écart observé à l'hypothèse nulle (H0). 187*
Annexe 4.1 *: Liste des espèces d'arbres présentes dans l'habitat forêt (LF1) 189*
Annexe 4.2 *: Liste des espèces d'arbres présentes dans l'habitat savane non brûlée (LUS.2) 190*

Chapitre 1

Introduction générale et objectifs

1. CARACTERISTIQUES ET HISTOIRE DE L'EVOLUTION DES SAVANES HUMIDES D'AFRIQUE

1.1. Caractéristiques générales des savanes humides d'Afrique

Le terme savane, aussi appelé "formation ouverte" (Bond, 2019) désigne une formation végétale dominée par les plantes herbacées de la famille des Poacées (graminées) généralement héliophiles et à photosynthèse en C4, et parsemée plus ou moins d'arbres et d'arbustes en proportions variables (Riou, 1995; Hétier et Lopez, 2005). Ces formations à forte composante herbacée couvrent plus de 20 % des surfaces continentales terrestres et 40% des surfaces non cultivées en milieu tropical, ce qui fait d'elles un ensemble d'écosystèmes importants (Beerling & Osborne, 2006; Scholes & Walker, 1993; Solbrig et al., 1990). Les facteurs limitants qui peuvent réguler la structure et le fonctionnement des savanes sont principalement la disponibilité en eau, en lumière, en nutriments, mais également le feu et l'herbivorie. Les faibles températures peuvent également influer sur le fonctionnement des écosystèmes herbacés quand ces derniers sont situés à des altitudes avoisinants les 1000 m (Abbadie et al., 2006).

Les savanes africaines varient, non seulement sur un gradient de précipitations compris entre 300 mm par an à 1500 mm par an (Walker, 1985), mais également le long d'un gradient de fertilité marqué par la disponibilité en nutriments (Huntley, 1982). Ces deux facteurs permettent de distinguer différents types de savanes en fonction de la nature et la structure de la végétation : les savanes sahéliennes où les précipitations annuelles sont inférieures à 600 mm ; Les savanes soudaniennes avec des précipitations comprises entre 600 et 1200 $mm.an^{-1}$ et les savanes guinéennes, particulièrement humides par rapport aux deux premières, présentent des précipitations excédant les 1200 $mm.an^{-1}$. Cette dernière catégorie est souvent assimilée aux savanes eutrophiques de par leur disponibilité en éléments nutritifs favorisés par l'humidité qui est l'un des facteurs majeurs contributifs (Bourlière & Hadley, 1983; Huntley, 1982; Walker, 1985), tout comme la géologie du sol, le lessivage ou le climat (Bockheim et al., 2005; Gracheva, 2011).

Les savanes humides d'Afrique sont essentiellement situées dans, et sur le pourtour du massif forestier guinéo-congolais qui représente le deuxième plus grand massif de forêts tropicales denses et humides au monde (en Afrique de l'ouest ; comme en Côte d'Ivoire (Abbadie et al., 2006) ou en Afrique Centrale, comme au Gabon [Lopé]). Les fortes précipitations qui caractérisent ces savanes humides rendent ces écosystèmes particulièrement dynamiques et

fragiles, car menacés par la colonisation des ligneux dont les conditions climatiques sont plus favorables (Bowman et al., 2001). Une tendance à la reforestation naturelle des savanes humides guinéennes a été largement observée en Afrique au cours des dernières décennies. Les perturbations telles que les herbivores ou le feu restent les principaux facteurs de maintien des savanes humides. En effet, en l'absence de feux réguliers, de nombreuses savanes des régions humides, comme en Côte d'Ivoire (Abbadie et al., 2006) ou au Gabon (Jeffery, 2014), se transforment en forêts (Sankaran et al., 2005).

En plus de leur importance économique, les savanes constituent, tout comme les forêts, un support important pour la biodiversité animale et végétale. Du fait de leur grande importance, des études sont menées pour mieux comprendre leur fonctionnement (Ekblom & Gillson, 2010), leur dynamique (Ekblom & Gillson, 2010; Gignoux et al., 1997; N'Dri et al., 2014; Sankaran et al., 2005) et leur stabilité (Sankaran et al., 2005). Certaines études ont souligné l'ancienneté et l'originalité fonctionnelle et phylogénétique des espèces de certains de ces milieux ouverts (Bond & Parr, 2010).

La majorité des savanes étant propres à des régions chaudes et fortement marquées par de longues saisons sèches, l'existence de savanes formant des mosaïques paysagères avec de grandes forêts sous un climat tropical humide peut paraitre comme une anomalie. Celles-ci sont en effet souvent observées sous des climats présentant simultanément un cumul de précipitations annuelles important, un faible nombre de mois secs (recevant moins de 100 mm de précipitations en moyenne dans le mois) et un rapport entre précipitations et évapotranspiration potentielle pouvant approcher 1 (P/ETP>0,75 ; (C. J. Menaut, 1983). Ces paysages de mosaïques forêt-savanes sont largement observés en Afrique, avec des travaux approfondis en Guinée (Fairhead & Leach, 1996) et en Côte d'Ivoire (Abbadie et al., 2006), au Cameroun (Sagang, 2022), Congo (Walters, 2015) et en Afrique du Sud (Charles-Dominique et al., 2018). Souvent, et notamment dans le Bassin du Congo, caractérisé par de grands ensembles forestiers, on relève des savanes péri-forestières et intra-forestières. Les savanes péri-forestières, très vastes, sont celles qui sont, à l'échelle biogéographique, en bordure des massifs forestiers. Au Gabon, ces grands ensembles de savanes sont généralement localisés au sud du pays, alors que les savanes intra-forestières sont isolées à l'intérieures des grands bassins forestiers, comme celles du Moyen Ogooué (Descoings, 1974) ou du Parc National de Lopé (Jeffery et al., 2014; L. J. T. White & Abernathy, 1996).

1.2. Origines et histoire de l'évolution des savanes humides d'Afrique

Bien que l'hypothèse climatique soit depuis longtemps citée dans la détermination des principaux schémas de végétation dans le monde, avec des modifications locales dues aux sols (Keddy, 2007; Pausas & Bond, 2019; Shugart & Woodward, 2011), il est aussi important de rappeler l'impact des autres facteurs tels que le feu et les grands herbivores vertébrés qui participent également à la mise en place des écosystèmes ouverts (savanes) grâce à leur action de consommateurs de la biomasse végétale (Abbadie et al., 2006; Jeffery et al., 2014).

1.2.1. Impacte climatique

Des études sédimentologiques et palynologiques ont révélé que les savanes, préalablement attribuées à des origines anthropiques (Aubréville, 1949; Schnell, 1976), sont des anciens vestiges d'origine paléo-climatiques datant du Pléistocène, soit près de 40 000 ans BP (Edwards et al., 2010; Oslisly et al., 2006). Cette période a été marquée par le dernier maximum glaciaire caractérisé par un climat froid et aride (*Figure 1.1*) (Morley, 2000; Van der Kaars & Dam, 1995; L. J. T. White & Abernathy, 1996). En Afrique tropicale, la majeure partie de la végétation au cours de cette dernière grande glaciation était un mélange de savanes et de forêts (mosaïque) mais avec une forte prédominance des formations herbacées. Les forêts tropicales n'étaient alors confinées qu'en quelques refuges (Edwards et al., 2010; Oslisly et al., 2006), dont l'ampleur et la localisation exacte font encore l'objet de nombreux débats (Texier, 2021). Toutefois, tous ces travaux sont d'accord pour affirmer que ces formations ouvertes couvraient la quasi-totalité du Bassin du Congo (*Figure 1.2*). Au début de la phase interglaciaire post-Pléistocène (environ 10 000 ans BP) marquée par la hausse des températures, les forêts ont entrepris leur recolonisation vers les zones herbacées (Morley, 2000; Van der Kaars & Dam, 1995). Cette recolonisation peut parfois atteindre des taux de croissance de 5.3 % sur 14 ans, soit une progression de près de 1.06 Km en 14 ans (Nana, 2005). L'expansion des biomes forestiers que l'on observe encore à nos jours, n'a sans doute pas été régulière. Elle a connu quelques périodes d'arrêt ou même de récession sur les derniers 3000 ans BP, avec des oscillations de climats secs (*Figure 1.1*). Cette dynamique écosystémique a favorisé la mise en place des mosaïques de forêt-savane observées actuellement en Afrique Centrale, et plus particulièrement dans le Parc National (PN) de Lopé (Gabon), zone retenue pour notre étude.

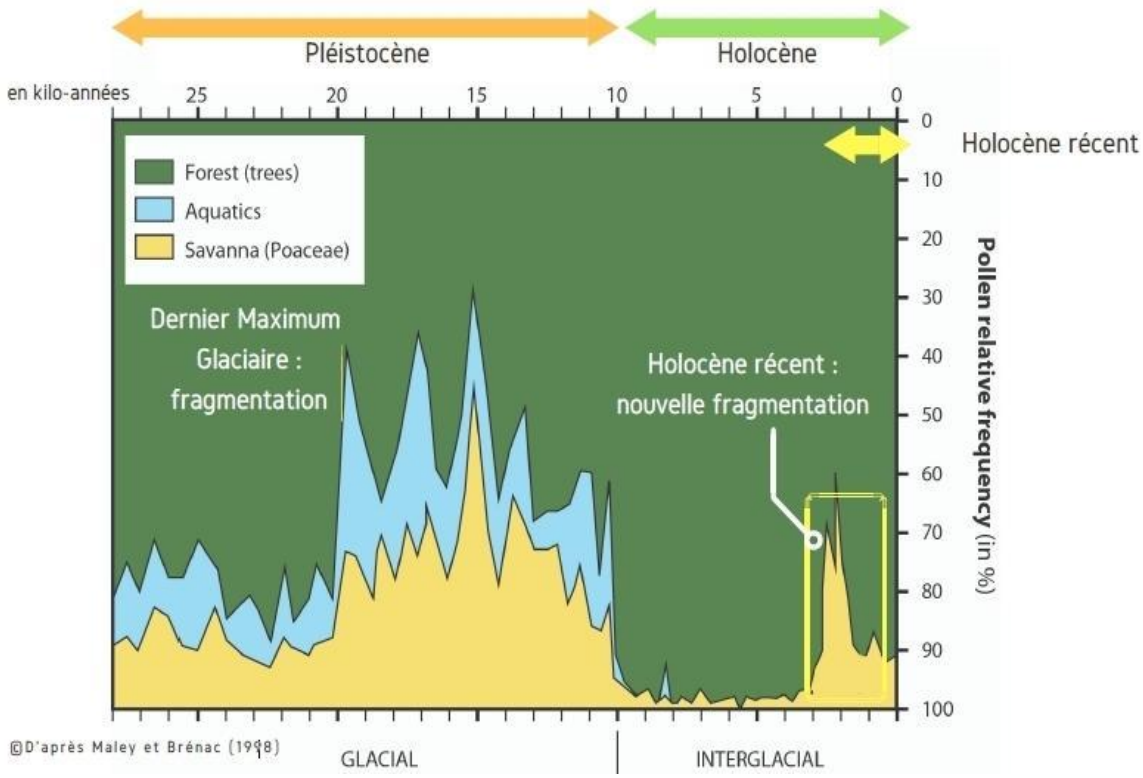

Figure 1.1 *: Illustration des dernières fluctuations du Pléistocène à nos jours (source :(Maley & Brenac, 1998)*

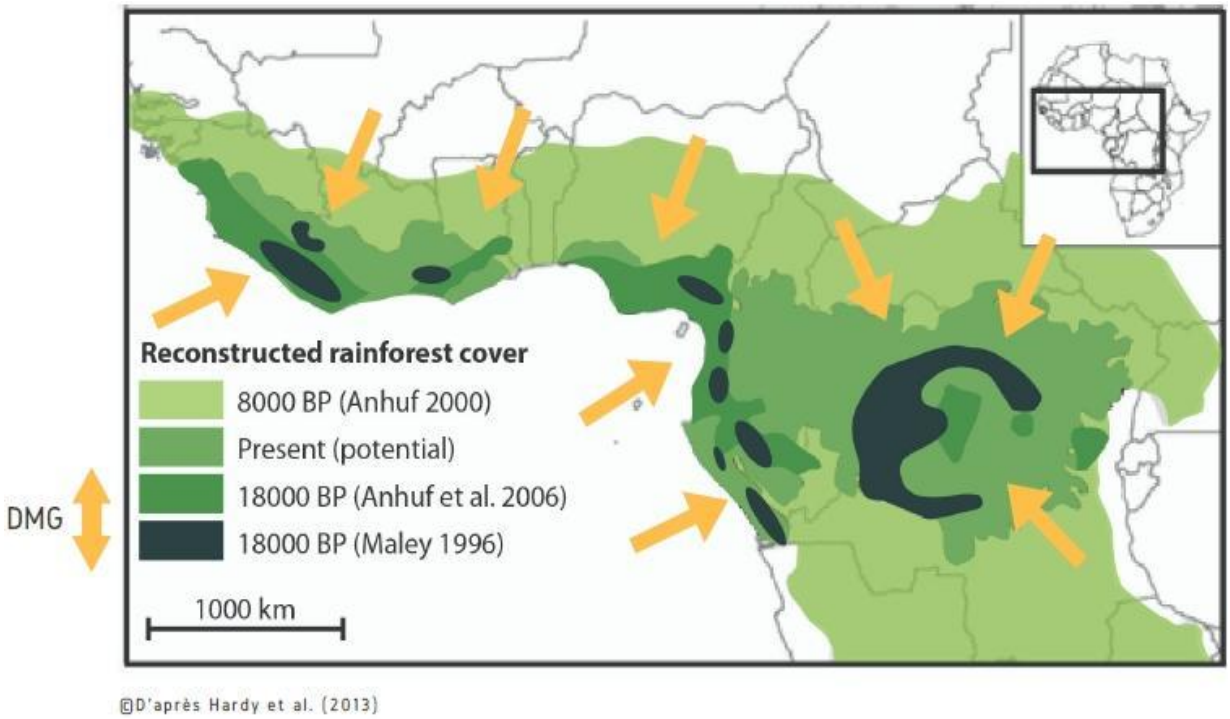

Figure 1.2 *: Carte illustrative des phases de contraction des forêts en refuges et d'expansion des savanes pendant le Dernier Maximum Glaciaire du Pléistocène (source : (Hardy et al., 2013)*

Si l'impact des grandes fluctuations climatiques du Pléistocène sur les écosystèmes planétaires constitue un fait scientifiquement démontré, il en est de même de nos jours pour l'impact des activités humaines au travers des émissions de gaz à effet de serre, qui amplifient le réchauffement climatique. Une augmentation moyenne de la température de + 0.25° C a été enregistrée chaque décennie depuis les années 1980 dans le PN de Lope (Bush et al., 2020). Au-delà de la seule température, la hausse du taux de CO_2 peut également avoir des conséquences sur la structure de la végétation et les productions relatives des plantes en C3 (les ligneux) par rapport aux Poacées de savane, principalement en C4 (Bond & Midgley, 2012).

1.2.2. Impact d'autres facteurs sur l'évolution géographique des écosystèmes

Même s'il est connu que le climat est largement (et pas toujours) responsable de la distribution des écosystèmes sur le globe, quelques études ont montré que d'autres facteurs contribueraient à la mise en place et au maintien des écosystèmes. En effet, Hairston et al., (1960) ont montré que les herbivores (consommateurs de plantes herbacées en C4) pouvaient avoir un impact beaucoup plus important sur le maintien ou l'augmentation de la taille des écosystèmes

herbacés si leurs populations n'étaient pas réduites par les prédateurs, des agents pathogènes ou des parasites. Ce mécanisme a introduit l'idée du contrôle trophique des écosystèmes développée plus tard par W. J. Bond, (2005) qui d'ailleurs a montré que de vastes régions du monde étaient contrôlées par des consommateurs de biomasse végétale ; tels que les grands herbivores ou le feu.

En effet, le feu est également considéré comme l'un des consommateurs primordiaux de la biomasse végétale (Bond, 2005; Bond & Keeley, 2005). Contrairement aux herbivores, le feu ne consomme pas facilement les tissus verts et humides, mais préfère particulièrement les tissus secs et lignifiés. En l'absence de contrôle des herbivores et prédateurs, le feu reste le principal facteur de contrôle des écosystèmes et sera d'autant plus intense que le climat et la végétation qui lui servent de catalyseur seront secs. Aussi, les effets des herbivores sont généralement chroniques, alors que la propagation du feu dépendra de la continuité du combustible, car les herbivores peuvent se déplacer d'un site à un autre (Bond, 2021).

En milieu tropical humide, le feu joue donc un rôle très important dans le maintien des savanes menacées par l'extension permanente actuelle des forêts (Jeffery et al., 2014). Dans ce contexte de contrôle trophique des écosystèmes herbacés par l'herbivorie ou brûlage, comprendre comment les écosystèmes terrestres vont s'adapter à l'échelle locale à ces changements, s'avère crucial pour prédire leur évolution future et ainsi proposer des solutions pour une meilleure gestion.

Pour cela, la connaissance et la compréhension de l'histoire évolutive et de la dynamique de ces écosystèmes face aux variations des paramètres environnementaux, est plus que primordiale, pour la communauté scientifique et pour les pouvoirs publics en charge de leur gestion. Une des approches pour répondre aux questions relatives à l'histoire évolutive des savanes consiste à utiliser les termites qui sont de véritables indicateurs biogéographiques et écologiques des écosystèmes. En effet, les termites sont connus pour être des indicateurs biologiques idéaux pour étudier les changements environnementaux. La composition taxonomique de leurs communautés est connue pour refléter durablement les stades passés des écosystèmes (R. G. Davies, 2001; Eggleton et al., 1994; D. T. Jones & Eggleton, 2000). Les variables du sol et la productivité font partie des facteurs majeurs qui régulent la dynamique des

écosystèmes. Leur étude vise à parfaire nos connaissances sur le fonctionnement des mosaïques de forêt-savane en milieu tropical humide pour une meilleure gestion.

2. LES TERMITES

2.1. Présentation et organisation sociale

Appartenant à l'Ordre des Blattaria et à l'Infra Ordre des Isoptères, les termites représentent près de 10 % de la biomasse animale et plus de 70% de la biomasse des insectes dans le monde. Vivant majoritairement dans le sol, ils sont subdivisés en 12 familles (Engel, 2011; Krishna et al., 2013). Environ 3106 espèces vivantes et fossiles sont connues dans le monde (Engel, 2011; Krishna et al., 2013). Les termites sont l'un des organismes les plus largement distribués dans le monde et vivent pour la plupart dans le sol. Ils sont cependant plus concentrés dans les régions tropicales, subtropicales et semi-arides, qui sont leurs domaines de prédilection (Collins, 1989; Eggleton, 2000).

Les termites ont une organisation sociale structurée et se regroupent en trois principales castes : les ouvriers assurent la fonction de nutrition, de construction et d'entretien du nid (Roisin & Korb, 2011). Les soldats sont chargés spécialement de la défense de la colonie. Le roi et la reine assurent la fonction de reproduction. En fonction de leur régime alimentaire, les termites se divisent en quatre principaux groupes fonctionnels : les champignonnistes comme les *Odontotermes* consomment de la litière et agissent en symbiose avec les champignons; Les fourrageurs, à l'image des *Trinervitermes*, se nourrissent principalement de graminées mais également de la litière ; les lignivores (xylophages) se nourrissent exclusivement de bois mort ou en décomposition (*Amitermes* ou *Microcerotermes*), et les humivores (*Cubitermes*) se nourrissent eux de la matière organique du sol (Tano & Lepage, 1990).

Mais bien que largement connus pour les dégâts qu'ils causent aux habitations et aux cultures (Akpesse et al., 2008; Zaremski et al., 2009), ces organismes jouent un rôle fondamental dans l'écologie et le fonctionnement des écosystèmes (Lepage et al., 2006).

2.2. Importance écologique des termites dans un écosystème

2.2.1. Fonction écologique

Les termites jouent un rôle fondamental dans le renouvellement des écosystèmes terrestres (Jouquet et al., 2011). Les termites jouent un rôle primordial dans le recyclage écosystémique. En effet, ils sont entre autres des acteurs de la décomposition de la matière végétale, de la consommation et de la minéralisation d'une partie importante de la litière (Bignell & Eggleton, 2000; Freymann et al., 2008), de la bioturbation et de la formation du sol (Jouquet et al., 2011). Les facteurs clés qui influencent la structure du sol sont liés au système complexe d'alimentation des termites, à leur mode de construction des nids et à la diversité de leur alimentation. Cependant, leur action sur la structure physique du sol varie selon le groupe trophique (Wood & Sands, 1978).

Les communautés de termites qui dominent dans les savanes africaines sont principalement de la sous-famille des Macrotermitinae (Wood & Sands, 1978). Certaines espèces font des nids souterrains comme les *Microtermes*, *Ancistrotermes*, ou *Odontotermes*. Cependant, d'autres du genre *Macrotermes* peuvent construire, selon la texture du sol, des nids épigés aux dimensions considérables (Lepage et al., 2006). En effet, dans les savanes humides, des études ont montré que les *Macrotermes* s'installent de préférence dans des sols rouges ferralitiques, ocres ferralitiques et hydromorphes argileux, et lorsque la teneur en argile du sol est comprise entre 5 % et 10 %. (Roy-Noel, 1971; Soki et al., 1996).

Ces ingénieurs du sol, qui contribuent énormément à la redistribution de la matière organique et minérale dans le sol, favorisent la productivité et la diversité de la végétation (Jouquet et al., 2006).

2.2.2. Termites : indicateurs biologiques et écologiques

Des études approfondies et comparatives des communautés de termites ont fourni des indications pertinentes sur la dynamique et l'évolution passée des écosystèmes tropicaux au cours des derniers millénaires (R. G. Davies, 2001; Eggleton, 2000; Eggleton et al., 1994). Ils présentent plusieurs avantages qui les classent parmi les indicateurs biologiques pertinents des changements climatiques du Quaternaire (Gathorne-Hardy, Collins, et al., 2000). Les termites sont faciles à échantillonner (D. T. Jones & Eggleton, 2000). Ils sont sensibles aux perturbations,

en particulier à la perte du couvert forestier (Dibog et al., 1999; Eggleton, 1997; Eggleton et al., 1996; Gathorne-Hardy et al., 2001). Le rétablissement post-perturbation est très lent (Gathorne-Hardy et al., 2001), et ils sont généralement peu aptes à franchir les barrières biogéographiques (Gathorne-Hardy, Collins, et al., 2000). Ils ne se déplacent pas sur de grandes distances à l'exemple de *Macrotermes Holmgren Alates* qui ne peut voler que sur quelques kilomètres (Nutting, 1969), car les termites ne sont pas excellents dans ce domaine (Hu et al., 2007) et sont en plus, limités par la fondation biparentale de leur colonie (Nobre et al., 2010). Aussi, selon leurs groupes fonctionnels, les communautés de termites se regrouperont relativement en fonction du type d'écosystèmes. Les lignivores (xylophages), qui se nourrissent exclusivement de bois mort ou en décomposition, seront exclusivement dominants dans des écosystèmes forestiers. Mais, les fourrageurs, qui consomment les graminées et litière, seront en revanche plus abondants dans les écosystèmes herbacés mais avec comme particularité, une résistance relative aux feux qui est un élément intégrant des savanes (Emerson, 1966; Hellemans et al., 2021) . De ces faits, la composition des communautés de termites est connue pour refléter durablement les stades passés des écosystèmes, ce qui en fait des bioindicateurs idéaux pour étudier les changements environnementaux du Quaternaire (R. G. Davies, 2001; Eggleton, 2000; Eggleton et al., 1994).

3. PRESENTATION ET CARACTERISTIQUES DES PRINCIPALES ZONES DE SAVANES DU GABON

3.1. Localisation des principales zones de savanes du Gabon : présentation des sites d'études

Considérées comme étant des vestiges paléo-climatiques datant du dernier maximum glaciaire (Edwards et al., 2010; Oslisly et al., 2006), les savanes du Gabon se répartissent en trois grands ensembles qui sont également retrouvés dans toute l'Afrique Centrale :

3.1.1. Les savanes de la bordure sud-est du massif forestier équatorial

Ces formations occupent de grands espaces à l'échelle régionale et se trouvent en bordure sud-est du massif forestier équatorial. Il s'agit des savanes du littoral, de la vallée du Niari, dans les Plateaux Batéké et la Cuvette congolaise (Koechlin, 1961; Schwartz-Dominique, 1988). Elles se prolongent également au sud vers le Congo (Koechlin, 1962) jusqu'en République Démocratique du Congo et en Angola (Duvigneaud, 1949). Une ou deux (plus rarement trois) espèces de

graminées représentent plus de 80 % de la biomasse herbacée alors que le couvert ligneux est faible ou parfois inexistant (*Figure 1.3*) (Schwartz et al., 2000). La zone a un régime tropical de transition avec une longue saison sèche bien définie de juin à août et une longue saison des pluies entre septembre et mai. Les précipitations annuelles moyennes sont de 2015 mm (fourchette 2000 - 2250 mm/an : (Ministère de l'Education Nationale de la République Gabonaise et al., 1983; Vande Weghe, 2008) et la température annuelle moyenne est de 25°C (Vande Weghe, 2008).

3.1.2. Les savanes de la bordure sud du massif forestier équatorial

Ces savanes de la bordure sud du massif forestier équatorial forment avec la forêt une mosaïque, elles sont une zone de transition entre les forêts semi-caducifoliées au sud et les savanes soudano-guinéennes au nord (Letouzey & Aubréville, 1968). Il s'agit de deux grandes extensions de vastes savanes australes de la République du Congo et de l'Angola qui se sont développées autour du massif du Mayombe et qui remontent vers le sud-est du Gabon (Vande Weghe, 2012). Elles se distinguent des précédentes par un couvert ligneux, arbustif pour l'essentiel, plus dense et par les conditions auxquelles elles sont soumises. Ces savanes se prolongent vers le Gabon au niveau du massif du Mayombe (*Figure 1.3*). Sous un même régime climatique de transition, les précipitations annuelles moyennes sont de 2198 mm (fourchette 1468 - 2937 mm) et la température moyenne annuelle est de 26°C (Ministère de l'Education Nationale de la République Gabonaise et al., 1983; Vande Weghe, 2012).

3.1.3. Les savanes incluses dans des massifs forestiers

Ces formations incluses sont généralement situées dans les zones périphériques des massifs forestiers, proches des savanes d'extension régionale. Elles ont une composition floristique et physionomique assez similaire (Schwartz et al., 2000). Quelques-unes parmi elles peuvent être isolées et incluses à l'intérieur de grands massifs forestiers comme c'est le cas des savanes du PN de Lopé au Gabon (Aubréville, 1967; L. J. T. White & Abernathy, 1996), ou des savanes du nord d'Impfondo, dans la Cuvette congolaise. Elles sont généralement moins grandes par rapport aux deux ensembles de formations décrites plus haut (*Figure 1.3*).

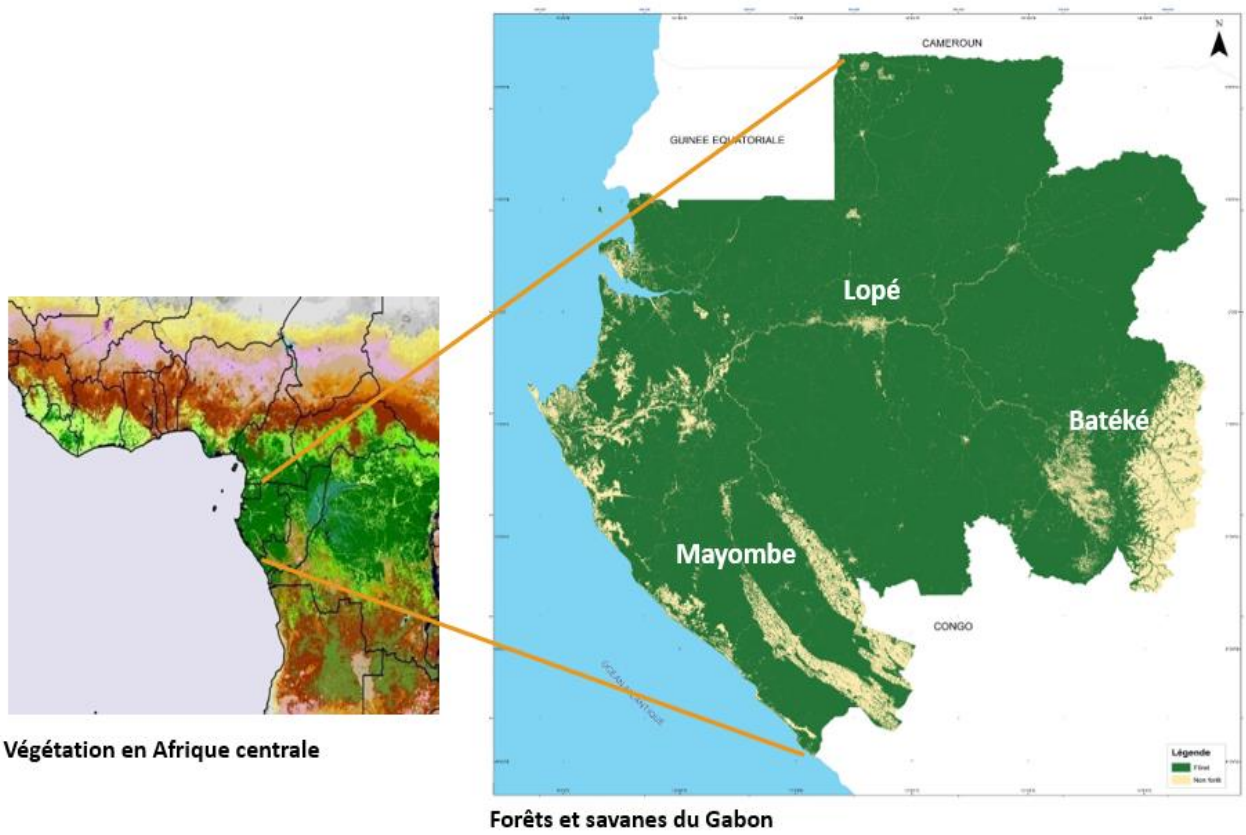

Figure 1.3 *: Emplacements des principaux blocs de savanes du Gabon (Source : Vincens et al., 1999)*

3.2. Caractéristiques générales des savanes humides du Gabon

3.2.1. Structure de la végétation

Les savanes sont des formations tropicales et subtropicales où la strate herbacée est continue et importante, occasionnellement interrompue par des arbres et arbustes, où des feux de brousse se produisent de temps à autre et où les principaux schémas de croissance sont étroitement associés à l'alternance des saisons humides et sèches (Bourlière & Hadley, 1983). On trouve principalement les savanes tropicales en Afrique, en Amérique du Sud, en Australie et sur le sous-continent indien. Ces dernières sont des anciens vestiges paléoclimatiques du Pléistocène (Aubréville, 1962; Edwards et al., 2010; Giresse et al., 2020a; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006; Schwartz et al., 2000).

Les savanes du Gabon présenterait, à l'échelle réduite, ce à quoi devait ressembler le paysage écosystémique de toute la sous-région de l'Afrique centrale durant les périodes arides

du dernier maximum glaciaire (Edwards et al., 2010; Oslisly et al., 2006). Elles sont entrecoupées de forêts galeries et de bosquets formant un magnifique paysage de mosaïques forêt-savanes (*Figure 1.4*) (L. J. T. White & Abernathy, 1996).



Figure 1.4 *: Mosaïques de forêt-savane du Gabon (J. Lou, 2012)*

Cependant, la structure végétale de ces systèmes ouverts peut varier en fonction de la couverture ligneuse qui peut passer d'une savane complètement dépourvue de ligneux à une savane arbustive. Globalement, deux types de formations herbeuses définissent les savanes du Gabon :

- Les formations herbeuses non boisées dont la structure de la végétation est caractérisée par l'absence totale de peuplement ligneux (*Figure 1.5a*). Cette structure est principalement caractéristique des savanes des plateaux Batéké liée à la nature et à la texture du sol argilo-sableux (Descoings & Carrière, 1975).

- Les formations herbeuses arbustives dont la structure de la végétation est caractérisée par une densité plus ou moins importante des peuplements ligneux, dont la hauteur peut

rarement atteindre 4 m (Descoings & Carrière, 1975). C'est ce type de savanes qui est le plus rencontré au Gabon (*Figure 1.5b*)

a) b)



Figure 1.5 : *a) Savane des plateaux Batéké dépourvue d'arbustes (J. Lou, 2012) ; b) savane arbustive du Mayombe (Mouila) (F. Evouna, 2018)*

Avec plus d'une soixantaine d'espèces de graminées, les savanes du Gabon sont principalement dominées par un petit nombre d'espèces de graminées et de ligneux qui sont communes à l'ensemble des savanes de l'Afrique centrale (L. J. T. White & Abernathy, 1996). Pour les graminées les plus communes, il s'agit particulièrement des *Hyparrhenia diplandra*, des *Anadelphia afzeliana*, des *Andropogon schirensis*, des *Loudetia simplex* ou des *Imperata cylindrica*. Et concernant les ligneux, les espèces les plus rencontrées sont essentiellement des *Crossopteryx febrifuga*, des *Nauclea latifolia*, *Annona senegalensis* ou des *Bridelia ferruginea* dont le diamètre atteignent rarement 10 cm (Cardoso et al., 2018; Descoings, 1974; Descoings & Carrière, 1975; L. J. T. White & Abernathy, 1996).

Les savanes humides de l'Afrique Centrale présentent des similarités avec les savanes humides Guinéennes d'Afrique de l'Ouest et plus particulièrement avec celles de la réserve de Lamto en Côte d'Ivoire, dont les caractéristiques sont très proches (Abbadie et al., 2006). Elles sont également entrecoupées de forêts galeries et de bosquets qui forment des mosaïques de forêt-savanes. Les conditions climatiques sont comparables avec des précipitations moyennes qui

avoisinent les 1200 mm (Abbadie et al., 2006) alors que celles de Lopé oscillent autour de 1440 mm (Bush et al., 2020; L. J. T. White & Abernathy, 1996). Trois strates composent la structure de la végétation à Lamto : la strate herbacée avec quelques espèces ligneuses basses (0-2 m), la strate arbustive (2-8 m) et la strate arborescente (plus de 8 m). En outre, la composition de la végétation est relativement similaire à celle des savanes humides du Gabon. Elles partagent les espèces dominantes de graminées et de ligneux telles que les *Hyparrhenia diplandra*, les *Imperata cylindrica*, les *Loudetia simplex* pour le peuplement des herbacés, et les *Crossopteryx febrifuga*, les *Bridelia ferruginea* ou les *Annona senegalensis* pour les ligneux (Abbadie et al., 2006; Cardoso et al., 2018; Descoings, 1974; Descoings & Carrière, 1975; L. J. T. White & Abernathy, 1996). Les naturels comme contrôlés, sont également comparables. Ils se produisent généralement tous les 1 à 5 ans dans ces savanes humides (Frost & Robertson, 1987). Les savanes de la réserve de Lamto se distinguent par la mise en place d'un programme de gestion de ces dernières depuis plus de 30 ans, sous un régime à plusieurs modalités : allant des feux annuels jusqu'à la suppression totale (Devineau et al., 1984) comme cela se fait également dans le PN de Lopé (Jeffery et al., 2014).

3.2.2. L'histoire des feux dans les savanes humides du Gabon

Face à un climat plutôt favorable forêts tropicales, le feu a été proposé comme explication principale de la présence inattendue et du maintien des savanes dans les zones tropicales humides (Jeffery et al., 2014; Monnier, 1968). Certaines de ces savanes humides sont, dans certains cas, brûlées de manière contrôlée selon une fréquence variable (Frost & Robertson, 1987; Walters, 2015). Même s'il n'est pas complètement démontré que les feux empêchent réellement l'invasion des peuplements ligneux dans les savanes (Veenendaal et al., 2018), il a toutefois été prouvé qu'ils ralentissent tout de même leur progression (Jeffery et al., 2014; Monnier, 1968). De fait, la suppression des feux dans les savanes débouche sur un rapide envahissement des ligneux. Mais contrairement aux feux précoces, les feux tardifs restent cependant le type de feu le plus efficace pour le ralentissement de la progression des peuplements ligneux dans les savanes, surtout quand ils sont gérés par l'homme (Jeffery et al., 2014; Louppe et al., 2001; Oslisly & White, 2000).

A l'instar de l'ensemble des savanes humides de l'Afrique, les savanes du Gabon ont généralement toujours été soumises à des brûlages fréquents, qui ont pu être longtemps

contrôlés depuis bien longtemps par les paysans comme le révèle les travaux de Walters (2015) sur les savanes de Batéké. En effet, l'utilisation des feux sur les savanes de Batéké était dirigée par des chefs de terre (chefs coutumiers). Ils étaient généralement appliqués pendant la grande saison sèche comprise entre juillet et septembre (Sautter 1960 ; Vansina 1973 ; Walters 2015). Ces brûlages pouvaient parfois se faire selon un programme bien défini où la plupart des savanes étaient annuellement brûlées. Certaines zones, en revanche étaient laissées non brûlées servant de refuges pour des animaux (Sautter 1960 ; Vansina 1973). Les objectifs de brûlage étaient multiples : soit pour des raisons de chasse, pour des activités agricoles, pour l'élevage bovin ou pour apaiser les ancêtres à travers des cérémonie et des rituels (Riou, 1995; Walters, 2015).

Mais à partir de 1909, la gestion du brûlage des savanes par les chefs coutumiers a commencé à prendre fin avec la réorganisation administrative de la gestion des terres qui était en train de passer d'un régime coutumier à un régime étatique mis en place par les explorateurs européens en 1920 (Métégué N'Nah, 1981). Les derniers feux communautaires organisés selon le programme établi par les chefs coutumiers dans les savanes de Batéké ont été enregistrés en 1960. Cette extinction de régime de feu contrôlé a été déclenchée par le changement dans la gouvernance des feux notamment par la quasi-élimination du droit coutumier (Walters 2015). Depuis lors, le brûlage des savanes est resté, certes régulier et à fréquence relativement annuelle jusqu'à nos jours même s'il est passé d'un régime de feu contrôlé à un régime non contrôlé ou anarchique (Walters, 2015).

3.3. Cas particulier des savanes incluses du parc national de Lopé

Situé au centre du Gabon à environ 250 km de Libreville (-0.201635872 ; 11.60313192), le parc national (PN) de Lopé se trouve au centre du Gabon, juste sous l'Equateur. Il fait une superficie de près de 5000 km² dont la limite nord est marquée par le fleuve Ogooué, la limite occidentale par une ligne qui joint les sources de la Mingooué à l'Offoué (Froment & Guffroy, 2003). Il est caractérisé par une mosaïque de savanes incluses au sein d'un bloc forestier constitué de forêts pluvieuses de basse altitude (L. J. T. White & Abernathy, 1996) appartenant à la zone phytogéographique Guinéo-congolaise (F. White, 1983). Le paysage est défini par des transitions nettes entre les types de végétation. Inscrit sur la liste du patrimoine mondial de l'Unesco depuis 2007, le parc national de Lopé est l'un des sites les mieux étudiés d'Afrique centrale grâce à

l'existence d'une structure de recherches de renommée internationale, à l'image de la Station d'Etudes de Gorilles et de Chimpanzés (SEGC). Une base de données pluridisciplinaire de près de quatre décennies y est conservée.

3.3.1. Climat

Le climat est globalement marqué par une grande saison de pluie qui s'étale entre octobre et mai, une période plus sèche mais très variable autour du mois de janvier, et une grande saison sèche entre mi-juin et mi-septembre (Bush et al., 2020). La pluviométrie annuelle moyenne depuis ces 30 dernières années est de 1440 mm ± 201 avec de grands pics enregistrés pendant la grande saison des pluies. Ceci est très faible par rapport à la moyenne mondiale des zones tropicales humides qui oscillent globalement autour de 3000 mm (Bush et al., 2020; L. J. T. White & Abernathy, 1996). Le PN de Lopé présente ainsi un des climats les plus secs du Gabon, et est la région où la forêt est la plus fragile (L. J. T. White & Abernathy, 1996), si on admet généralement que les forêts pluviales tropicales ont besoin de 2.000 mm de pluie par an pour subsister. Cette faible pluviométrie est due à un effet de Foehn : l'air humide venant de l'Atlantique se refroidit en passant au-dessus des Monts du Chaillu, ainsi les pluies tombent beaucoup plus sur les versants ouest que l'est.

Les températures quotidiennes maximales et minimales moyennes sont respectivement de 28,1 C ± 2,2 SD et 21,9 C ± 1,1 SD dans les sites forestiers et 31,6 C ± 2,9 SD et 22,0 C ± 1,2 SD dans les savanes (Bush et al., 2020). L'humidité absolue moyenne annuelle est de 21,40 g/m^3 en forêt et 20,35 g/m^3 dans les savanes. Elle diminue à mesure qu'on se rapproche de la saison sèche pour atteindre son minimum (Bush et al., 2020). Une étude a récemment révélé une baisse des précipitations annuelles totales dans le PN de Lopé de près de -5,5% par décennie depuis 1980 dépassant la tendance estimée à partir des données de mesure régionales, alors que la température moyenne pour la même période augmente de + 0.25° C tous les dix ans (Bush et al., 2020).

3.3.2. Structure de la végétation

La partie nord du PN de Lopé, zone de notre étude, est caractérisée par des savanes incluses dans de grands massifs forestiers (Mayaux & Lambin, 1997; L. J. T. White & Abernathy,

1996) appartenant à la zone phytogéographique Guinéo-congolaise (F. White, 1983). Des intrusions et extensions forestières empiètent dans les savanes formant des bosquets et des galeries forestières, ce qui confère à cet environnement l'aspect en mosaïque de forêt-savanes (*Figure 1.4*), où la forêt progresse par endroits (L. J. T. White & Abernathy, 1996).

On distingue ainsi, en fonction des stades de succession végétale ligneuse (recolonisation), plusieurs formations végétales successives allant des savanes aux forêts matures (*Figure 1.6*) : (1) des savanes à *Crossopteryx febrifuga, Psidium guineense, Sarcocephalus latifolius* et des *Poaceae*; (2) des forêts pionnières à *Lophira alata, Aucoumea klaineana, Anthocleista*; (3) des forêts secondaires à *Burseraceae Annonaceae* ; *Mimosaceae, Rubiaceae, Irvingiaceae* et (4) des forêts matures à *Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Rubiaceae, Irvingiaceae* (Henga, 2021; L. J. T. White, 2001).

Les savanes humides de Lopé comprennent plus d'une soixantaine d'espèces de graminées plus ou moins difficiles à distinguer les unes des autres, et donc la plus part se trouvent concentrées dans les marais (L. J. T. White & Abernathy, 1996). Ces savanes sont essentiellement dominées par des espèces telles que des *Hyparrhenia diplandra*, des *Imperata cylindrica*, des *Anadelphia afzeliana,* des *Andropogon fastigiatus,* des *Ctenium newtonii,* ou des *Jardinea gabonensis* (Cardoso et al., 2018; L. White & Abernathy, 1996).



Figure 1.6 *: Aperçu de la colonisation d'une savane par la forêt dans le parc national de Lopé (Photo : Fidèle Evouna, 2022)*

3.3.3. Intérêt du programme de brûlage des savanes

Même si une nouvelle fragmentation forestière glaciaire, mais plus modérée (Holocène récent), s'est produite autour des derniers 3.000 ans BP, la phase post-Pléistocène se caractérise par l'expansion globale des forêts dans l'ensemble de la région tropicale africaine (Edwards et al., 2010; Oslisly et al., 2006). En effet, une fois les conditions redevenues plus favorables aux forêts, on assiste à une reconquête forestière permanente des milieux herbacés, encore en cours de nos jours (*Figure 1.6*), menaçant ainsi l'extinction des savanes (Morley, 2000; Van der Kaars & Dam, 1995). Signalée quasiment dans toute l'Afrique, l'expansion des lisières forestières connaît un taux pouvant atteindre 50 m par siècle (Schwartz et al., 1996), et parfois plus localement (Sagang et al. 2021, au Cameroun), dans le bassin du Congo, menaçant des écosystèmes herbacés dont les enjeux écologiques spécifiques sont aussi primordiaux (Bond & Parr, 2010).

Pour contrecarrer cette tendance naturelle et préserver la biodiversité savanicole, un programme annuel de brûlage des savanes, piloté par le Ministère des Eaux et Forêts et l'Agence Nationale des Parcs Nationaux (ANPN), a été mis en place depuis 1993 (Jeffery et al., 2014). Il a pour

objectifs de réduire le taux d'expansion des forêts vers les savanes, pour ainsi conserver la diversité des habitats dans la zone de transition forêt/savane, et d'encourager l'utilisation saisonnière des savanes par les grands mammifères (Molloy, 1997; Ukizintambara et al., 2007). Le plan consiste à brûler les savanes suivant une fréquence qui peut aller d'un brûlage annuel (LBS) à un brûlage tous les 2 ans ou 3 ans (LIBS), respectivement de type 1 (LIBS1) et 2 (LIBS2), ou jusqu'à une suppression totale des feux sur certaines savanes (LUS). Le brûlage se fait pendant la grande saison sèche comprise entre juillet et septembre (Jeffery et al., 2014). Toutes les données de brûlage depuis 1993 sont archivées et conservées à la SEGC. Malheureusement, il est parfois arrivé que des blocs de savanes, censés être protégés du feu, soient brûlés accidentellement, hors protocole, ou que les données de certains sites n'aient pas été renseignées.

En fonction de la fréquence des feux, il a été mis en évidence l'avancée progressive des forêts sur les savanes, notamment lorsque le rythme de brûlage de celles-ci baisse ou s'interrompt. Un gradient montrant différents stades de la transition (ou types d'habitat), caractérisé par l'augmentation progressive du couvert ligneux de la savane vers la forêt est clairement visibles (*Figure 1.6*) (Jeffery et al., 2014). Le choix de travailler sur cet écotone entretenu par un programme de brûlage annuel présentait ainsi un intérêt écologique important dans la compréhension des facteurs et mécanismes qui gouvernent le fonctionnement des mosaïques en milieux tropical humide.

Selon la fréquence des feux, on a catégorisé les habitats en quatre classes (*Figure 1.7*) : (1) les forêts matures (LF, pour Lopé forest), non concernées par les feux et avec une absence totale des plantes herbacées ; (2) les savanes fréquemment brûlées (LBS, pour Lopé Burned savanna) : avec une fréquence de feu d'une fois par an. Cet habitat est caractérisé par une forte densité de graminées très homogènes dans l'ensemble, et d'une couverture ligneuse très faible et essentiellement composée par les *Crossopteryx febrifuga et* le*s Nauclea latifolia* ; (3) les savanes non brûlées (LUS, pour Lopé unburned savannas) : Il s'agit des savanes qui n'ont pas été brûlées depuis au moins 23 ans du fait de leur enclavement total au milieu des forêts. Elles sont caractérisées par une distribution très hétérogène de l'herbe en phase d'extinction et au profit du couvert ligneux dont la structure se rapproche de plus en plus des forêts (forêts colonisatrices). Les LUS, selon leurs emplacements, sont caractérisées par la présence d'espèces pionnières

colonisatrices telles que l'*Aucoumea klaineana, Saccoglotis gabonensis, Barteria fistulosa ou Lophira alata* pour les savanes intra-forestières non brûlées (observation personnelle conforme avec Aubréville, 1962), et majoritairement par des *Lophira alata* et *Millettia versicolor* pour celles en lisière de forêts, en contact direct avec des savanes régulièrement brûlées (observations personnelles); (4) enfin les "*savanes peu brûlées*" (LIBS, pour Lopé Infrequently Burned Savannas ; *Figure 1.6*): Il s'agit des savanes qui devaient être classées dans la catégorie des savanes non brûlées (*Figure 1.7*). Mais leur proximité avec des savanes fréquemment brûlées a souvent occasionné des feux accidentels. L'estimation de leur fréquence de brûlage est comprise entre 10 et 50 % sur les 23 dernières années calculée sur la base des limites de données historiques disponibles (par manque d'observations certaines années ou à certains endroits face aux possibles feux accidentels). Les données manquantes ont été complétées au mieux grâce à l'expertise d'un des assistants de terrain de la SEGC, Edmond Dimoto. En effet, sur 23 années de gestion des savanes, il ressort de cette expertise que 3 brûlages accidentels des savanes ont été signalés et plus d'une dizaine de données n'a pas été observée et répertoriée. Nous avons ensuite estimé et arrondi les fréquences de feux à partir des valeurs minimale et maximale pour trouver l'intervalle de fréquence mentionné plus haut. Bien que dominée essentiellement par deux espèces ligneuses (*Crossopteryx febrifuga et Nauclea latifolia*), la classe LIBS est caractérisée par une structure ligneuse assez proche de LBS mais avec une couverture herbacée relativement faible et hétérogène. (*Figure 1.7*).

LF



LBS



LIBS



LUS2



Figure 1.7 *: Classification des quatre types d'habitat en fonction de la fréquence des feux le long du gradient forêt-savane dans le PN de Lopé, Gabon : Forêt mâture (LF) ; Savane fréquemment brûlée (LBS), savane rarement brûlée (LIBS) et savane non brûlée (LUS) (Photo : Fidèle Evouna, 2018)*

4. OBJECTIFS DE LA THESE

Ce manuscrit s'intéresse aux caractéristiques biogéographiques et écologiques des savanes humides péri- et intra-forestières du Gabon. Elle fait une large place à l'analyse de la composition des communautés de termites en tant qu'indicateurs biogéographiques et écologiques : (i) A l'échelle du Gabon, pour explorer la biogéographie post-Pléistocène des savanes dans différents contextes de forêts et de savanes ; (ii) A l'échelle locale, dans le Parc National de Lopé, pour aborder les mécanismes qui gouvernent la dynamique des mosaïques de forêt-savane face aux variations des paramètres environnementaux tels que les caractéristiques du sol, la production primaire et la pratique du feu. Pour ce deuxième objectif, nous profitons des effets du plan de brûlage annuel, instauré depuis 23 ans (et que je supervise depuis 2016), qui a produit une diversité d'habitats aux structures végétales variées, et que nous analyserons au travers onze parcelles de référence représentant les quatre classes d'habitat décrites plus haut. Nos objectifs s'articulent de la façon suivante :

I. Explorer la biogéographie post-Pléistocène des savanes du Gabon en utilisant les termites comme indicateurs biogéographiques et écologiques afin de comprendre les facteurs historiques et actuels qui influencent la distribution et la composition actuelle des communautés de termites dans les savanes actuelles (*chapitre 2*).

II. Déterminer les relations entre les variables du sol et la structure de la végétation (habitats), mais aussi de leurs influences relatives et conjointes sur la distribution des groupes taxonomiques et fonctionnels de termites, dans un contexte de mosaïque forêts-savanes entretenue par un programme annuel de brûlage (*chapitre 3*).

III. Évaluer la biomasse et la production primaire nette (NPP) ainsi que la variation de la distribution du carbone entre les différentes composantes de la végétation le long du gradient forêt-savane entretenu par un régime de feux contrôlés (*chapitre 4*).

5. ORGANISATION DU MEMOIRE

Cette étude s'articule en trois chapitres, dont le premier est un article publié au "*Journal Biogeography*". Les trois chapitres s'organisent autour d'un thème central en rapport avec la biogéographie et le fonctionnement des savanes péri-forestières. Deux grandes parties sont mises en évidence dans ce mémoire : La première partie est focalisée sur l'exploration de la biogéographique post-Pléistocène des savanes dans différents contextes de forêts et de savanes du Gabon (*chapitre 2*) et la deuxième partie s'intéresse aux mécanismes et facteurs qui gouvernent la dynamique des mosaïques forêt-savanes dans un contexte de recolonisation forestière (*chapitres 3 et 4*).

Le *chapitre 2* intitulé : The Biogeography of Gabonese savannas : evidence from termite community richness and composition, soumis pour publication à "*Journal Biogeography*", décrit l'histoire évolutive des savanes du Gabon à l'aide des termites comme indicateurs biogéographiques et écologiques.

Le *chapitre 3* intitulé : Relation entre variables du sol, habitats et composition taxonomique de termites dans une mosaïque forêt-savanes entretenue par un régime de feux expérimentaux, décrit les variables du sol le long du gradient et leurs relations avec la composition taxonomique et la structure végétale.

Le *chapitre 4* intitulé : Répartition de la production primaire nette le long d'un gradient forêt-savane et contribution dans la compréhension des processus écosystémiques, décrit les variations d'allocation du stock de carbone dans les différentes composantes de la végétation le long du gradient de transition forêt-savane.

Chapitre 2

Article soumis à

Journal of Biogeography (2022)

The biogeography of Gabonese savannas: evidence from termite community richness and composition

Short Running: Biogeography of Gabonese savannas

Fidèle Evouna Ondo[1,2,3 *], Kathryn J. Jeffery[4], Robin Whytock[4], Katharine A. Abernethy[4,5], Pierre Couteron[3], Paul Eggleton[6], Claire Griffin[6], Nicolas J. Ostle[7], Aurelie-Flore Koumba Pambo[1], Alfred Ngomanda[8], Josué Edzang Ndong[1], Catherine L. Parr[9, 10, 11]

[1] Agence Nationale des Parcs Nationaux, Libreville, Gabon
[2] Ecole Doctorale GAIA, Université de Montpellier, Montpellier, France
[3] UMR AMAP, IRD, F-34000 Montpellier, France
[4] Biological and Environmental Sciences, Faculty of Natural Sciences, University of Stirling, Stirling, UK
[5] Institut de Recherche en Ecologie Tropicale, CENAREST, Libreville, Gabon
[6] Life Sciences Department, Natural History Museum, London, UK
[7] Lancaster Environment Centre, Lancaster University, Lancaster, UK
[8] Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique (CENAREST), Libreville, Gabon
[9] School of Environmental Sciences, University of Liverpool, Liverpool, L69 3GP, UK
[10] Department of Zoology & Entomology, University of Pretoria, Pretoria 0002, South Africa
[11] School of Animal, Plant and Environmental Sciences, University of the Witwatersrand, Wits, South Africa

ABSTRACT

The history and biogeography of savannas within the forested region of central Africa are not well understood. Here, we explored the post-Pleistocene biogeography of Gabon's savannas using termites as biological indicators to understand historical and mechanistic factors influencing present-day termite communities in the country's extant savannas.

Using standardised transect methods, we sampled termite communities in four disjunct modern savanna areas of Gabon: the centre (Lopé), the southeast (Batéké) and the south (Mayombe North and South). Termites at Lopé were collected in three habitats (forest, annually burned savannas and the Infrequently burned Savannas (fire frequency of more than 10% but fewer than 50% of the past 23 years of the burning management programme). We used DNA barcoding of the COII region to identify termite species and compared abundance, species richness and community composition across the areas and habitats.

Community composition differed greatly between Lopé and both Batéké and Mayombe savannas with Lopé being exceptionally depauperate and lacking characteristic savanna species. Within Lopé, the abundance and diversity of termites was highest in forests and lowest in annually burned savannas, with a gradual change in species composition across the forest-savanna gradient associated with fire history.

The absence of savanna typical species in the Lopé savannas challenges current assumptions that these savannas were linked to the south or southeastern savannas during the Pleistocene and suggests that their evolutionary history is different. It is possible that Lopé savannas opened as an isolated grassland and have never been contiguous with neighbouring savannas, or that they were isolated soon after forest expansion began and have now lost savanna-typical species. In addition, the patterns of termite community composition in fire suppressed savannas supports a hypothesis of rapid change driven by fire frequency where no burning over 23 years let savannas become ecologically much more forest-like than with the Infrequently burned Savannas.

Keywords: Gabon, termites, forest-savanna mosaic, Central Africa

1. INTRODUCTION

The C4 grasses that dominate tropical grasses biomes (savannas and grasslands) emerged in the late Oligocene some 30 Mya. Their expansion in Africa between 10 and 15 Mya during the Miocene (Charles-Dominique et al., 2016; T. J. Davies et al., 2020) was a major driver of grass diversification (Spriggs et al., 2014). This expansion is thought to have been linked to increased aridity, declining atmospheric CO_2 levels and enhanced fire activity (Charles-Dominique et al., 2016; Hoetzel et al., 2013). There has been a constant dynamic between forest and savanna cover on the African continent ever since. During the last glacial maximum, previously forested areas of the continent including the Congo basin rainforests, retreated and shrank, with grassland expansion facilitated by fire (Keeley & Rundel, 2005), low CO_2 (Cerling et al., 1997) and mammalian herbivory (Charles-Dominique et al., 2016), making savannas the most extensive vegetation cover in Africa throughout the Pleistocene (Bond & Zaloumis, 2016).

In contrast, post-Pleistocene climatic conditions have favoured forest expansion, and what is commonly termed the "Congo Basin" (but includes both the Congo and Ogooue river basins) now holds the second largest tropical rainforest on the planet and is one of the world's most biodiverse ecosystems (Myers et al., 2000). These forests cover about 2.4 million km^2 (Schwartz et al., 2000). The biogeographical contexts in which tropical grassy and forest systems have evolved, and how they have responded to climatic changes and anthropogenic impact remains poorly understood. This study uses termites as biological indicators to understand past and present interactions between forest and savanna biomes, focusing on savanna and forest systems in Gabon.

Today, although the Congo Basin region is mainly dominated by tropical forests, almost 40% of its vegetation cover is savanna grasslands (de Wasseige et al., 2009; Solbrig et al., 1990). These grasslands can be divided in two categories: savannas located at the edges of the equatorial forest block (South Congo and North Cameroon), and savannas enclosed within forests (F. White, 1983). These grassy formations are an important habitat for a significant number of faunal and floral species (Vande Weghe, 2011). Nevertheless, the continued existence of such savannas in humid tropical environments where forests currently dominate has raised questions and controversial debates on their ecological drivers.

The savannas now present in Central Atlantic Africa were first thought to be ecosystem anomalies because they occur in climatic conditions known to be favourable to humid tropical forests (Aubréville, 1949, 1967). Archaeological findings lend support to the anthropogenic origin of Congo Basin savannas, caused by human-originated fires (Aubréville, 1967; Schnell, 1976). However, subsequent palaeoecological studies showed that these savannas emerged and extended in the Congo Basin region during the glacial period, specifically during the last glacial maximum between 20,000 and 10,000 years BP (Aubréville, 1962; Dupont et al., 2000; Edwards et al., 2010; Giresse et al., 2020b; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006; Schwartz et al., 2000) and thus provided evidence supporting their palaeoclimatic, rather than anthropogenic, origin. δC^{14} and δC^{13} analysis of sediments found a significant presence of C4-type vegetation characteristic of tropical grasses (Aubréville, 1962; Dupont et al., 2000; Edwards et al., 2010; Giresse et al., 2020b; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006; Schwartz et al., 2000) implying that the vegetation of Central Atlantic Africa was largely dominated by grassy biomes during the last glacial maximum. The landscapes differed from now, with savannas covering large areas, and forests confined to a few refuges (Aubréville, 1962; Dupont et al., 2000; Edwards et al., 2010; Giresse et al., 2020b; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006; Schwartz et al., 2000). At the end of the last glacial maximum, around 12-18,000 years BP, the forest began to expand, a process which continues today, with a maximum forest expansion between 9,000 and 3,000 years BP (Maley & Brenac, 1998). The forest expansion progressively reformed the landscape of the Congo Basin into mosaics of forest-savanna (Dupont et al., 2000; Leal, 2001; Oslisly et al., 1996; L. J. T. White, 2001; L. J. T. White & Abernathy, 1996). Today, to the west of the Central African forest basin, the middle Ogooué savannas of Gabon (Aubréville, 1967) represent a reduced model of the forest and savanna mosaic landscapes thought to be previously widespread and typical of the region. Just how the expansion and contraction of forest and savanna has influenced the biota of this region remains poorly known. Exploring differences in biota across this region enable past biogeographical processes to be understood better. Gabon is situated on Africa's west coast on the south-western edge of the Congo Basin forest block and bisected by the Equator (Figure 1). Savannas cover less than 10% of the country while forest cover occupies 88 % (Sannier et al., 2014). The most extensive expanses of savannas are in the south

(Mayombe) and southeast (Batéké Uplands) of Gabon. These two zones are the most north-westerly extents of the Anglolan savannas to the south which link to southern Africa (F. White, 1983). Smaller areas of savanna are found along the Gabonese Atlantic coast and around Lopé in the middle Ogooué valley in central Gabon, where small pockets of enclosed savannas are present (Aubréville, 1967). . All of Gabon's savannas have been considered to be palaeoclimatic relics of the Quaternary (Oslisly & White, 2000). Yet from the most recent glacial fluctuations (2,800 and 2,000 years BP) to today, these savannas have continued to shrink, gradually increasing in tree cover (Mitchard et al., 2009; Mitchard & Flintrop, 2013). Despite this tendency, recolonisation of savannas by forests has been retarded by frequent anthropogenic fires for hunting and agriculture, made possible by an annual dry season across the region (Oslisly et al., 2013).

Bantu peoples have been present in Gabon since at least 2,400-2,300 years BP (Oslisly & Peyrot, 1992); a population hiatus between 1400 and 700 BP coincided with the absence of fire and accelerated expansion of forests into savannas (Oslisly et al., 2013; Sankaran et al., 2005; L. J. T. White et al., 1995). Currently, a prescribed annual burning plan in the savannas of Lopé NP National Park (begun in 1993) contributes to the maintenance of these savannas (Jeffery et al., 2014). All other savannas in the country are burned by local people, following various adapted traditional fire regimes but typically an annual or even bi-annual burn is applied, although regimes are variable between and within years (Vande Weghe, J-P. et al., 2016; Walters, 2015). The regular and documented burning of the Lopé savannas make it the ideal site to study fire impacts on the forest-savanna dynamic. Beyond the use of fire, savanna persistence at Lopé is also supported by the local microclimate, characterised by low rainfall, with levels now around 1450 mm/year, which is well below the minimum thought necessary to support rainforest cover (Bush et al., 2020).

Particular biotic indicators, markers of the evolution of ecosystems, could allow us to better understand past biogeographical contexts and determine how these ecosystems responded to climatic changes on a millennial scale (R. G. Davies, 2001; Eggleton, 2000; Eggleton et al., 1994). Termites play a fundamental functional role in tropical ecosystems (Ashton et al., 2019; Jouquet et al., 2011). They play key roles in terrestrial ecosystems through the decomposition of dead plant matter (Jouquet et al., 2011), the decomposition of much of the

litter (Ashton et al., 2019; Eggleton, 2000; Griffiths et al., 2019), and bioturbation and enhancing soil drainage (Jouquet et al., 2011). In short, as ecosystem engineers, they contribute to the redistribution of organic matter and minerals in ecosystems, and therefore to the growth and diversity of vegetation (Fox-Dobbs et al., 2010; Jouquet et al., 2006). Termites are relatively easy to sample (D. T. Jones & Eggleton, 2000), and sensitive to ecosystem disturbances (Dibog et al., 1999; Eggleton, 1997; Eggleton et al., 1996; Gathorne-Hardy et al., 2001). They have been shown to have limited dispersal ability across biome boundaries (Gathorne-Hardy, Collins, et al., 2000; Gathorne-Hardy, Jones, et al., 2000). The composition of termite communities can therefore reflect historical ecosystem patterns, making them ideal bioindicators for studying Quaternary environmental change (R. G. Davies, 2001; Eggleton et al., 1994; D. T. Jones & Eggleton, 2000).

Previous studies have shown that termites are more diverse in forests than in savannas (Eggleton et al., 1996; D. T. Jones & Eggleton, 2000). Termite abundance and diversity in African savannas are not greatly affected by fire (A. B. Davies et al., 2012a; Kouakou, 2015)with savanna species more resistant to fire than those whose biogeographic history is linked to forests (A. B. Davies et al., 2010). However, there is some suggestion that species in mesic savannas are more sensitive to fire as different fire regimes can result in very different vegetation (Beale et al., 2018; A. B. Davies et al., 2012a). The effect that fire has on the diversity and composition of termite communities can therefore provide us with additional evidence to understand what biogeographical changes have occurred.

Research on termite ecology in central Africa has been limited to date, however, some surveys have been undertaken in the Batéké Uplands in the Democratic Republic of Congo (Kifukieto et al., 2014), and a few non-exhaustive studies have also been conducted in Gabon. Studies have focused on soil-feeding termites in Gabonese forests, particularly emphasizing the dominance of two Termitidae sub-families, the Apicotermitinae and Cubitermitinae (Harry, 1998; Scholtz, 2010). All of this previous work was conducted in forest ecosystems and identification was not undertaken beyond genus-level. The abundance, composition and variability of the termite communities in Gabonese savannas therefore remains undocumented.

The main aim of the present study was to explore the biogeographic history of Gabonese savannas using the termite communities as biological indicators, and to understand how certain

factors (habitat, fire and age of ecosystems) could influence termite distribution. We focused specifically on the following research questions:

Question 1: How does the abundance and richness of the termite community differ among regularly burned Gabonese savannas?

Question 2: Does the termite species composition of the isolated savannas at Lopé indicate a possible past link to one or other of the larger savanna areas?

Question 3: What influence do long-term fire regimes have on the abundance, richness and composition of termite communities in forest-savanna mosaic type savannas?

Across mesic savannas in Gabon that are broadly similar in fire and climatic conditions, we expected that there would be no significant difference in termite abundance or richness, but that the areas might differ in species composition due to their geographic distance and biogeographic barriers (Q1). We expected that the species composition of the Lopé savannas might associate more closely with one or other of the larger savanna areas, indicating possible contiguity between them when savannas were more widely spread in the region (Q2). Under this general hypothesis, we predicted that a closer link was more likely between Lopé and Batéké than between Lopé and the Mayombe savannas, because the latter are separated by the Chaillu Mountain range which retained forest cover during the last glacial maximum (Lanfranchi & Schwartz, 1990; Sosef et al., 2004). We also expected a much higher richness and composition of termites in forests than in savannas, but to see no impact of fire on termite abundance or richness within savanna communities, because savanna species tend to be adapted to fire i.e. little difference between regularly burnt and long unburnt (Q3).

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Sampling sites

Termite sampling was undertaken in four distinct savanna systems that occur across Gabon: Mayombe North, Mayombe South, Batéké and Lopé (*Figure 2.1 and Table 2.1*). All form part of the West Congolian Forest-Savanna Mosaic (F. White, 1983), and while influenced by an equatorial climate, a climatic gradient occurs between the equator and the southern part of the country.

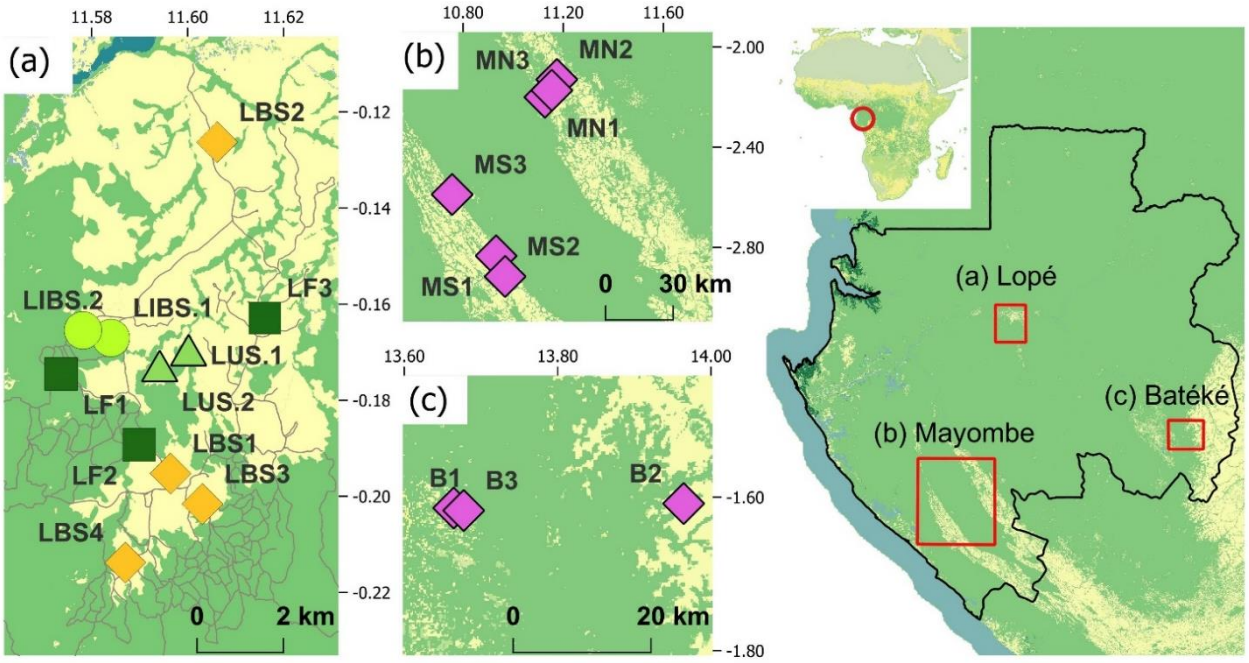

Figure 2.1 *: Sampling locations of termites in Gabon, with detail of the four main sampling areas as follows: (a) Lopé (b) Mayombe North (MN) and Mayombe South (MS) and (c) Batéké. Green = forest; pale yellow = savanna, blue= water, coloured symbols = transect locations, where orange diamonds = burned savannas, pale green triangles = infrequently burned savannas, pale green circles = unburned savannas and dark green squares = forest (K. Jeffery, 2022)*

- Mayombe North forms part of a large finger of savanna that extends into south-eastern Gabon from the much larger savannas of southern Republic of Congo and Angola (Vande Weghe, 2012). The area is under the influence of a transitional equatorial climate regime, with a long dry season between July and September. Average annual rainfall is 2198 mm (range 1468 - 2937 mm) and annual average temperature is 26°C (Ministère de l'Education Nationale de la République Gabonaise et al., 1983; Vande Weghe, 2012). Savannas are customarily burned each year by local communities who practice swidden agriculture, grazing and hunting (Vande Weghe, 2008; Walters, 2015). However, fires are set irregularly and savannahs may be burnt once or several times a year as burning is not managed or controlled (King et al., 1997). Sampling in the Mayombe N area was conducted near the town of Mouila, where 3 transects were established in frequently burned savannas (*Figure 2.1b; Annexe 2.1*).
- Mayombe South forms part of a second finger of savanna that runs parallel to the MN savannas, also connected to the larger savannas of southern Republic of Congo and Angola (Vande Weghe, 2012). The area is considerably drier than Mayombe N (average annual rainfall is

1489 mm, range 1937-1230mm) but with similar temperatures. Savanna burning practices are the same as for Mayombe N (Vande Weghe, 2008, 2012; Walters, 2015). Sampling in the Mayombe S area was conducted near the town of Tchibanga, where 3 transects were established in frequently burned savannas (*Figure 2.1b; Annexe 2.1*).

- Batéké is located in the extensive open grassy savanna systems and forest-savanna mosaics of the Batéké Plateaux in the SE of Gabon, which extend east and south into the Republic of Congo and the Democratic Republic of Congo. The area has a transitional tropical regime with a well-defined, long dry season from June to August and a long rainy season between September and May. Average annual rainfall is 2015mm (range 2000 - 2250 mm/year : (Ministère de l'Education Nationale de la République Gabonaise et al., 1983; Vande Weghe, 2008)) and average annual temperature is 25°C (Vande Weghe, 2008). Savanna burning practices are the same as for Mayombe N and Mayombe S (Walters, 2015). Three transects were established in savanna in the Batéké area, near the towns of Franceville and Bongoville: a forest belt approximately 10 km wide separates the two towns (*Figure 2.1c; Annexe 2.1*).

- Lopé is characterised by a forest-savanna mosaic flanked by continuous forest to the south and east of the study area, and the middle reaches of Gabon's principal river, the Ogooué, to the north (*Figure 2.1a; Annexe 2.1*). The enclosed savannas of Lopé date from at least 9,000 years BP (Henga, 2021; Oslisly et al., 1996). They are separated from the Mayombe savannas by the forested Massif du Chaillu Mountain range to the south (Lanfranchi et al., 1990), and from the Batéké Uplands savannas in the east by extensive forests (Aubréville, 1967; F. White, 1983). Lopé is one of the driest areas in Gabon, with an average annual rainfall of 1466 mm (range 1265-1667mm (Bush et al., 2020)). Average annual temperatures are 25°C in the forest and 26.8°C in the savannas. Fire practices inside Lopé National Park differ from those at the other sampling sites (which were outside protected areas). Here savannas are burned annually, and burning is controlled by the park authorities under a management plan (Jeffery et al., 2014). Some savannas are actively protected from fire; these are more susceptible to the growth of woody vegetation than those that are burned annually (Jeffery et al., 2014). Unburned or infrequently burned savannas therefore represent 'intermediate' vegetation types between frequently burned savannas and forests. In order to address Question 3, a more detailed sampling strategy was

implemented in Lopé. Here, three distinct habitat types representing a gradient from old growth forest to open savanna were sampled: four transects were established in annually burned savannas; four in savannas with a depressed fire regime and three in forests (LF). Of the savannas with a depressed fire regime, two had not been burned for at least 23 years (LUS) and two had an attenuated fire regime, with burns only occurring in between 10 and 50 % of the past 23 years (LIBS; (Jeffery et al., 2014)). Of the forests, two were continuous forest and one was a natural forest fragment (*Figure 2.1a; Annexe 2.1*).

2.2. Sampling approach

Termites were sampled using standardised transect methods (A. B. Davies et al., 2021; D. T. Jones & Eggleton, 2000). Two protocols were used depending on habitat: the first was developed for forest ecosystems and has been widely used in tropical forests around the world (Gathorne-Hardy et al., 2002), and the second was developed for savannas (A. B. Davies et al., 2021; D. T. Jones & Eggleton, 2000).

At each selected sampling site, transects were established at a minimum distance of 50 m from the nearest forest-savannah edge or any human infrastructure. Transects were marked on the ground with a measuring tape. Each transect measured 200 m^2 (100 m × 2 m) and was separated into twenty 10 m^2 (5 m × 2 m) sub-sections which were marked with a tape before being sampled.

In each sub-section, all microhabitats where termites may be found (e.g. soil, termite mounds, tree trunks, tree buttresses, dead stumps, tree nests, branches and twigs) were manually searched for a set sampling period. In the forest, the complexity of microhabitats necessitated a more intensive sampling effort than in the savannas (Eggleton et al., 1996; D. T. Jones & Eggleton, 2000). In the forest each 5 x 2m sub-section was sampled for 30 minutes by two people, whereas in savannas, a 10 person-minute search per sub-section was implemented, as described in (A. B. Davies et al., 2021). Each time termites were encountered, a maximum representative sample of 10 workers and 3 soldiers were collected. In addition, a number of soil pits of 5-10 cm deep were dug (between 6 and 12 per section) and searched for termites during the sampling period. Termites were placed immediately into individual eppendorf tubes containing 70 % alcohol for identification in the laboratory.

2.3. Termite identification

Termites were identified by DNA barcoding. To extract DNA, individual termites were selected at random from the eppendorf tubes collected in the field. Each tube, containing termites in ethanol, also had a small identification label inside, which was recorded onto a grid reference template, mirroring the wells of a 96-deep well plate. On removal from the tubes, specimens were first blotted onto tissue to remove excess ethanol and placed into each well using sterilized tweezers. 180µl of ATL Tissue lysis buffer (Qiagen Ltd) and 20µl Proteinase K solution {40 mAU/mg protein} (Qiagen Ltd) was added to each well using a multi-channel pipette and left to digest overnight on a shaking incubator (Corning LSE benchtop shaking Incubator) at 56°C degrees with agitation. After digestion was complete, the lysate was removed using a multi-channel pipette and transferred into a clean 96-deep well plate. DNA extraction clean-up on the lysates was performed on a Qiagen BioSprint 96, using the BioSprint 96 DNA Blood kit (384), following manufacturer's instructions (Qiagen Ltd).

Polymerase chain reactions (PCR) were carried out in a 25µl reaction volume, using the BIOLINE-MYTAQ method, comprising of 15.5µl sterile water, 5µl 10x buffer (supplied with *Taq* polymerase) containing, 1.5µl Magnesium chloride {50mM) and 0.2µl dNTP mix {25mM}. 1µl of each primer (Forward primer: MODA_5'-CAGATAAGTGCATTGGATTT) and (Reverse primer: ILYSB_5'-GTTTAAGAGACCAGTACTTG) at 10µM, 0.5µl MyTAQ BIOLINE (Bioline, London, UK) and 2µl of gDNA template. PCR cycling conditions for MODA/ILYSB were as follows: 40 cycles at 95.0°C for 30 sec, 45.0°C for 30 sec, 72.0°C for 45 sec and 72.0°C for 10min.

PCRs were amplified using a GeneAmp PCR system 9700 (Applied Biosystems). All PCR products were separated on a 2% agarose gel and successful amplified PCR products purified using Appleton Woods AxyPrep PCR Magnetic Beads. DNA concentrations of each purified extract were measured using a Nanodrop 8000 DNA spectrophotometer. Any samples outside the concentration required for the fragment size being amplified (700 base pair fragment) were normalized. Forward and reverse samples were set up in separate plates for sequencing using Applied Biosystems BigDye Terminator kit V3.1, and cycled using a GeneAmp 9700 dual block thermal cycler (Applied Biosystems) following manufacturers guidelines. Samples were then further purified to remove unincorporated dye using Appleton Woods AxyPrep DyeClean

Magnetic Beads. Purified reactions were sequenced on an AB 3730xl capillary DNA Analyser (Applied Biosystems) at the Natural History Museum London - Sequencing Facility.

Sequences were aligned using Geneious Prime Software version 2021.2, and identified to species-level using the BLAST algorithm in the National Center for Biotechnology Information (NBCI) Genbank database (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). The pairwise percentage similarity of each sequence was examined; species-level identity was accepted at 97% and generic-level identity at 95%. Where samples could not be assigned to a species, genus and sequential novel species numbers (i.e. "sp 1", "sp 2" etc.) were assigned. Sequence data for each specimen are available at Genbank (Accession codes: ON952588- ON953141). This applied especially to the soldierless Apicotermitinae, where the taxonomy is poorly developed, and many species have not been described or sequenced.

2.4. Data analysis

DNA barcoding cannot determine the number of individuals contributing to the genetic signature of a species detected in a sample (i.e. eppendorf tube) thus a detection was recorded as a single occurrence of each species per sample (Longino et al., 2002). Therefore, to compare the abundance of termites between the four study areas the total number of samples (eppendorf tubes) collected per transect was used as an index of relative, rather than absolute, abundance.

Because sampling success differed between habitats, rarefaction (Pearson & Rosenberg, 1977) was used to estimate the number of species expected for each sample, by calibrating to a standard number of individuals (n = 16, the smallest number in the whole sample). This method allowed us to obtain comparable species richness values among sites with different sampling effort (Sanders, 1968). Generalised linear models (GLMs) were used to estimate mean abundance and mean rarefied species richness for each habitat and site. GLMs for rarefied species richness were fitted with a Gaussian (identity-link) distribution. Abundance data were overdispersed and were therefore fitted with a negative binomial (log-link) distribution. Model fit was assessed following (Zuur et al., 2010). To compare mean rarefied species richness and abundance between habitats and sites, we estimated marginal means with *P*-values adjusted using the Tukey method (emmeans R package; (Lenth et al., 2021)).

To visually compare taxonomic similarities in the termite community among sites and habitats, we used non-metric multidimensional scaling (NMDS) and agglomerative hierarchical clustering applied to a Bray-Curtis dissimilarity site x species matrix. Statistical analysis was performed using RStudio version 4.1.1 (R Core Team, 2021). Negative binomial GLMs were fitted using the MASS R package (Venables & Ripley, 2002). Clustering was performed using the vegan, cluster and dendextend R packages (Galili, 2015; Mächler et al., 2012; Oksanen et al., 2020).

3. RESULTS

3.1. Relative abundance and species diversity (Question 1)

A total of 1,336 termite samples (i.e. individual eppendorf tubes containing termites) were collected (*Table 2.1*). Species-level identification of these samples revealed 108 species (see *Annexe 2.2*), 107 of which were Termitidae, with one species of Rhinotermitidae. Seven subfamilies of Termitidae were present, the most common being the Apicotermitinae (57 species) followed by Cubitermitinae (19) and Termitinae (15).

Tableau 2.1 *: Summary of collection effort at each sampling area*

Sampling Area	Habitat Type	No. of transects	Abundance		Diversity	
			No. of samples	Median per transect	No. of species	Median per transect
Mayombe North (MN)	Burned Savannas	3	197	66	26	16
Mayombe South (MS)	Burned Savannas	3	166	56	17	11
Batéké (B)	Burned Savannas	3	122	41	27	12
Lopé (L)	Burned Savannas	4	131	34	8	4
	Unburned (2) and infrequently burned Savannas (2)	4	155	38	43	12
	Forest	3	565	178	65	28
	Total	**20**	**1336**		**108**	

Rarefied species accumulation curves revealed a clear difference between habitat types in sampling completeness (*Figure 2.2*). The curve almost reached its asymptote for the burned savannas particularly at Lopé, suggesting that the sampling here was successful at capturing most species. However, more generally the forest transects and long unburned savanna transects had

species accumulation curves that clearly did not reach an asymptote (*Figure 2.2*). This means that species richness estimates were not complete in these study areas, and species richness differences between burned savannas and other habitats are thus likely to be underestimated by our analysis (*Figure 2.2*).

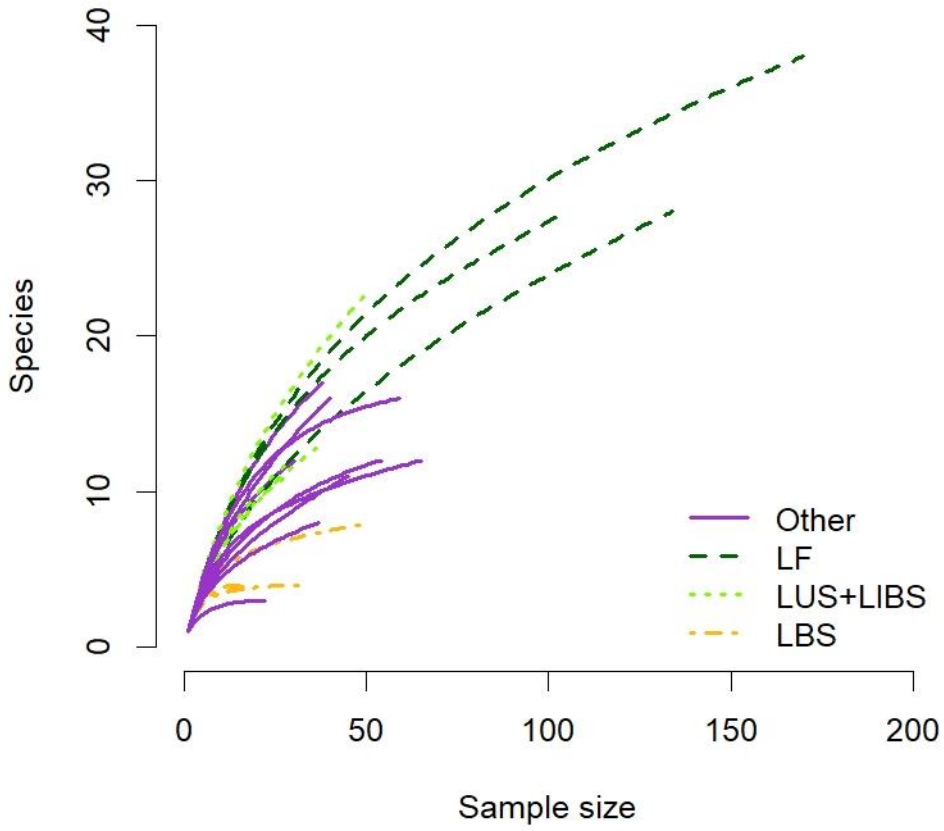

Figure 2.2 *: Species Richness Rarefaction Curve for termites in Gabon, organized by habitat type. (Green forest dotted line = Lopé Forest (LF); green dotted line = Lopé Unburned and Infrequently burned Savanna (LUS+LIBS); orange dotted line = Lopé Burned Savanna (LBS); purple solid line = all other burned savannas (Mayombe N, Mayombe S, Batéké).*

A total of 616 samples were collected across all burned savannas: 131 at Lopé, 197 at Mayombe N, 166 at Mayombe S and 122 at Batéké (*Table 2.1*). The mean relative abundance of termites differed among the burned savannas, and Lopé had significantly lower mean abundance than the two Mayombe savannas (*Figure 3a; Annexe 2.3*). Mean abundance for the Batéké savanna was intermediate between the Lopé and the Mayombe savannas (*Figure 2.3a*).

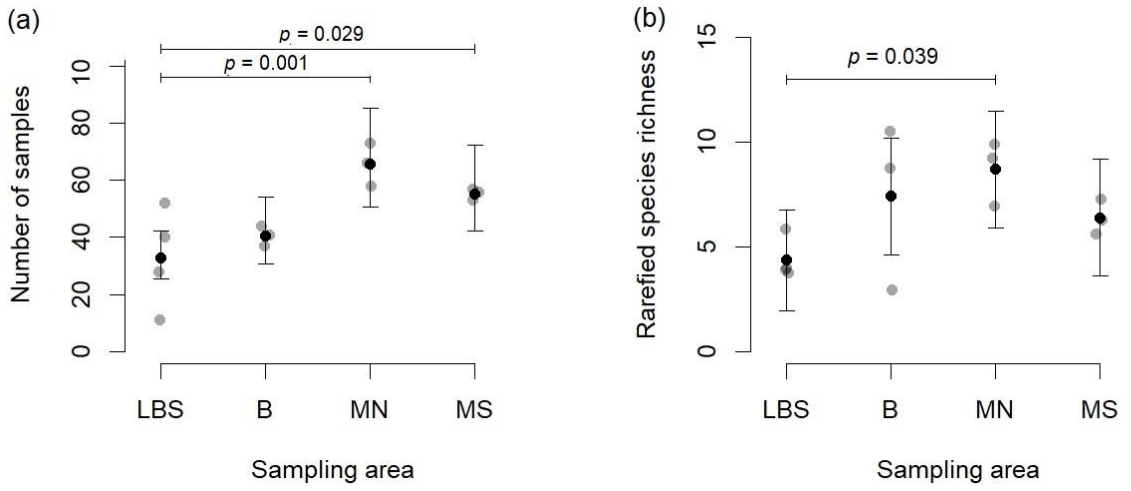

Figure 2.3 *: (a) Estimated mean termite abundance (black filled circles), 95% confidence intervals and P values (where P < 0.05) from the GLM comparing burned savannas across Gabon. Grey filled circles show the raw data for each transect (offset randomly on the x-axis to improve visibility); (b) Estimated mean rarefied species richness (black filled circle) and 95% confidence intervals of termites in burned savannas across Gabon. Grey filled circles show the raw data for each transect. LBS = Lopé burned savannas; MN = Mayombe N; MS = Mayombe S; B = Batéké.*

Fifty-two species were identified in Gabon's frequently burned savannas: 8, 26, 17, and 27 were found at Lopé, Mayombe N, Mayombe S and Batéké respectively (note, that as individual species were found at multiple sites, the total number of species identified for any combination of sites does not equal the sum of those sites). This indicated that Lopé burned savannas were species-poor compared to other burned savannas. Rarefied richness analysis (*Figure 2.3b*) of all burned savanna sites showed Lopé had significantly lower rarefied species richness than Mayombe N but species richness was otherwise similar among the burned savannas (*Figure 2.3b; Annexe 2.4*). Not only were Lopé burned savannas species depauperate compared with the other burned savanna areas, but characteristic savanna taxa found at other sites (such as *Trinervitermes* sp and *Nititidermes sankurensis*) were also absent at Lopé (*Annexe 2.2*).

3.2. Community composition in different savanna areas (Question 2)

To examine variation in the composition of the termite communities and possible groupings between different sampling areas, we created a hierarchical clustering dendrogram (*Figure 2.4*). Based on species similarities, three main clusters are apparent, with Batéké and Mayombe sites forming one group, and Lopé savannas grouping into two different clusters,

depending on the fire history. Not only are Lopé savannas distinct from the other savanna areas, but within Lopé species similarity groupings are in accordance with savanna fire history. Here, savannas that have not burned for at least 23 years group with forests, whereas savannas the intermediate fire regime group with those that are burned annually.

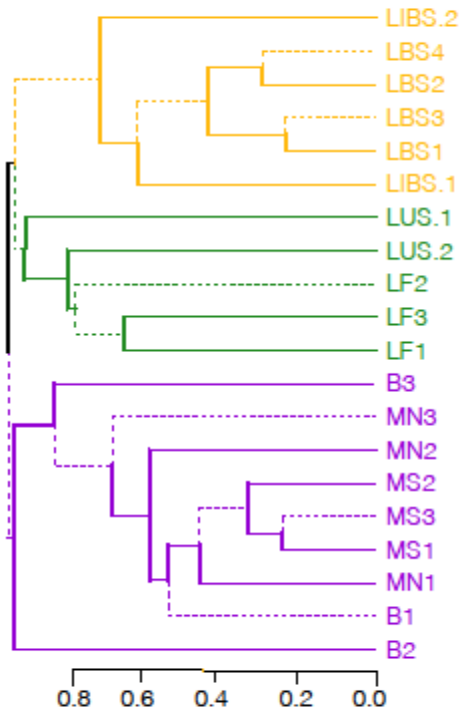

Figure 2.4 *: Dendrogram of termite species composition similarity between all sampled sites in Gabon. Codes refer to individual transects, where LF= Lopé Forest; LUS = Lopé Unburned Savanna; LIBS= Lopé Infrequently burned savanna; LBS = Lopé (annually) Burned Savanna; MN = Mayombe N; MS = Mayombe S; B= Batéké. The colours distinguish the three different clusters identified*

3.3. Termite abundance responses to fire in lope (Question 3)

We recorded 851 termite samples across all Lopé sampling sites. The forest habitat (LF) produced 565 termite samples, while unburned savannas (LUS) and burned savannas (LBS) had 155 and 131 termite samples respectively. Mean abundance in the forest habitat was significantly higher than both burned and unburned savannas (*Figure 2.5a; Annexe 2.5*).

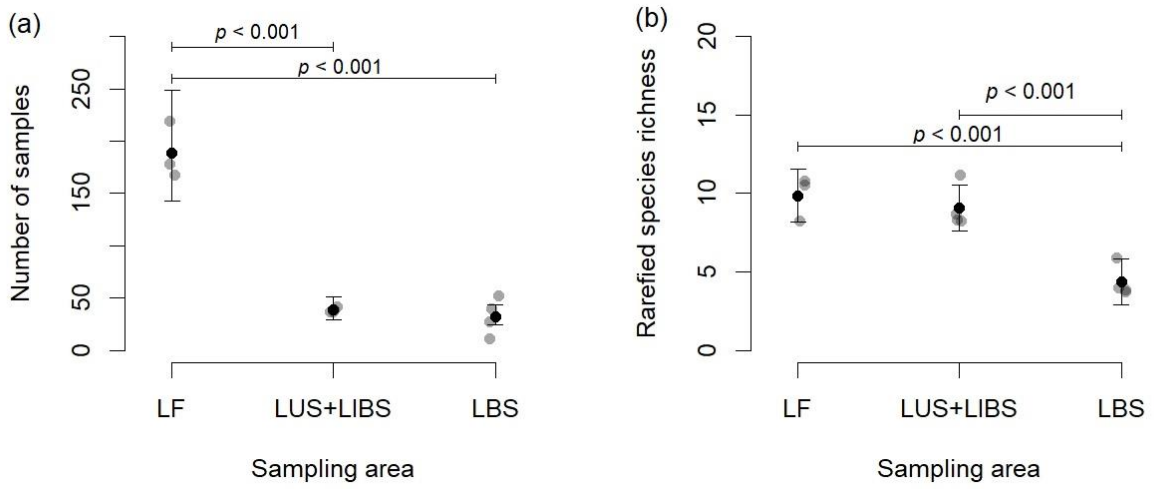

Figure 2.5 *: (a) Estimated mean termite abundance (black filled circles), 95% confidence intervals and P values (where P < 0.05) from the GLM for the three Lopé habitats. Grey circles show the raw data for each transect (offset randomly on the x-axis to improve visibility); (b) Estimated mean termite rarefied species richness in Lopé, from the GLM (black filled circles) with 95% confidence intervals. Grey filled circles show the raw data for each transect (LF= Lopé Forest; LUS + LIBS = Lopé Unburned and Infrequently Burned Savannas; LBS = Lopé Burned Savanna).*

3.4. Species richness in different habitats (Question 3)

Total species richness in the three Lopé habitats was 84 species, 65 of which were found in forests, 43 in infrequently burned and unburned savannas and only 8 in frequently burned savannas (*Table 2.1*). Analysis of rarefied specific richness (*Figure 2.5b*) confirmed that there was a highly significant difference in richness between LBS and forests but savannas unburned for 13-20 years had a similar richness to forests. (*Figure 5b; Table 2.1-6*). Sample sizes were too small to separately compare differences between recently and long-unburned savannas.

3.5. Community composition across the fire gradient in lope (Question 3)

Of the 84 species found in Lope, 65 were found in forests and 46 in savannas; 27 (32%) of these were in common between the two habitat types. Comparing forests with the different savanna categories, 31% of the Lopé species were shared between forest and savannas with a depressed fire regime (LUS and LIBS); for LUS savannas, LIBS savannas and annually burned savannas (LBS) this was 20%, 15% and 4% respectively.

NMDS showed a strong distinction in community composition between the three Lopé habitats (*Figure 2.6*). Unburned savannas clearly make up an intermediate stage between forests and burned savannas and the NMDS also revealed a progressive sequence across the forest-savanna gradient with LIBS savannas being more similar to those that are burned annually, whereas LUS savannas display a termite composition closer to that of forests.

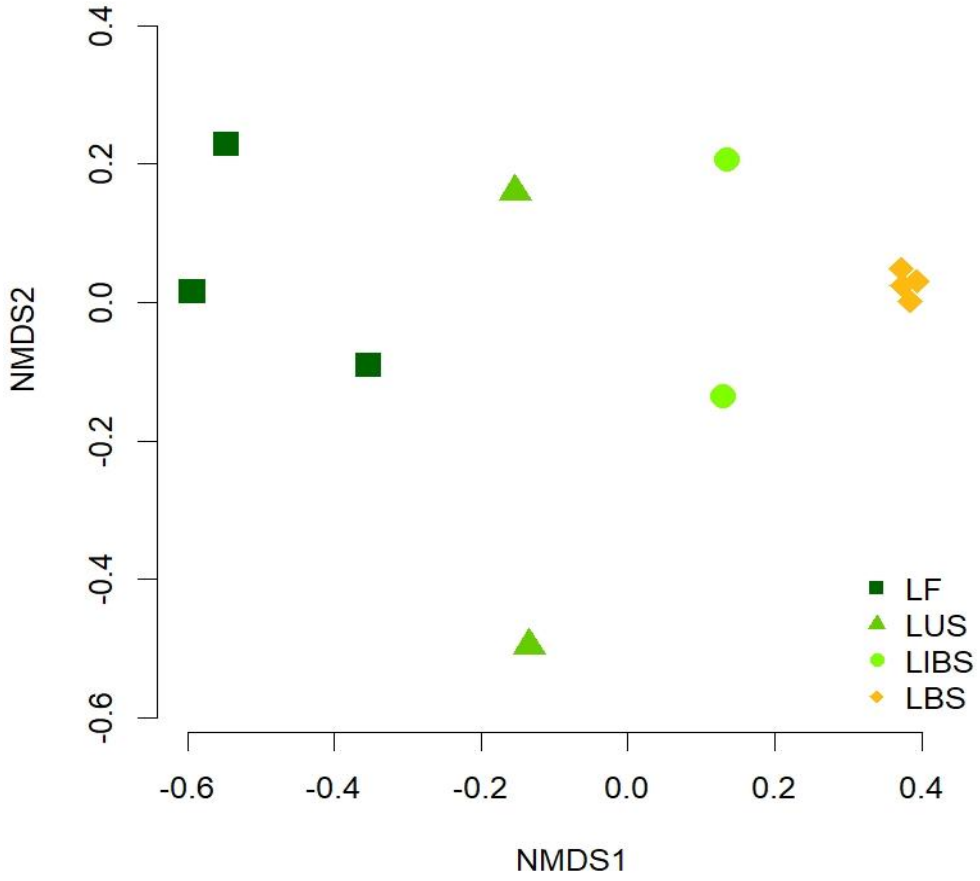

Figure 2.6 *: Non-metric multidimensional scaling plot of termite communities in Lopé, Gabon (LF= Lopé Forest (green square); LIBS = Lopé Infrequently Burned Savanna (green circle); LUS (green triangle) = Lopé Unburned Savannas; LBS = Lopé (annually) Burned Savanna (yellow diamond).*

4. DISCUSSION

At the outset of our study we asked: (Question 1) How does the relative abundance and richness of the termite communities differ among Gabonese savannas (under the same fire regime)? (Question 2) Does the termite species composition of the isolated savannas at Lopé indicate a possible past link to one or other of the larger southern Savanna areas? (Question 3)

What influence does the long-term fire regime of frequent fires have on the abundance and richness of termite communities in the savannas of Lopé?

In answer to Question 1, we found that of the four burned savanna areas sampled in Gabon, Lopé had a significantly lower relative abundance (*Figure 2.3a*) and rarefied richness of termite communities (*Figure 2.3b*) than Mayombe and Batéké. When we compared the termite community compositions across the frequently burned savannas, we found that species found at Lopé did not group closely to either Batéké, Mayombe N or Mayombe S communities. Instead, we found that the species identified in Lopé savanna communities were more different to the other savanna areas than they were to the adjacent forests within the Lopé site (*Figure 2.4*), so geographic distance had more of an effect than apparent habitat similarity. Lopé savanna communities were especially species depauperate compared with other similar savannas in Gabon. Strikingly, the low termite diversity in Lopé savannas is also a continental anomaly. Even though termite diversity is generally predicted by rainfall, the species richness of the Lopé savannas is lower than that in comparable high rainfall savannas elsewhere in Africa (Donovan et al., 2002) and just equal to, or lower than, the richness recorded in much more arid savannas elsewhere in Africa (e.g. in Kruger National Park, South Africa, which receives 550mm per annum, or one third of the Lopé rainfall (A. B. Davies et al., 2012a). Within Gabon, species richness broadly followed the predicted rainfall gradient, with the most species found in the higher rainfall savannas (Batéké and Mayombe N), and fewer species found in the lower rainfall savannas (Mayombe S and Lopé). Nevertheless, species richness in Lopé's frequently burned savannas was less than half of that of Mayombe S, which receives similar rainfall.

In answer to Question 2, our data suggest that the four savanna areas in Gabon (Mayombe N, Mayombe S, Batéké and Lopé) have probably experienced differing histories. Mayombe N, Mayombe S and Batéké savannas are linked to the extensive savannas of southern Africa, whose very ancient origins have been proven by numerous studies (Aubréville, 1962; Edwards et al., 2010; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006). The presence of characteristic savanna taxa (*Trinervitermes* sp (Emerson, 1966) and *Nitiditermes sankurensis* (Hellemans et al., 2021), in the Mayombe and Batéké savannas supports the hypothesis of their continuous, long-term connection to extensive savanna systems to the south where savanna-typical termite

species have evolved under relatively higher habitat stability than has been the case in Central Africa. However, despite their presence in these savannas, characteristic savanna taxa were notably absent from Lopé (*Annexe 2.2*). The lower species diversity in Lopé savannas was unexpected because previously these savannas have been shown to be relatively ancient dating from at least 9,000 years BP (Henga, 2021; Oslisly et al., 1996; Peyrot et al., 2003) and comparable savannas elsewhere in Africa have higher richness (Donovan et al., 2002). However, we note that Lopé savannas are not biogeographically similar to the other Gabonese savannas, despite having similar palaeoclimatic origins rooted in the Quaternary (Oslisly & White, 2000). Those in Mayombe and Batéké are located along the southern edge of the equatorial forest block. In contrast, Lopé's savannas are enclosed within large forest blocks. Lopé savannas are also fragmented (forest-savanna mosaics) by gallery forests and small forest groves (Hiol et al., 2014). In addition, the soils of the Lopé savannas are very low in organic content (Chiti et al., 2018; Cuni-Sanchez et al., 2016).

The lack of specialist savanna termites in Lopé (*Annexe 2.2*) suggests that either 1) the Lopé savannas form an 'island' in a sea of forest that was never connected to a greater savanna extent and never colonised by savanna-adapted species or 2) past connections were short-lived and the savanna specialist species that may have found themselves isolated in the Lopé area have since stochastically died out through a process of island species attrition (Benchimol & Peres, 2015; I. Jones et al., 2016). Dating to at least 9,000 BP (Henga, 2021), it is possible that the enclosed Lopé savannas are younger than those of the Mayombe and the Batéké Plateaus, which may have persisted for up to 40,000 years (Dechamps et al., 1988). However, the extent of savanna cover in these greater savanna areas is thought to have fluctuated considerably with climatic changes and human activity, making it problematic to define an exact age for them (Nieto-Quintano et al., 2018). Given that termites (as slow dispersers) are likely to require lengthy periods to adapt to and successfully colonise savanna environments, if a savanna island appeared in the forest and was never connected to a source of savanna specialist species, it is possible that not enough time has passed to allow the termite dispersal and speciation to fully run its course. Termite dispersal by flight is limited, as termites are poor fliers (Hu et al., 2007) and are limited by their biparental colony foundation (Nobre et al., 2010). Analysis of the composition of termite

communities demonstrates that Lopé savannas and those in the south (Mayombe) or southeast (Batéké) do not share a recent common historical relationship. The hypothesis of a recent biogeographical link between Lopé and either of the two other grassy biome areas therefore appears to be unlikely.

The composition of the forest termite communities at Lopé was also relatively different from those found in savannas (*Annexe 2.2*). For example, some species such as *Aderitotermes* sp 5, *Anenteotermes* sp 2*,* and *Odontotermes* sp 2*,* which are classified functionally and biogeographically as forest species (Kanvaly, 2012), were also found in Lopé savannas.

Inanswering Question 3, we showed that the fire regime of the Lopé savannas appeared to have a strong influence on community species composition. Annual fires suppress termite abundance and diversity, but both can rapidly increase if burning is stopped. Our NMDS analysis revealed a gradual change in species composition across the forest-savanna gradient, indicating savannas with a depressed fire regime (LUS and LIBS) as an intermediate phase between frequently burned savannas (LBS) and forests (*Figure 2.4*). Further, both the NMDS and dendrogram showed that savannas that have not been burned at all for at least 23 years exhibited a species composition much closer to that of forests, whereas even with a reduced fire frequency over the last 23 years (LIBS) savannas with some burning more closely resembled annually burnt savannas than forests (*Figure 2.4; Figure 2.6*). These results suggest that there may be a 'tipping point' of fire suppression, between savannahs with intermediate burning frequencies (LIBS) and those unburned for at least 23 years (LUS), where savannas become ecologically more forest-like. This result is supported by previous observations showing that unburned savannas in Lopé can rapidly thicken into colonising forest-like habitat around 15 years after burning (Jeffery et al., 2014).

Eliminating fires in Lopé has had the direct effect of shifting the termite community to a forest-associated profile, by forest colonisation of the unburned habitat (Cuni-Sanchez et al., 2016; L. J. T. White, 2001). The development of mid-successional habitats offers not only an altered microclimate through increased woody cover, but also greater diversity in the food sources termites depend upon. While we might expect that fire has a stronger effect on the abundance and diversity of termite communities in this mesic savanna because fire has a greater

effect on vegetation (Beale et al., 2018), the depauperate nature of the burned savanna termite community supports a hypothesis of a migration of forest termite species into the savannas at Lopé, rather than the persistence of a different, savanna specialist and fire-adapted community in the savanna biome.

5. CONCLUSION

Lopé savannas are species depauperate compared with other burned savannas in Gabon, and are biogeographically distinct from either the Batéké or Mayombe areas. It is possible that Lopé savannas opened as an isolated grassland and have never been contiguous with neighbouring savannas, or that they were isolated soon after forest expansion began and have now lost savanna-typical species. Although forest termite species appear to be adapting to use the empty savanna habitat, these forest species have not yet evolved to cope with the fire regime. Eliminating fires, however, allows rapid colonisation of the structurally and functionally more diverse young forest habitat by forest termite species. The patterns of termite community composition in both fire-suppressed and fire-attenuated savannas supports a hypothesis of rapid change driven by fire frequency where no burning over 23 years let savannas become ecologically much more forest-like than under an intermediate fire regime. Work on other animal taxa is needed to confirm to what extent similar patterns hold for other groups.

Chapitre 3

Relation entre variables du sol, habitats et composition taxonomique des termites dans une mosaïque forêt-savane entretenue par un régime de feux expérimentaux

1. INTRODUCTION

Les questions environnementales occupent une place croissante à l'échelle internationale. La structure et le fonctionnement des écosystèmes tropicaux ont toujours été au centre des préoccupations de la communauté scientifique, notamment pour leur rôle fondamental dans la lutte contre le réchauffement climatique. Un écosystème se présente comme une structure complexe qui implique des échanges de matière et d'énergie, ainsi que de multiples interactions entre les éléments biotiques et abiotiques qui le composent (G. Freschet et al., 2018). Le sol, tout comme la végétation qui est l'une des composantes essentielles des écosystèmes, est affecté à par de nombreux facteurs tels que le climat, la géologie, la topographie, la structure de la végétation mais également par l'activité des micro et macro-organismes qui vivent dans le sol (Chapin et al., 2011).

Le sol est le principal moteur sur lequel s'effectuent l'essentiel des mécanismes de recyclage de la matière organique et d'entretien de la fertilité des écosystèmes. Il joue un rôle fondamental dans la compréhension des processus écosystémiques (Chapin et al., 2011; Gardner et al., 1999; Lerdau, 2005). Le sol est formé à partir d'un processus complexe qui résulte de l'interaction entre la roche mère et les facteurs tels que le climat, la topographie, la végétation, les organismes du sol, contribuant ainsi à la formation d'un sol mature avec ses propriétés chimiques, physiques et biologiques uniques (Legros, 2007). La végétation joue un rôle considérable dans ce processus. En effet, la végétation permet de préserver et d'améliorer la qualité du sol, en l'aidant à maintenir sa structure, à réduire l'érosion, à enrichir sa composition chimique et à favoriser l'accumulation de la matière organique (Lal, 2015; Wardle et al., 2004). Ainsi, si les facteurs tels que la roche mère et le climat sont similaires, la végétation devient le seul facteur déterminant de la nature du sol comme la révélé les travaux de Abbadie et al., 2006 dans la réserve de Lamto. En effet, l'étude sur la teneur en matières organiques du sol (MOS) réalisée sur différents types d'habitats dans la réserve de Lamto et ayant des caractéristiques climatiques, géologiques et topographiques similaires, a montré une forte teneur en MOS dans des écosystèmes forestiers qu'en savanes (Abbadie et al., 2006). La même étude a révélé que des concentrations de carbone organique et d'azote étaient toujours significativement plus élevées dans les 20 premiers centimètres du sol dans les forêts que dans les savanes (jusqu'à trois fois

plus entre 0 et 5 cm de profondeur). Cette grande différence est liée à l'absence d'accumulation de litière aérienne dans les savanes due aux feux annuels fréquents qui éliminent toute la nécromasse de graminées qui pourrait s'accumuler et contribuer à enrichir le sol en matière organique (Abbadie et al., 2006). En Afrique du sud, il a également été montré que des écosystèmes à couverts ligneux fermés (forêts) étaient marqués par des sols beaucoup plus riches en éléments nutritifs (azote, phosphore et potassium) que les écosystèmes ouverts (savanes) (G. T. Freschet et al., 2018; Gray & Bond, 2015). La structure de la végétation aurait ainsi un rôle considérable sur la formation, la qualité et la nature du sol.

Cependant, si de nombreuses études témoignent de l'effet direct de la végétation et de leur rôle déterminant sur la nature, la composition et la structure des sols, d'autres travaux ont tout aussi révélé un effet rétroactif entre les facteurs édaphiques et la structure de la végétation (Amundson et al., 2007; Chapin et al., 2011), établissant de ce fait, une relation très étroite entre les caractéristiques du sol et la structure et composition des communautés végétales (Gardner et al., 1999; Lerdau, 2005). Cette relation conditionne en effet, la composition des organismes qui l'habitent aussi bien pour la faune que pour la flore (Abbadie et al., 2006; Amundson et al., 2007; Chapin et al., 2011). Par exemple, une étude réalisée en Afrique du Sud sur deux types d'habitats ouverts et dominé par des graminées pour l'un, et par des arbustes (savanes) pour l'autre, a montré comment les paramètres du sol pouvaient être à l'origine de la formation de deux types d'habitats sous des conditions climatiques identiques (Mills et al., 2021). Une autre étude a révélé que les variations dans les propriétés physiques et chimiques du sol (comme la texture, la teneur en nutriments et en matière organique) ont une influence sur la diversité et la productivité des forêts tropicales dans l'Amazonie (Quesada et al., 2009).

Parmi les facteurs édaphiques qui interagissent sur le fonctionnement des écosystèmes, il y a entre autres les facteurs physiques (température, compacité, structure/texture en lien avec la circulation et la capacité hydrique et pH), chimiques comme les teneurs en P, N, Mg, K, pH ou CEC (capacité d'échanges cationiques), et le carbone organique du sol (Chapin et al., 2011; Gardner et al., 1999; Lerdau, 2005). Ces facteurs abiotiques et dynamiques pour une large part, sont des variables qui jouent un rôle majeur dans la structuration et la diversification des écosystèmes (Badía-Villas et al., 2014; G. T. Freschet et al., 2018; Louppe et al., 2001; Mataix-Solera et al., 2011;

Midgley et al., 2010). La variation de la température ou du pH peut par exemple avoir un impact sur la productivité d'un écosystème (Koch & Matzner, 1993; Volney & Fleming, 2000). Un sol acide va réduire par exemple, la disponibilité en éléments minéraux (azote, phosphore ou potassium), limitant ainsi la croissance des plantes (Gardner et al., 1999; Lerdau, 2005). Les variables chimiques tels que N, P, ou K constituent également un facteur limitant dans le processus de la production, nécessaire au développement des communautés végétales (Gardner et al., 1999; Lerdau, 2005; Similä et al., 2002). Le feu peut être également ajouté parmi les facteurs de perturbation écosystémique pouvant influencer les propriétés du sol, selon le régime appliqué (Decaëns et al., 1994). En effet, des études ont montré que les sites protégés du feu présentaient une teneur en Mg, K et P, et un taux en matière organique beaucoup plus élevés que des sites soumis aux feux tardifs ou précoces (Badía-Villas et al., 2014; Louppe et al., 2001; Mataix-Solera et al., 2011; Midgley et al., 2010). Une étude comparative sur la teneur en carbone organique et en azote dans le sol (Abbadie et al., 2006) a montré qu'ils sont beaucoup plus importants en forêt qu'en savanes due à l'absence de la nécromasse brûlée par les feux fréquents. Ce faible teneur en éléments nutritifs réduit ainsi la croissance des ligneux dans les savanes. Cependant, si la plupart des travaux ont permis d'établir une relation rétroactive entre la structure de la végétation et la nature du sol, d'autres se sont focalisés sur le rôle de la macrofaune du sol sur la nature et la structure du sol. En effet, il est également important de souligner le rôle essentiel de la macrofaune du sol dans le processus de formation et de recyclage de la matière organique dans le sol, mais aussi sur sa structure. Leurs activités sur les propriétés physiques du sol augmentent également la capacité de rétention d'eau et de stockage des nutriments à long terme. A l'échelle micro/méso, leurs relations mutualistes et symbiotiques intimes avec les micro-organismes augmentent localement l'émission de CO2 et la minéralisation de la matière organique (Jouquet et al., 2011; Lal, 1988). Indirectement, ceci peut se traduire dans la structure et la composition des communautés végétales (Brussaard, 1997; Lavelle & Spain, 2001). Les termites y occupent une place fondamentale. Ils représentent de par leur biomasse, le groupe le plus important de la macrofaune du sol (Watt et al., 1997). Les termites jouent un rôle fonctionnel important dans le processus de recyclage dans les écosystèmes terrestres (Ashton et al., 2019; Jouquet et al., 2011). Ils assurent la décomposition des matières végétales, la consommation et la minéralisation d'une

grande partie de la litière (Ashton et al., 2019; Eggleton, 2000; Freymann et al., 2008), mais également la bioturbation et le drainage du sol (Jouquet et al., 2011).

Quelques études se sont déjà penchées sur la relation entre la structure du sol et la composition des communautés de termites, notamment en Afrique de l'Ouest, mais très peu ont été faites dans un contexte particulier d'une mosaïque forêt-savanes en milieu tropical humide et entretenue par des feux anthropogéniques, comme c'est le cas dans le PN de Lopé. En effet, des travaux ont révélé un lien direct entre la distribution des communautés de termites et les variables du sol telles que la texture, le pH, la MOS, les propriétés chimiques ou l'humidité (Bourguignon et al., 2015; Wood, 1988). Parmi les facteurs affectant la faune du sol, la disponibilité des nutriments y joue un rôle majeur. Le sodium est un facteur limitant d'abondance chez les fourmis et des termites dans les écosystèmes terrestres (Kaspari et al., 2008, 2009). D'autres composantes, tels que la matière organique, l'azote et le phosphore ont également un effet positif sur l'abondance et la richesse taxonomique des termites (R. G. Davies et al., 2003; Roisin & Leponce, 2004). Ces résultats confortent les conclusion de nombreuses études, pour lesquelles les écosystèmes forestiers, plus riches en nutriments, ont une abondance et une richesse en communautés de termites beaucoup plus importantes que des écosystèmes herbacés (Mathieu, 2004). La texture du sol joue tout aussi un rôle important dans la distribution des communautés de termites. Des études ont montré que les termites sont beaucoup plus importants dans les sols à texture à forte teneur en argile (Bourguignon et al., 2015; Wood, 1988). En effet, les termites ont une préférence pour un sol à texture argileuse, car ils ont besoin de matériaux fins de type argileux pour la construction de leurs nids (Bachelier, 1977). Les termites modifient leur environnement à différentes échelles spatio-temporelles, et lors de l'édification du nid, ils utilisent une quantité importante d'argiles qu'ils prélèvent dans divers horizons du sol favorisant par la même occasion l'augmentation de la fraction argileuse vers les horizons supérieurs du sol (Bachelier, 1977).

Le feu est également un facteur de distribution des communautés de termites. Cette relation a été étudiée par Louppe et al., 2001 dans les « parcelles feux d'Aubréville » en Côte d'Ivoire. Les résultats ont montré que les termites étaient beaucoup plus abondants dans le sol des savanes non brûlées ou parcourues par des feux précoces, dont le taux de matière organique

s'était révélé beaucoup plus important. En revanche, leur nombre était faible dans le sol des savanes affectées par des feux tardifs, présentant un taux de matière organique faible.

Le PN de Lopé est un site particulier caractérisé dans sa partie nord par une mosaïque de forêts et de savanes évoluant sous des conditions climatiques tropicales humides (Leal, 2001; Oslisly et al., 1996; L. J. T. White, 2001). Ces savanes sont des anciens vestiges paléo-climatiques du dernier maximum glaciaire (DMG) d'au moins 9 000 ans BP (Edwards et al., 2010; Giresse et al., 2020a; Henga, 2021; Oslisly et al., 1996). Elles sont en phase intermittente depuis la fin du DMG (12-18 000 ans BP), au profit des forêts qui continuent actuellement leur expansion (Maley & Brenac, 1998). Les feux ont, depuis lors, été recommandés et utilisés comme outil de gestion dont l'effet a pour but de limiter la progression permanente des forêts, et maintenir une mosaïque paysagère (Jeffery et al., 2014). Le plan consiste à brûler les savanes suivant une fréquence qui peut aller d'un brûlage annuel à un brûlage tous les 2 ans (type 1) ou plus rarement (type 2), mais également à protéger entièrement certaines savanes du brûlage, afin d'observer le comportement des savanes après une suppression du feu (Jeffery et al., 2014). Grâce à ce plan de brûlage mis en œuvre depuis plus de 23 ans, le site expérimental du PN de Lopé présente un intérêt écologique particulier avec ses quatre types adjacents de végétation évoluant sous les mêmes conditions climatiques et géologiques : savanes fréquemment brûlées (LBS), savanes peu brûlées (LIBS), savanes non brûlées (LUS) et Forêts (LF). Le sol du parc est surmonté sur un socle rocheux de métabasites issues du métamorphisme partiel des roches basaltiques qui couvre l'ensemble de la zone nord-ouest du Gabon. Ce socle constitue la formation géologique de Bélinga (Thiéblemont et al., 2009). Ces roches présentent des teneurs en éléments alcalino-terreux (Ca et Mg) relativement importantes, allant de 18 et 26 % pour le MgO et de 0,3 à 7 % pour le CaO (Thiéblemont et al., 2009).

Quelques études portant sur les variables du sol le long du gradient de végétation forêt-savane ont été réalisées dans le PN de Lopé prenant en compte un intervalle de profondeur compris entre 0 et 50 cm (Cuni-Sanchez et al., 2016). Les résultats ont montré un pH significativement plus élevé dans les savanes, alors que la capacité d'échanges cationiques était inférieure à celle des forêts. Aucune différence de carbone total ou du Phosphore total n'a été observée entre les types de végétation. L'étude a également révélé que la teneur en P, Mg, K et

Na diminuait de manière significative avec la profondeur du sol dans tous les types de végétation (Cuni-Sanchez et al., 2016). Des études portées sur le stockage du carbone organique du sol (COS), ont montré le long du gradient de succession forêt-savane que le taux du COS dans les premiers 30 cm de profondeur augmentait vers des écosystèmes à forte densité ligneuse, tout en diminuant avec la profondeur, et ce dans tous les types d'habitat (Chiti et al., 2017). En effet, ces études ont montré que le taux du COS était beaucoup plus faible en savanes qu'en forêts (forêts mixtes à marantacées, forêts matures…) surtout au-delà des 5 cm de profondeur (Chiti et al., 2018). La source de ce COS vient de la litière et des débris ligneux pour les forêts, et essentiellement de graminées pour les savanes. Le PN de Lopé a fait également l'objet de quelques études archéologiques. Ces dernières ont témoigné de la présence, depuis environ 3000 ans BP, des peuplements bantous qui maitrisaient la pratique du brûlage des savanes et la métallurgie (Oslisly & Peyrot, 1992; Oslisly & White, 2000). Etant sous des conditions climatiques et géologiques similaires, la forte teneur en éléments physico-chimiques du sol observée dans les systèmes forestiers par rapport aux systèmes herbacés est essentiellement liée à la structure végétale dominée par les ligneux qui ont pour effet d'enrichir et modifier les paramètres physico-chimiques du sol tels que le pH, N, P, K ou la MOS (Lal, 2015; Wardle et al., 2004).

Des études sur l'effet des variables du sol sur les communautés de macrofaune du sol le long d'une transition de forêt-savane restent encore très mal documenté en Afrique Centrale et plus particulièrement au Gabon. Le choix des termites pour cette étude repose non seulement sur leur forte représentativité dans la macrofaune du sol (Watt et al., 1997), mais également sur leur implication prépondérante dans les processus écosystémiques (Ashton et al., 2019; Jouquet et al., 2011).

Cette étude a pour principal objectif d'analyser les relations entre les variables du sol, l'habitat et la composition taxonomique de termites dans un contexte de mosaïque forêt-savanes entretenue par un programme de feux contrôlés. Nous nous sommes particulièrement intéressés aux questions de recherche suivantes :

Question 1 : Comment les paramètres du sol évoluent-ils le long du gradient de forêt-savane entretenu par un régime de feux contrôlés ?

Question 2 : Comment l'abondance des taxons et des groupes fonctionnels de termites varie-t-ils en fonction des différents habitats ?

Question 3 : Dans quelle mesure les variables du sol affectent-elles la distribution des taxons et des groupes fonctionnels de termites, notamment à l'intérieur des habitats ?

Notre approche a été construite autour d'un dispositif expérimental visant à évaluer l'impact du feu sur les savanes brûlées annuellement (LBS) par comparaison avec les savanes où le feu a été supprimé (LUS) et des forêts plus ou moins anciennes. On s'attend à ce que : (Q.1) Le régime et l'historique des feux influencent les variables du sol avec une teneur en éléments nutritifs plus importante en forêt qu'en savanes (Similä et al., 2002); (Q.2) Les groupes taxonomiques de termites soient distribués selon la structure végétale des habitats en raison de la compétitivité dû à la faible disponibilité des nutriments (DeBano et al., 1998). Et la (Q.3) est plus prospective et moins balisée par la littérature. Ce peut-il que les variations des paramètres du sol influencent la distribution des groupes fonctionnels de termites, et la modulent au-delà des effets induits par le gradient de végétation et de brûlage ?

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Sites d'échantillonnage

L'étude a été menée dans la zone périphérique nord du Parc National de Lopé au Gabon (0°11'43''N ; 11°35'47''E), au niveau de la Station d'Étude de Gorilles et de Chimpanzés (SEGC). La pluviométrie moyenne annuelle est de 1466 mm ± 201 pour une température de 25,0 et 26,8°C respectivement en forêts et en savanes (Bush et al., 2020). Le Parc National de Lopé (PNL) est caractérisé dans sa partie nord par des mosaïques de forêt-savane (Maley, 1996; L. J. T. White & Abernathy, 1996). Les savanes sont incluses dans de grands massifs forestiers, galeries et bosquets (*Figure 3.1*).

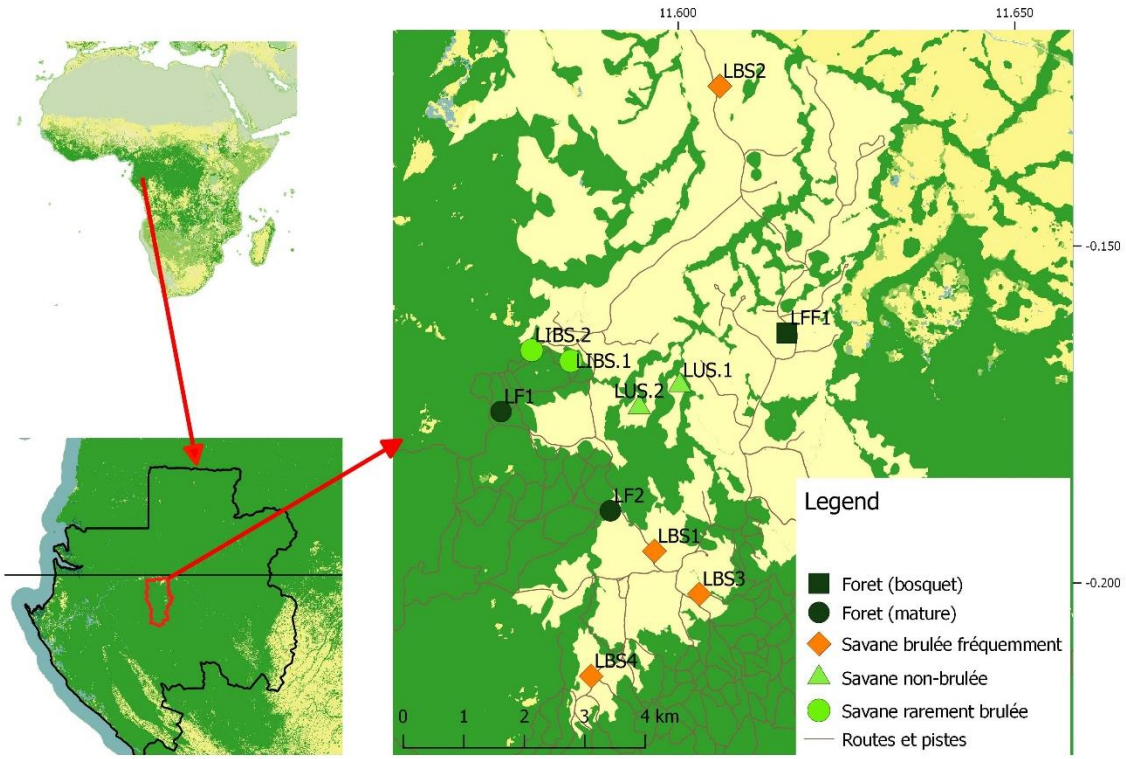

Figure 3.1 *: Carte des sites d'échantillonnage indiquant l'emplacement des transects et les classes d'habitat dans le Parc National de Lopé, Gabon. Vert = foret, jaune = savane (K. Jeffery, 2022)*

La structure végétative de ces écosystèmes herbacés est particulièrement dominée par des espèces telles que des *Hyparrhenia diplandra*, des *Anadelphia afzeliana*, des *Andropogon schirensis*, des *Loudetia simplex* ou des *Imperata cylindrica* pour des graminées, et essentiellement par des *Crossopteryx febrifuga*, des *Nauclea latifolia*, *Annona senegalensis* ou des *Bridelia ferruginea* pour des ligneux (Cardoso et al., 2018; Descoings, 1974; Descoings & Carrière, 1975; L. J. T. White & Abernathy, 1996).

Menacées par la colonisation forestière, les savanes du PN de Lopé sont maintenues par un plan de brûlage annuel initié et géré depuis 1993 par le Ministère des Eaux et Forêts et l'Agence Nationale des Parcs Nationaux (Jeffery et al., 2014). Le plan consiste à brûler les savanes suivant une fréquence variable de feux allant d'un brûlage annuel jusqu'à la suppression totale des feux dans certaines savanes pour permettre une évaluation de la dynamique entre les deux systèmes forestiers et herbacés (Jeffery et al., 2014). L'échantillonnage a été effectué sur quatre types d'habitats positionnés le long de la transition forêt-savanes : Forêts (LF), savanes non brûlées (LUS), savanes peu brûlées (LIBS) et savanes fréquemment brûlées (LBS) (*Figure 3.2*).

LF



LBS



LIBS



LUS



Figure 3.2 *: Les 4 types d'habitats échantillonnés : Forêts mâtures (LF) ; Savanes fréquemment brûlées (LBS) ; savanes peu brûlées (LIBS1) et savanes non brûlées (LUS2) respectivement, Parc National de la Lopé, Gabon (Photo : Fidèle Evouna, 2018)*

2.2. Méthodes d'échantillonnage

Un total de 11 parcelles a été installé pour les besoins de l'étude. Les placettes ont été installées sur 4 types d'habitats positionnés le long d'un gradient de fréquence des feux et marquant différents stades de transition de la savane vers la forêt : 2 en forêts matures (LF1 et LF3) et 1 en forêt bosquet (LF2), 2 en savanes non brûlées (LUS1 et LUS2), 2 en savanes peu brûlées (LIBS1 et LIBS2) et 4 en savanes fréquemment brûlées (LBS1, LBS2, LBS3 et LBS4). Chacune

mesurait 2500 m^2 (50 m × 50 m) et était subdivisée en 25 sous-placettes de 100 m^2 (10 m × 10 m), exceptée une (LIBS2) qui mesurait 1600 m^2 (40 m x 40 m) avec 16 sous-placettes de 100 m^2.

Au centre de chaque sous-placette, deux échantillonnages de sol ont été effectués à l'aide d'une truelle de jardinage (une tarière de sol n'a pas été utilisée car l'échantillonnage n'était pas très profond), soit 50 échantillons de sol par placette (et 32 à LISB2). Un premier prélèvement de sol a été fait entre 0 et 5 cm de profondeur et un deuxième entre 5 et 10 cm. Cette méthode a permis un prélèvement homogène des échantillons de sol dans l'ensemble de la placette pour une analyse globale des variables du sol du site. Un total de 532 échantillons de sol a été prélevé dans l'ensemble des 11 placettes. Chaque échantillonnage d'environ 200 g de sol a ensuite été conservé dans des sacs plastiques zippés sur lesquels les informations (date d'échantillonnage, nom du site, profondeur et numéro de la sous-placette) ont été mentionnées. Le même protocole d'échantillonnage a été appliqué dans les quatre classes d'habitat.

Concernant la collecte des termites, leur échantillonnage a été fait en utilisant des méthodes de transects standardisées et deux protocoles ont été utilisés en fonction du type d'habitat : forêt ou savane (A. B. Davies et al., 2021; D. T. Jones & Eggleton, 2000) (*cf. chap.2, §2.2*).

2.3. Méthodes d'analyses des échantillons de sol et d'identification de termites

Les échantillons de sols ont été séchés à l'air libre et tamisés (2 mm) pour des analyses ultérieures. Les analyses du sol ont été effectuées en utilisant des procédures standard décrites par Houba et al., 1995 au laboratoire d'analyse du service agricole d'Olam à Lébamba au Gabon, certifiée ISO 22000 par LMS certification Ltd.

Le pH a été mesuré à l'aide d'un potentiomètre à partir d'un surnageant sol-eau présentant un rapport pondéral sol : eau de 1:2.5. Le principe est basé sur la mesure potentiométrique de l'activité des ions hydrogènes en suspension dans le surnageant. Le carbone organique a été déterminé par la méthode de Walkley-Black (Díaz-Zorita, 1999). Elle implique une combustion humide de la matière organique avec un mélange de bichromate de potassium et d'acide sulfurique à environ 125°C. Le dichromate résiduel est ensuite titré contre le sulfate ferreux. Pour compenser la destruction incomplète, un facteur de correction empirique de 1.3 est appliqué dans le calcul du résultat (Bray & Kurtz, 1945). L'azote total (N) et le phosphore total (P)

ont été déterminés par la méthode de digestion acide. L'échantillon est digéré dans de l'acide sulfurique et du peroxyde d'hydrogène avec du sélénium comme catalyseur et l'azote organique est converti en sulfate d'ammonium. La solution est ensuite rendue alcaline et l'ammoniac est distillé. L'ammoniac dégagé est piégé dans l'acide borique et titré avec de l'acide standard. La procédure permet de déterminer tout l'azote du sol (Bremner & Mulvaney, 1982). Le Phosphore (P) disponible est déterminé par la méthode de Bray qui consiste à extraire les formes solubles du phosphore (P) dans l'acide par une combinaison HCl et NH_4F. Le phosphate dans l'extrait est dosé par colorimétrie avec la méthode du molybdate d'ammonium bleu avec de l'acide ascorbique comme agent réducteur (Bray & Kurtz, 1945). La capacité d'échange cationique (CEC), le potassium (K) et le calcium (Ca) ont été déterminés par la méthode d'acétate d'ammonium. Le principe consiste à percoler l'échantillon avec l'acétate d'ammonium et mesurer les bases présentes dans le percolât. L'échantillon est ensuite percolé avec de l'acétate de sodium. Le sel en excès est éliminé et le sodium adsorbé est échangé par percolation avec de l'acétate d'ammonium. Le sodium dans ce percolât est une mesure de la CEC (Holmgren et al., 1977). Bien que cela aurait pu nous apporter des informations complémentaires sur les caractéristiques du sol, l'analyse granulométrique pour l'étude de la texture du sol n'a malheureusement pas pu se faire pour des raisons de budget.

L'identification des termites a été faite à l'aide d'un code-barres ADN (*cf. chap.2, §2.3*). Cette identification a révélé 84 taxons de termites à partir de 1054 contacts et ont été regroupés en cinq groupes fonctionnels : *GF1,* véritables jardiniers mangeurs de champignons qui poussent sur la litière végétale herbacée et ligneus*e ; GF2 (xylophage),* mangeur de bois mort ou en décomposition et leur servant également de nid *; GF3* (*humivores*) se nourrissent de matière organique présente dans le sol. *; GF2f (consommateurs de champignons)* et *GF4 (consommateurs de sol*) (*cf. chap.2, §2.3*).

2.4. Analyses de données

2.4.1. Démarche générale

Nous disposions de deux types de jeu de données : (1) Deux tableaux de données avec des variables de sol (pH.H_2O, N, Bray P, Tot.P…) prélevées dans 11 sites, donc un échantillonnage à 5 cm de profondeur et l'autre à 10 cm, et (2) Deux jeux de données présentant des abondances par

site, des unités taxonomiques de termites et d'abondances par groupes fonctionnels. Après la phase d'identification supervisée par l'expert Paul Eggleton, un total de 84 unités taxonomiques reparties en 5 groupes fonctionnels ont pu être identifiés. Des indices de diversité, comme la richesse spécifique, peuvent se déduire du tableau des abondances par taxons.

Pour effectuer nos analyses, nous avons eu recours aux analyses multivariées classiquement utilisées en écologie pour ce type de données (Bry, 1996) : une analyse en composantes principales (ACP) pour des variables quantitatives du sol et une analyse factorielle des correspondances (AFC) croisant des variables qualitatives (taxons ou groupes fonctionnels) avec les classes d'habitat. Compte-tenu des questions de recherche liées à notre étude, nous avons préalablement analysé séparément chaque tableau de données à l'aide de l'ACP et de l'AFC afin de comparer les paramètres du sol, puis la composition taxonomique le long du gradient forêt-savane. Ensuite, les tableaux ont conjointement été analysés à l'aide de la méthode de couplage effectuée à partir d'une analyse factorielle de correspondances avec variables instrumentales (AFCVI) pour exprimer l'effet des variables du sol sur les compositions taxonomiques.

2.4.2. Analyses sous contraintes

Afin d'exprimer l'influence des variables du sol sur la composition taxonomique, nous avons couplé les variables de sol (sous la forme des premiers axes issus de l'ACP) et les variables qualitatives sur les types d'habitat et avec les abondances des taxons, à l'aide d'une AFCVI (Bry, 1996). Dans ce schéma, l'abondance de chaque taxon est prédite par une analyse linéaire multiple, basée sur la variable qualitative des habitats (4 classes), ou sur les axes factoriels (ACP) sol. Les prédictions d'abondance sont ensuite analysées par AFC.

L'analyse est analogue à l'AFC initialement mise en œuvre sur les abondances des taxons et permet d'obtenir explicitement deux coordonnées pour chaque relevé (site) : celle obtenue par moyenne pondérée à partir des coordonnées des taxons et celle prédite à partir de la combinaison linéaire des variables du milieu (Palmer, 1993). Les deux ordinations sont reliées par un coefficient de corrélation multiple qui permet d'exprimer l'influence des variables de milieu mesurées (sol ou habitats) sur la composition taxonomique. Un test exact de probabilité de Fisher

a été réalisé pour déterminer la dépendance ou non des taxons ou groupes fonctionnels aux types de végétation.

Et pour visualiser les similitudes taxonomiques des groupes fonctionnels de termites avec des habitats, nous avons utilisé une mise à l'échelle multidimensionnelle non métrique (NMDS) et un regroupement hiérarchique agglomératif appliqué à une matrice habitat X groupe fonctionnel des dissemblances de Bray-Curtis (*cf. chap.2, §2.4*).

L'analyse statistique a été réalisée à l'aide du logiciel RStudio, version 4.1.1 (R Core Team, 2021). Le couplage de tableaux de données, incluant l'analyse en composantes principales sur variables instrumentales (ACPVI) et l'analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI), a été réalisé à l'aide du package ADE4 (Thioulouse et al., 1997).

3. RESULTATS

3.1. Variations des caractéristiques du sol le long du gradient forêt-savane (Q.1)

Les résultats ont révélé une variation globale des propriétés du sol le long du gradient forêt-savane. Les variations ont été beaucoup plus marquées dans les 5 premiers cm de profondeur par rapport à la tranche de profondeur 5-10 cm. Les valeurs moyennes ont montré une acidification du sol le long du gradient de succession des habitats des systèmes herbacés (pH = 5, 9) vers les habitats forestiers (pH = 4,6). Les résultats ont également montré que la teneur en éléments nutritifs était plus élevée en forêts (LF) qu'en savanes brûlées (LBS) et non brûlées (LUS). En effet, on a observé une teneur plus élevée en éléments nutritifs tels que le carbone organique (org.C), le phosphore (P) et l'azote (N), dans les forêts par rapport aux savanes brûlées ou non brûlées (*Tableau 3.1*). La capacité d'échanges cationiques s'est révélée également plus importante dans les écosystèmes forestiers (*Tableau 3.1*). Cependant, on a constaté une forte teneur en éléments alcalino-terreux (Ca et Mg) dans l'une des savanes peu brûlée (LIBS.2). Un autre résultat inattendu a également été observé dans les forêts bosquet (LF2) où les variables du sol étaient particulièrement proches de celles des savanes non brûlées (LUS), comparé aux forêts matures (LF1 et LF2). Enfin, on a observé dans l'ensemble des types de végétation que la teneur des éléments mesurés diminuait globalement avec la profondeur du sol échantillonné (*Tableau 3.2*).

Tableau 3.1 *: Tableau récapitulatif des propriétés du sol entre 0 et 5 cm de profondeur*

Profondeur 0-5 cm										
Code transect	Habitat	pHH2O	Total.N ($g.Kg^{-1}$)	Org. C ($g.Kg^{-1}$)	Bray P ($g.Kg^{-1}$)	Tot. P ($g.Kg^{-1}$)	Exch. Ca (meq%)	Exch. K (meq%)	Exch. Mg (meq%)	CEC (meq%)
LF1	Forêt mature	3,7	3,0	63,7	13,8	198,3	0,09	0,24	0,19	14,0
LF2	Forêt bosquet	5,1	1,3	23,5	11,2	100,4	2,42	0,19	0,60	4,6
LF3	Forêt mature	4,4	2,0	49,7	14,2	136,4	0,05	0,16	0,10	10,5
LUS.1	Savane n. brûlée 20 ans	4,9	1,2	30,1	17,7	92,1	0,86	0,17	0,31	5,7
LUS.2	Savane n. brûlée 20 ans	4,6	1,0	30,9	9,3	88,0	0,14	0,15	0,19	5,2
LIBS.1	Savane n. brûlée 13 ans	5,3	1,0	30,0	18,3	87,3	0,62	0,21	0,24	4,9
LIBS.2	Savane n. brûlée 13 ans	5,5	1,6	34,0	8,5	168,5	2,85	0,16	1,28	7,0
LBS1	Savane brûlée	6,1	0,9	26,6	9,4	94,9	0,74	0,09	0,16	3,7
LBS2	Savane brûlée	6,0	0,8	18,4	5,3	93,6	1,78	0,10	0,56	3,8
LBS3	Savane brûlée	5,8	0,7	18,5	5,3	86,4	2,20	0,10	0,45	4,4
LBS4	Savane brûlée	5,5	0,9	21,1	10,4	64,8	0,80	0,11	0,17	3,9

Tableau 3.2 *: Tableau récapitulatif des propriétés du sol entre 5 et 10 cm de profondeur*

Profondeur 5-10 cm										
Code transect	Habitat	pH H2O	Total N ($g.Kg^{-1}$)	Org. C ($g.Kg^{-1}$)	Bray P ($g.Kg^{-1}$)	Tot. P ($g.Kg^{-1}$)	Exch. Ca (meq%)	Exch. K (meq%)	Exch. Mg (meq%)	CEC (meq%)
LF1	Forêt mature	3,8	1,6	41,1	4,5	153,1	0,04	0,12	0,07	10,9
LF2	Forêt bosquet	5,2	0,6	16,9	6,3	74,5	0,76	0,09	0,28	2,8
LF3	Forêt mature	5,3	0,7	25,2	5,7	84,8	0,03	0,04	0,04	5,0
LUS.1	Savane n. brûlée 20 ans	5,3	0,6	19,4	7,2	57,6	0,13	0,07	0,06	3,5
LUS.2	Savane n. brûlée 20 ans	4,9	0,6	22,6	5,7	63,3	0,05	0,08	0,07	3,4
LIBS.1	Savane n. brûlée 13 ans	5,6	0,6	21,4	8,6	59,6	0,08	0,09	0,05	3,3
LIBS.2	Savane n. brûlée 13 ans	5,6	0,9	21,7	5,1	112,9	0,88	0,07	0,36	4,7
LBS1	Savane brûlée	6,1	0,7	22,7	7,8	78,2	0,32	0,04	0,06	3,0
LBS2	Savane brûlée	6,0	0,7	16,2	5,0	83,3	1,07	0,06	0,28	3,3
LBS3	Savane brûlée	5,8	0,6	16,3	4,6	70,8	1,30	0,07	0,22	3,6
LBS4	Savane brûlée	5,5	0,7	19,5	7,8	55.4	0,32	0,07	0,07	3,3

3.2. Corrélations entre les paramètres physico-chimiques du sol (Q.1)

Une ACP des variables du sol a été réalisée pour chacune des deux tranches de profondeurs, afin de synthétiser les corrélations entre les variables. Les valeurs propres de corrélation montrent que le plan factoriel, constitué des axes Dim1 et Dim2 représente 84,9% de l'inertie totale cumulée et le décrochement principal se fait juste après les deux premières valeurs propres, ce qui signifie que les deux premiers axes factoriels sont suffisamment importants pour représenter l'essentiel de l'information.

Les ACP ont mis en évidence des schémas d'interrelations des variables du sol, présentant des caractéristiques relativement identiques entre 0 et 5 cm de profondeur (*Figure 3.3*) et entre 5 et 10 cm (*Figure 3.4*). L'axe 1 (Dim.1), montre une corrélation négative entre le pH et les éléments nutritifs : phosphore (Tot.P), azote total (Tot.N), carbone organique (Org.C), potassium (Exch.K) et capacité d'échange cationique qui sont positivement corrélés entre eux (*Figures 3.3 et 3.4*). L'axe factoriel 1 caractérise la fertilité du sol. Les variables alcalino-terreuses (Exch.Ca et Mg) qui sont étroitement liées entre elles, évoluent dans le même sens et se définissent sur l'axe 2 (Dim2). Cet axe exprime environ le quart de la variance totale (inertie) et exprime la minéralisation du sol, processus par lequel les nutriments contenus dans les matières organiques, tels que les résidus végétaux et les matières animales, sont transformés sous une forme minérale indispensable pour les plantes.

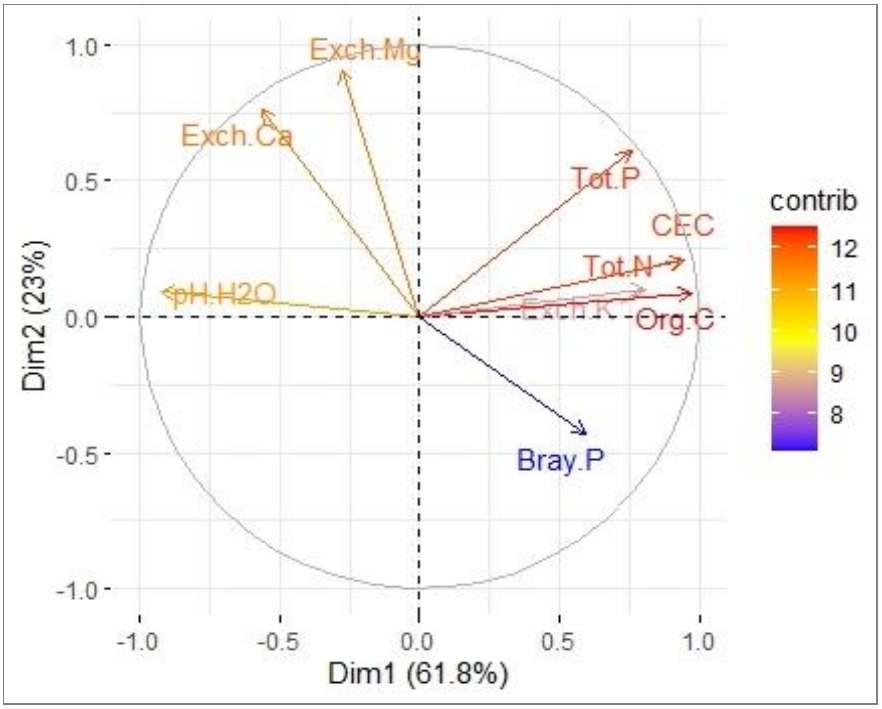

Figure 3.3 *: Projection des variables du sol sur le premier plan factoriel de l'ACP (Dim 1 et 2) pour des profondeurs d'échantillonnage comprise entre 0 et 5 cm*

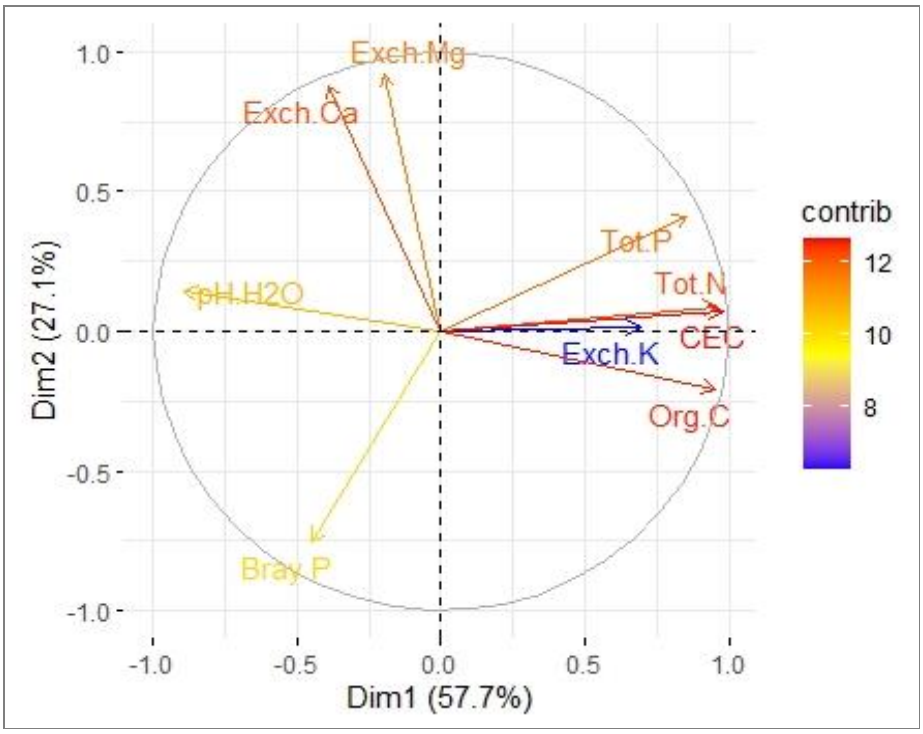

Figure 3.4 *: Projection des variables du sol sur le premier plan factoriel de l'ACP (Dim 1 et 2) à des profondeurs d'échantillonnage comprise entre 5 et 10 cm*

3.3. Variations des paramètres du sol en fonction du type d'habitat (Q.1)

Les ACP ont permis de distinguer relativement trois regroupements d'habitats en fonction des variables du sol le long du gradient de fertilité du sol : forêts (FL : *cercle vert*), savanes non et peu brûlées (LUS et LIBS : *cercle bleu*) et savanes fréquemment brûlées (LBS : *cercle rouge*). On peut voir une évolution progressive selon le taux de fertilité du sol des savanes fréquemment brûlées vers les forêts (axe factoriel 1), avec comme intermédiaire, les savanes rarement et non brûlées. On peut observer le positionnement des jeunes forêts « bosquets » (LF2) en phase intermédiaire avec ces savanes non brûlées (*Figure 3.5*).

Cependant, cette évolution semble progressivement s'estomper entre 5 et 10 cm de profondeur dans les sites de forêts (*Figure 3.6*), où seul le site LF1 apparaît encore à l'extrémité de l'axe 1 (logique de fertilité). Les autres sites ne se regroupent plus vraiment sur l'axe 1, mais des différences apparaissent sur l'axe 2 dans une logique qui semble liée à la teneur en éléments alcalino-terreux (Ca et Mg) issus probablement de la roche mère.

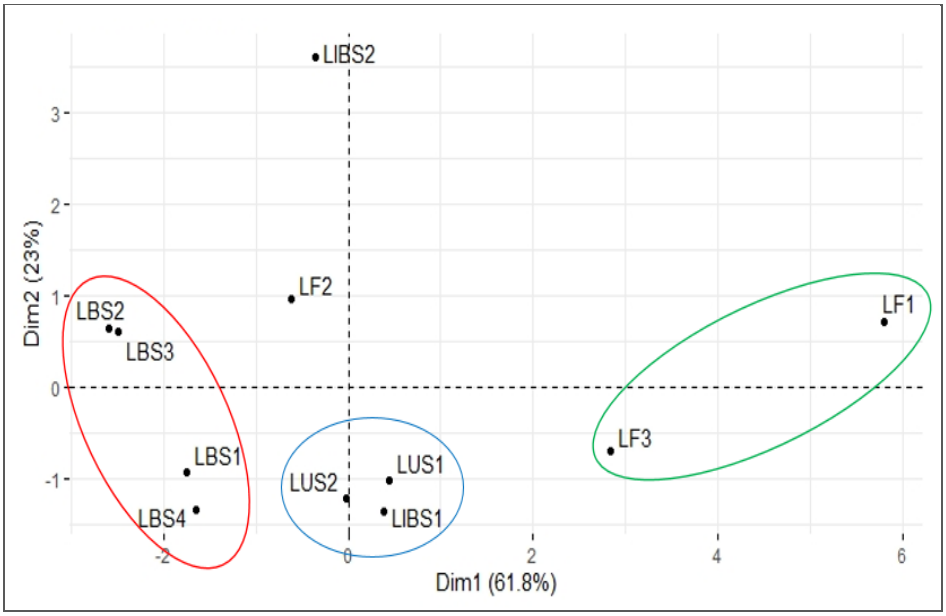

Figure 3.5 *: Plan factoriel (Dim 1 et 2) de l'ACP avec la matrice sites x paramètres du sol entre 0 et 5 cm de profondeur. Présentation des différents habitats : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et peu brûlées (LIBS)*

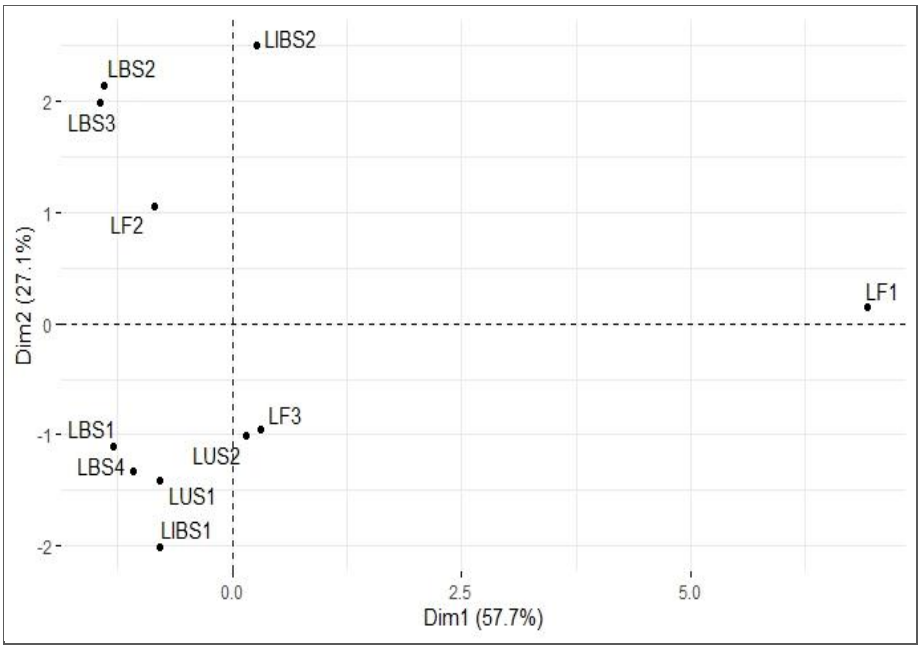

Figure 3.6 *: Plan factoriel (Dim 1 et 2) de l'ACP avec la matrice sites x paramètres du sol entre 5 et 10 cm de profondeur : Présentation des différents habitats : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et peu brûlées (LIBS)*

3.4. Distribution des taxons de termites selon les sites d'échantillonnage (Q.2)

L'analyse Factorielle des Correspondances (AFC) effectuée sur les échantillons de termites a permis d'ordonner conjointement les taxons de termites et les classes d'habitat le long du gradient commun. L'axe 1 marque clairement un gradient allant des forêts vers les savanes fréquemment brûlées, en plaçant les savanes non brûlées et rarement brûlées dans la phase intermédiaire (*Figure 3.7*). Les premières apparaissent taxonomiquement proches des forêts alors que les secondes se rapprochent des savanes fréquemment brûlées. L'axe 2 (partie basse) pointe vers une singularité de la savane non-brûlée LUS1 du fait de la présence de 4 taxons assez particuliers.

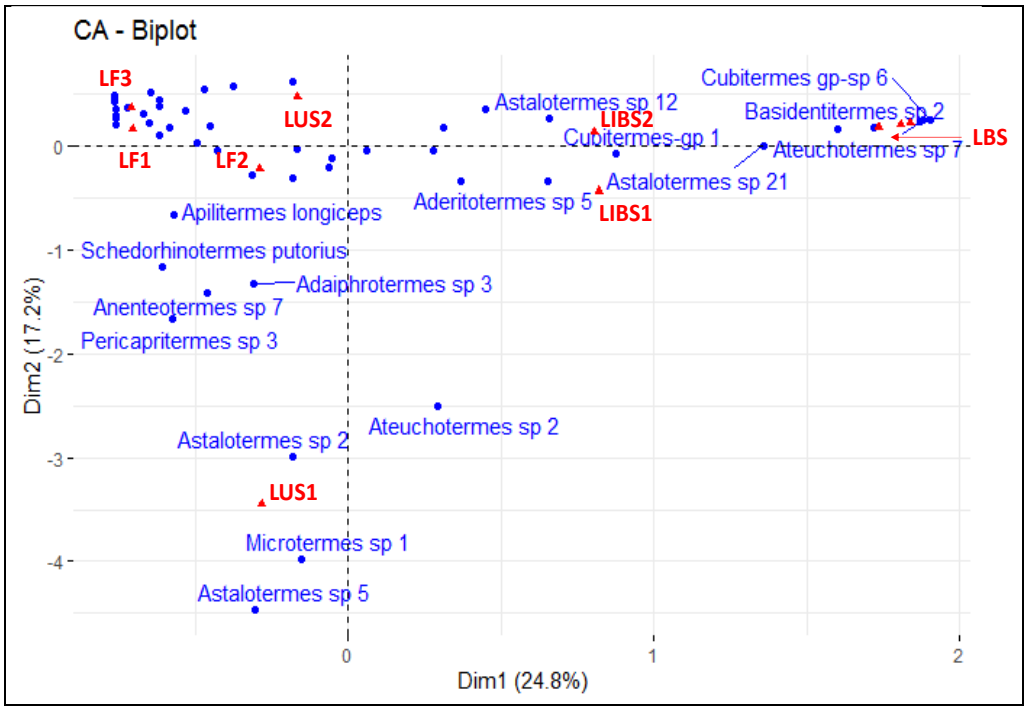

Figure 3.7 *: Plan factoriel (axes 1 et 2) de l'AFC à partir de la matrice sites x taxons : Présentation de la distribution des taxons et des sites le long de gradients commun. Certains noms de taxons sont omis pour cause de lisibilité (notamment une partie de ceux en lien avec les sites forestiers en haut à gauche, voir les tableaux en annexe du chapitre). Présentation des différents habitats : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et peu brûlées (LIBS). Les 4 sites de savanes fréquemment brûlées, très regroupés (compositions très similaires), sont simplement dénommés LBS (en haut à droite).*

Pour les sites, l'axe 1 donne une ordination très proche de celle du NMDS du *chapitre 2*, ce qui montre la robustesse du gradient taxonomique et écologique malgré la différence de

méthodes d'analyse. Ici l'AFC permet aussi d'avoir la distribution conjointe des taxons et des sites, et donc de reclasser le tableau d'abondance selon le gradient principal commun (en utilisant les coordonnées le long de l'axe 1) pour faire apparaître la relation entre sites et taxons (*Annexe 3.1*). Ceci permet aussi de tester les déviations de la distribution des taxons par rapport à l'hypothèse nulle de distribution aléatoire dans les sites par le texte exact de probabilité de Fisher (*Annexe 3.2*). Ici nous pouvons préciser cette tendance générale qui a déjà été établie au *chapitre 2*, notamment en distinguant les deux classes d'âge de savanes non brûlées et en analysant un pool plus restreint de taxons présents uniquement dans l'échantillonnage de Lopé. La composition des communautés de termites a également montré un gradient de diversité taxonomique qui présente une richesse spécifique beaucoup plus importante en forêt qu'en savanes brûlées et non brûlées (*Figure 3.7, Annexe 3.1*).

Dans le tableau de l'*Annexe 3.1*., nous voyons plusieurs ensembles de taxons :

- Des taxons que l'on trouve dans un seul site, soit en forêt (LF), soit en savane non brûlée (LUS).
- Des taxons bien distribués des forêts jusqu'aux savanes rarement brûlées, mais pas (ou très peu) observées dans les savanes fréquemment brûlées.
- Des taxons observés surtout dans les savanes de transition, peu en forêt, et très peu en savanes fréquemment brûlées.
- Quelques taxons abondants dans les savanes fréquemment brûlées (LBS), parfois présents dans les savanes de transition.

Ainsi la composition des communautés de termites dans les quatre sites d'échantillonnage des savanes fréquemment brûlées (LBS) est pauvre, relativement homogène ce qui donne une représentation des sites bien regroupés. Cependant, il y a plus de variations de composition entre les sites de forêts, plus riches en espèces, et dont l'hétérogénéité de la composition est graduelle entre LF1 et LF2 (bosquet) en passant par LF3. Les sites LF1 et LF3 présentent quelques taxons peu fréquents, qui ne sont pas communs aux deux sites. Les savanes non brûlées (LUS), qui marquent la phase intermédiaire entre les forêts et les savanes fréquemment brûlées, montrent une dispersion relativement forte le long du gradient taxonomique principal (*Figure 3.7*). Le point d'échantillonnage LUS1 montre une singularité

particulière dans sa composition taxonomique par rapport aux autres points d'échantillonnage de savanes non brûlées (exprimés sur l'axe 2, *Figure 3.7*), par la présence très prononcée des espèces telles que le *Microtermes sp1, l'Astalotermes sp5, l'Astalotermes sp2* ou *l'Ateuchotermes sp2*. Des comparaisons intra-habitats des communautés taxonomiques de termites ont donc permis d'observer des variabilités entre les sites d'échantillonnage d'un même habitat (en dehors des savanes fréquemment brûlées où celles-ci sont faibles).

3.5. Association des groupes fonctionnels de termites avec les types d'habitat (Q.2)

Les 84 taxons de termites, identifiés au travers des 1054 contacts, ont été regroupés en cinq groupes fonctionnels : *GF1, véritables jardiniers mangeurs de champignons qui poussent sur la litière végétale herbacée et ligneuse ; GF2 (xylophage), mangent exclusivement du bois en décomposition ou partiellement dégradé et qui leur servent également de nid ; GF3* (humivores) se nourrissent de matière organique présente dans le sol. *; GF2f (consommateurs de champignons)* et *GF4 (consommateurs de sol*).

Deux de ces groupes, *GF2* et *GF4*, étaient abondants (174 et 177 contacts). Mais le groupe *GF3* était de loin le plus abondant (656 contacts). Le groupe *GF2f* (42 contacts) était rare et le groupe *GF1* extrêmement rare (5 contacts). Tous les groupes fonctionnels ont été observés dans les quatre habitats sauf le *GF1* (très rare) et le *GF2*, absent dans les savanes fréquemment brûlées (LBS) et très rare en LIBS.

Le calcul des p-values des écarts à l'indépendance (Test Exact de Probabilité de Fisher) entre groupes fonctionnels, les sites (*Tableau 3.3a*) et les habitats (*Tableau 3.3b*) a permis ainsi de mettre en évidence des associations significatives entre les groupes fonctionnels et les types d'habitat, ainsi que des sous-représentations de certains groupes dans certains sites/habitats (écarts négatifs).

Tableau 3.3 : *Analyse de la table de contingence entre groupes fonctionnels de termites (GF1 : bois/champignon ; GF2 : bois ; GF3 : champignon/humus ; GF2f : champignon ; GF4 : sol) et sites (a) ou habitats(b) le long du gradient de fréquence des feux.*

a)

	Groupes fonctionnels				
Sites	*GF2*	*GF1*	*GF2f*	*GF4*	*GF3*
LF1	**+++**		**-**		
LF2	**+++**			**-**	
LF3			**++**	**+**	
LUS1	**+**		**++**		
LUS2		**+**			
LIBS1	**- - -**				
LIBS2	**-**				
LBS1	**- - -**				**++**
LBS2	**- -**				**+++**
LBS3	**- - -**			**++**	
LBS4	**-**				**+**

Les écarts (positifs ou négatifs) à l'hypothèse nulle d'indépendance entre lignes et colonnes (H0) sont testés par les Test exact de probabilité de Fisher), et les résultats sont présentés avec les symboles : Ecarts positifs à H0 : + : $p<0.05$; ++ : $p<0.01$; +++ : $p<0.001$. Ecarts négatifs : - : $p<0.05$; - - : $p<0.01$; - - - : $p<0.001$

b)

	Groupes fonctionnels				
Habitats	*GF2*	*GF1*	*GF2f*	*GF4*	*GF3*
LF	**+++**				
LUS		**+**	**+**		
LIBS	**- - -**				**+++**
LBS	**- - -**		**-**	**+++**	**+++**

Selon le *Tableau 3.3a* (par sites), le groupe *GF2* est associé aux forêts (notamment LF1 et LF2), tout en ayant des absences très significatives dans les savanes brûlées (fréquemment ou rarement). Les groupes *GF3* et *GF4* sont associés à des sites de savanes fréquemment brûlés, sans être significativement rares en forêt. Les sites de savanes non brûlées (LUS) se distinguent peu, sauf un peu au travers des groupes rares (*G2f* et *GF1*). Le *Tableau 3.3b* donne des résultats plus robustes par habitats. Il confirme la similarité des compositions de groupes fonctionnels entre les savanes rarement et fréquemment brûlées (rareté de *GF2*, abondance de *GF3*), ainsi qu'une certaine surabondance des groupes rares (*GF1, G2f*) dans les savanes non brûlées (LUS).

3.6. Composition des groupes fonctionnels de termites le long du gradient (Q.2)

Une analyse NMDS a été appliquée à la table de contingence sites X groupes fonctionnels (*Figure 3.8*). Le résultat le long du 1er axe replace globalement les sites selon la séquence du gradient forêt-savane. Seules les forêts semblent assez bien isolées et groupées, alors que tous les sites de savanes brûlées et non brûlées (LBS, LIBS et LUS) le sont moins bien. Les savanes LUS sont relativement proches des forêts, et celles des LIBS le sont avec les LBS (*Figure 3.8*), ce qui est cohérent avec le *Tableau 3.3b*, qui renseigne de plus sur le lien entre groupes fonctionnels et sites

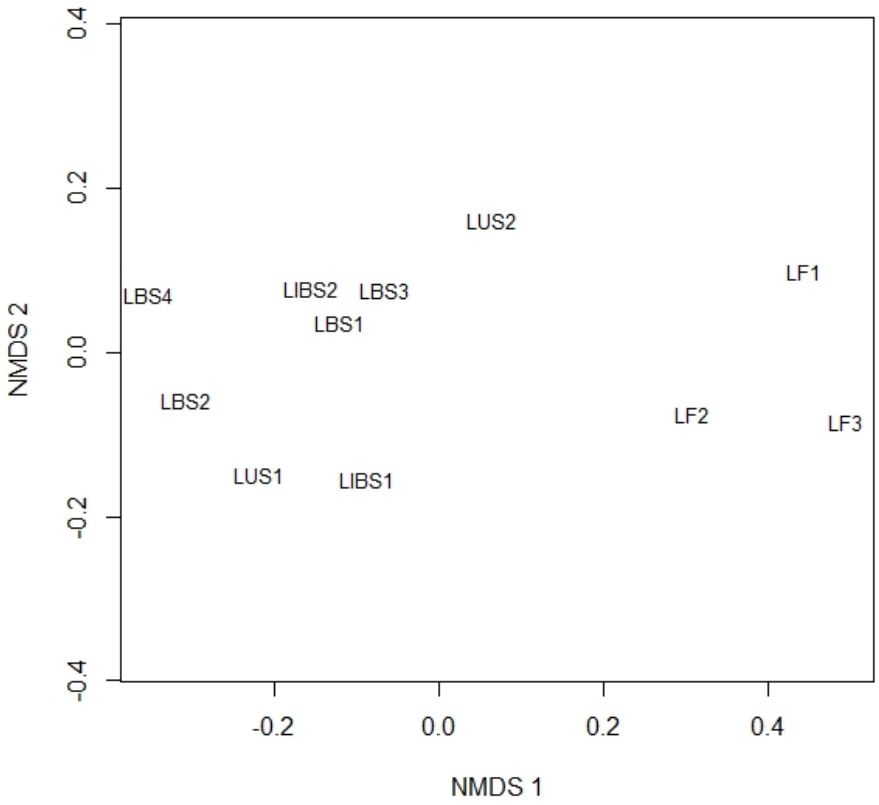

Figure 3.8 *: Diagramme de positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS en anglais) des groupes fonctionnels de termites de Lopé, Gabon : forêts (LF) ; savanes brûlées (LBS) ; savanes non brûlées (LUS) et savanes peu brûlées (LIBS)*

3.7. Interactions entre les variables du sol et les communautés de termites (Q.3)

L'étude des relations entre la faune (et/ou flore) et les facteurs environnementaux est, dans la plupart des cas, effectuée par une AFC du tableau représentatif des communautés de la faune visée et des variables supplémentaires environnementales. Les variables supplémentaires

ont été introduites en vue d'une interprétation indirecte et complémentaire aux résultats déjà fournis par les AFC et ACP. Le couplage des deux matrices (tableau sites X taxons et site X paramètres environnementaux, ici les deux axes de l'ACP sur les variables de sol), rendu possible par une analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI) et avec une inertie de projection de 93,5 %, a révélé une relation faiblement significative (p =0,049) entre composition taxonomique et ces deux facteurs écologiques (*Figure 3.9*). Sur le plan factoriel donné par l'AFCVI, seuls 2 taxons (*Cubitermes gp2* et *Anenteotermes polyscolus*), parmi les 84 identifiés, se sont montrés nettement significatifs sur les deux premiers axes factoriels du sol (p < 0.05). A noter qu'en considérant les 3 premiers axes de l'ACP des variables de sol, la p-value passe à 0.1, ce qui montre clairement que les deux premiers facteurs permettent de mesurer le plus nettement possible l'influence des variables du sol sur la composition taxonomique des termites. De ces résultats, il ressort que l'influence des variables du sol n'est pas déterminante sur la distribution des communautés de termites dans les différents habitats.

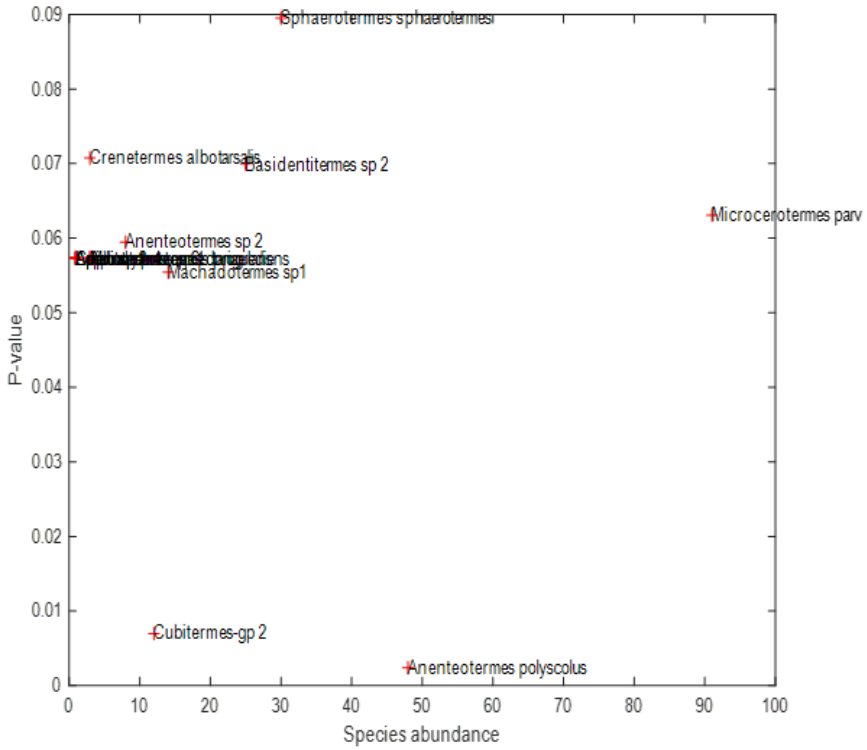

Figure 3.9 : *Graphique présentant les taxons de termites ayant une p-value faible (p<0.1) concernant l'hypothèse d'indépendance avec les variables du sol (2 premiers axes de l'ACP) selon leur abondance totale (abscisse) et la p-value (ordonnée).*

4. DISCUSSIONS

Notre étude avait principalement soulevé trois questions de recherche fondamentales : (Question 1) Comment les paramètres du sol varient-ils le long d'un gradient de forêt-savanes entretenu par un régime de feux fréquents et contrôlés à long terme ? (Question 2) Comment les taxons et les groupes fonctionnels de termites se distribuent-ils en fonction des différents habitats résultant des régimes de feux variés? (Question 3) Les variables du sol affectent-elles la distribution des communautés de termites ?

Concernant Q.1, les résultats ont révélé très clairement une différence globale des paramètres physico-chimiques du sol entre les différents habitats sur les premiers 5 cm de profondeur (comparé à la tranche 5-10 cm). Au-delà de cette profondeur, ces différences commencent à s'atténuer (Wigley et al., 2013). Les résultats de l'analyse des paramètres du sol ont montré un sol globalement acide (pH < 7) dans l'ensemble des quatre habitats (LF, LUS, LIBS et LBS). Cependant, un gradient d'acidité du sol a été observé entre les savanes et les forêts (*Tableaux 3.1 et 3.2*). Le niveau élevé de l'acidité dans les écosystèmes forestiers par rapport aux savanes était attendu. Il suggère une importante activité biologique dans le sol qui libère des acides organiques responsables de l'acidification (Dabin, 1985). La pratique annuelle du feu, couplée au lessivage du sol par le ruissellement d'eau de pluie dans les savanes contribuent à la baisse du niveau d'acidité du sol dans les savanes avec la diminution de la teneur en matière organique (MOS) (Yerima & Ranst, 2005). En effet, le brûlage de la biomasse aérienne et de la nécromasse herbacée réduit fortement l'accumulation en MOS et ce, malgré une production primaire élevée. Près de 20 à 30 % de la production annuelle totale (aérienne et souterraine) est instantanément détruite par le feu et ne peut être incorporée au sol comme cela a été révélé par (Abbadie et al., 2006) sur les savanes humides de la réserve de Lamto. La plus forte teneur en éléments nutritifs observée plus particulièrement dans les sols forestiers (LF) et dans les savanes non brûlées (depuis au moins 23 ans, LUS) suggère un apport considérable de la matière organique issue de la litière et des débris de ligneux, alors qu'elle est essentiellement issue de graminées pour les savanes (*Tableaux 3.1 et 3.2*). Ces résultats sont globalement cohérents avec ceux des études antérieures, notamment en ce qui concerne le carbone organique du sol dans le PN de Lopé (Chiti et al., 2017, 2018 ; Cuni-Sanchez et al., 2016), même si la teneur semble plus

faible, et probablement liée à la différence de profondeur de l'échantillonnage du sol qui était de 30 cm contre 10 cm pour notre étude.

La diminution progressive de la fertilité du sol des forêts matures (FL1 et LF3) vers les savanes non brûlées (LUS) et fréquemment brûlées (LBS), était relativement nette (*Figure 3.5*, axe 1 de l'ACP). Ces résultats étaient attendus au vu de l'augmentation progressive des ligneux le long du gradient de végétation de la savane vers la forêt. En effet, le taux en éléments nutritifs s'accroit avec l'augmentation du couvert ligneux comme cela a été indiqué dans les travaux réalisés dans les mosaïques forêt-savanes d'Afrique du Sud (Gray & Bond, 2015) ou de Lopé (Cuni-Sanchez et al., 2016). La différence dans les variables du sol le long de ce gradient de végétation est vraisemblablement liée aussi à la pratique annuelle du feu dans les savanes. En effet, il ressort que plus longtemps sera supprimé le feu dans les savanes (LUS ou LIBS), plus la croissance des ligneux sera importante et modifiera les variables du sol dont les caractéristiques seront de plus en plus proches de celles des forêts. Les feux peuvent ainsi également être considérés comme un facteur de perturbation des paramètres du sol (Badía-Villas et al., 2014; Louppe et al., 2001; Mataix-Solera et al., 2011; Midgley et al., 2010). Cela traduit un lien évident entre les types de végétation, déterminés par le régime expérimental de feux, et les variables du sol.

Cependant, la similarité des caractéristiques du sol des forêts bosquets (LF2) par rapport aux savanes non brûlées (LUS et LIBS, *figure 3.5*) était inattendue. Ce résultat suggère que ces forêts bosquets seraient probablement encore jeunes par rapport aux forêts matures LF1 et LF3. Les forêts bosquets se définissent d'ailleurs comme des petits îlots de forêts entourés de savanes (L. J. T. White & Abernathy, 1996). Elles sont généralement plus jeunes que les forêts mâtures et sont, dans certains cas dans le PN de Lopé, datées de la période de l'âge du fer. Certaines sont le témoin du passage de l'homme qui pouvait en être à l'origine dans le but de conserver près de lui, des essences végétales qu'il considérait comme sacrées ou utiles (L. J. T. White & Abernathy, 1996).

L'isolement du point LIBS2, dont les variables du sol diffèrent de l'ensemble des autres sites (*cercle bleu*, *figure 3.5*) par une teneur élevée en éléments alcalino-terreux (Ca et Mg), est assez surprenant. Cette singularité suggère un apport important en éléments alcalino-terreux. Bien que leurs origines pourraient être diverses, nous suggérons que les matériaux géologiques

(roche mère) soient l'une des sources probables de cette forte concentration locale en Ca et Mg. En effet, le site LIBS1 est particulièrement marqué par des affleurements rocheux de métabasites. Ces roches constituent le socle géologique de l'ensemble du PN de Lopé et présentent des teneurs en Ca pouvant varier entre 4 et 7%, et 18 à 26% pour le Mg (Thiéblemont et al., 2009). Ce qui pourrait expliquer la forte concentration en éléments alcalino-terreux dans le site LIBS2.

S'agissant de l'analyse de la distribution des taxons et groupes fonctionnels de termites dans les différentes classes d'habitats (Q.2), le plan factoriel de l'AFC (*Figure 3.7*) a clairement mis en évidence une forte association au gradient écosystémique forêt-savane résultant d'un régime de feu contrôlé. Comparé au *chapitre 2* qui prenait une perspective plus large, nous avons pu décrire finement les variations d'abondance des taxons de termites à travers la mosaïque forêt-savane (*Annexe 3.1*).

L'analyse factorielle des correspondances réalisée à partir de la matrice des abondances des taxons dans les sites a montré que les habitats s'ordonnaient sur la seule base de leur composition en termites assez précisément selon le gradient d'habitats et du régime des feux. La disposition des différents habitats établis à partir de la seule composition de termites suggère une corrélation étroite entre les communautés de termites et la structure de la végétation de chaque habitat (*Figure 3.7*, *Annexe 3.1*). Ceci suggère un ajustement étroit des taxons de termites aux variations d'habitats, y compris dans le contexte de Lopé où le pool général d'espèces de termites est appauvri par rapport aux autres savanes du Gabon (notamment pour les espèces spécialistes de savane, cf. *chapitre 2*).

De plus, l'abondance des contacts et la richesse des communautés de termites étaient beaucoup plus importantes dans les forêts matures et bosquets (LF) et de moins en moins élevées dans des savanes non brûlées (LUS) rarement brûlées (LIBS) et fréquemment brûlées (LBS) (*Figure 3.7*). L'abondance et la richesse des communautés de taxons étaient d'autant plus élevées que la densité des ligneux dans chaque milieu était importante. Ces résultats traduisent une relation préférentielle de la majorité des taxons de termite observés pour les habitats à fort couvert forestier (donc à un impact de feu réduit ou nul). Ce résultat était attendu car des études révèlent que la macrofaune du sol est généralement beaucoup plus abondante et diversifiée dans les forêts que dans les savanes, à cause de la disponibilité et la diversité importante en nutriments

susceptibles de réduire l'interaction compétitive entre les communautés de termites (Cuni-Sanchez et al., 2016; Louppe et al., 2001). Toutefois, nous observons certains taxons de termites apparemment inféodées aux savanes (fréquemment brûlées et/ou de transition), car ils n'ont pas été relevés en forêt (cf. *figure 3.7* et partie inférieure de l'*annexe 3.1*). Il est possible que ces taxons, phylogénétiquement non spécialisés mais tolérants aux conditions de savane, soient repoussés dans ces milieux car moins compétitifs avec d'autres taxons.

Le Test exact de Fisher appliqué aux tables de contingence croisant la matrice groupes fonctionnels de termites et habitats (ou site) a révélé des associations (et des exclusions) entre les modalités de ces deux variables. Des corrélations entre les groupes fonctionnels *GF2 (consommateurs de bois)* avec les habitats de forêts (LF) et ceux de *GF4* (*consommateur de sol*) et *GF3* (*consommateur de champignons/humus*) avec les savanes brûlées (LBS) ont clairement été définies (*Tableau 3.3*). Ces résultats sont en lien avec la structure de la végétation de chacun des sites. Les forêts (LF), caractérisées par une forte densité de ligneux étaient préférentiellement associées au groupe consommateur de bois morts *(GF2)*, évitant non seulement les savanes fréquemment brûlées (LBS), mais aussi celles rarement brûlées (LIBS) dont la densité des ligneux est relativement faible. Les savanes brûlées (LBS) en revanchent, étaient associés aux termites mangeurs de sol *(GF4)* et d'humus (*GF3*, ce qui était peut-être moins attendu). Une représentation graphique réalisée à l'aide d'une MNDS a permis de retrouver la logique du gradient d'habitats sur la seule base de leur composition en groupes fonctionnels. Le graphique montre clairement une opposition entre les forêts (LF) et les savanes brûlées (LBS). Les savanes rarement et non brûlées (LIBS et LUS) étaient en phase intermédiaire et relativement proches de la composition des savanes brûlées (*Figure 3.8*). Comme pour les taxons, la composition des sites en groupes fonctionnels de termites suffit à replacer ceux-ci le long du gradient de raréfaction/suppression des feux.

Les variables du sol, comme la composition des communautés de termites reflètent l'ordonnancement des habitats selon le gradient de raréfaction/suppression des feux. Cependant, la relation est apparue moins nette avec le sol (surtout en dessous de 5 cm de profondeur), qu'avec les compositions taxonomiques ou fonctionnelles. Nous nous sommes donc demandés si

les variables du sol, notamment celles de la fertilité, auraient un effet direct sur la distribution des taxons de termites.

L'analyse de régression linéaire multiple réalisée sur les variables de sol (synthétisées par l'ACP) a montré qu'elles ne prédisaient que très peu les distributions de taxons dans les sites (Q.3). Peu de taxons semblent réagir aux variables du sol prises en compte dans cette étude étant donné que les variables de la texture n'ont malheureusement pas été traitées pour des raisons financières. Il est important de rappeler que la texture du sol joue un rôle fondamental dans la distribution des communautés de termites dans le sol (Bachelier, 1977). Ainsi, sur les 84 taxons identifiés, seules deux espèces, (*Cubitermes gp2* et *Anenteotermes polyscolus*) appartenant au groupe fonctionnel *GF3*, semblaient être influencés par les paramètres du sol ($p < 0.05$; *figure 3.9*). Ces résultats pourraient probablement être liés à la taille de l'échantillonnage, basé sur peu de sites, ce qui fait que les tests peuvent manquer de puissance. Mais il est important de rappeler que la texture du sol qui est l'un des paramètres importants pour déterminer la nature et la structure du sol n'a malheureusement pas été étudiée. En effet, des données sur la texture et la structure du sol auraient pu contribuer à mieux traiter cette question. De fait, la texture du sol est la principale variable susceptible d'affecter la distribution des termites dans le sol. En effet une grande communauté de termites est très dépendante d'un sol à texture argileuse (Bourguignon et al., 2015; Wood, 1988), en raison de leurs propriétés physico-chimiques qui favorisent la construction de termitières et la protection contre les prédateurs.

5. CONCLUSION

Les analyses des variables du sol sur l'ensemble des sites échantillonnés, ont globalement montré un gradient d'acidité et de fertilité croissant des savanes vers les forêts. Le niveau élevé de l'acidité et de la fertilité observé dans les sites les plus couverts en ligneux témoignent, non seulement d'une forte activité organique dans ces milieux, mais également de l'effet négatif du feu sur la baisse en éléments nutritifs dans les savanes brûlées.

Cette étude a non seulement conforté la corrélation étroite entre les communautés de termites et la structure de la végétation de chaque habitat traité dans le *chapitre 2*, mais elle a également mis en évidence les associations entre les groupes fonctionnels et les habitats probablement guidés par la particularité de leurs régimes alimentaires. Ces résultats traduisent

globalement une relation préférentielle de la majorité des taxons de termites observés pour les habitats à fort couvert forestier.

Cependant, les données édaphiques collectées n'ont pas suffi à traiter la question sur la relation entre les paramètres du sol et la distribution des communautés de termites. En effet, les analyses ont montré que les variables du sol prises en compte pour cette étude ne prédisaient que de très peu les distributions des taxons de termites dans les sites. Cela serait probablement lié soit au faible effort d'échantillonnage des sites, soit au manque de données en rapport avec la granulométrie et la texture du sol, qui n'ont malheureusement pas été considérées lors de cette étude et qui auraient pu contribuer à mieux traiter cette question de recherche.

Chapitre 4

Répartition de la productivité primaire nette le long d'un gradient forêt-savane et contribution dans la compréhension des processus écosystémiques

1. INTRODUCTION

Les efforts mis en place pour la préservation des écosystèmes tropicaux terrestres nécessitent la compréhension des mécanismes de fonctionnement de ces derniers. La question de la dynamique et de l'interaction des écosystèmes tropicaux a depuis longtemps été l'objet de nombreuses études. Parmi les paramètres fondamentaux qui décrivent le mieux le fonctionnement d'un écosystème résident la biomasse et de la production primaire nette (PPN). La PPN représente le taux net pendant un intervalle de temps donné de formation de la biomasse correspondant à la création des structures organiques chez les plantes, tels que les tissus ligneux, foliaires et racinaires, mais aussi des exsudats racinaires et des composés organiques volatils de carbone (Roy et al., 2001; Saugier et al., 2001). La PPN résulte de la matière organique élaborée par des végétaux chlorophylliens à partir de l'activité photosynthétique, par assimilation des éléments minéraux et de la lumière (Fournier & Lamotte, 1983). Selon des estimations, les forêts tropicales contribuent à un tiers de la PPN mondiale (Field et al., 1998 ; Roy et al., 2001) et près de la moitié de la PPN de toute les surfaces émergées du globe (Pan et al., 2011)... Évaluer la PPN d'un écosystème forestier revient à quantifier sa biomasse vivante par intervalle de temps donné, c'est-à-dire mesurer la masse sèche de la matière de l'ensemble des organismes végétaux qui le constituent (Fournier & Lamotte, 1983). Cette donnée est d'autant plus importante pour le rôle majeur que jouent les écosystèmes tropicaux dans la séquestration et le flux du CO_2, responsable du réchauffement climatique (Aragão et al., 2009; Doughty et al., 2015; Girardin et al., 2010; Malhi et al., 2009; Malhi & Grace, 2000).

Des études sur l'évaluation de la PPN des biomes tropicaux ont majoritairement été menées sur des forêts tropicales de la planète (Malhi et al., 2011). Les écosystèmes forestiers amazoniens ont particulièrement fait l'objet de nombreux travaux (Aragão et al., 2009 ; Doughty et al., 2015 ; Girardin et al., 2010 ; Malhi et al., 2009; Malhi & Grace, 2000) tout comme l'ont été celles de l'Asie du Sud-Est (Paoli & Curran, 2007) ou, à un degré moindre, du bassin du Congo (Labrière et al., 2018; Lewis & Labriere, 2016; Nyirambangutse, 2016). Les résultats ont montré que la biomasse et la production d'un écosystème pouvaient varier d'une zone à une autre selon les variations des paramètres environnementaux, tels que le sol (Aragão et al., 2009), le climat, la pluviométrie ou l'altitude (Moore et al., 2018; Girardin et al., 2010). Ces différences peuvent

bouleverser le fonctionnement d'un écosystème et ainsi impacter sa production. En Amérique du sud, un certain nombre d'études a révélé que les forêts tropicales des montagnes étaient caractérisées par une baisse systématique de la biomasse aérienne avec l'altitude (Delaney et al., 1997; Girardin et al., 2010; Kitayama & Mueller-Dombois, 1994; Leuschner et al., 2007). En Afrique de l'ouest, une étude a évalué la PPN et l'allocation du carbone dans les composantes d'un système forestier variant en fonction d'un gradient de précipitations. Les résultats ont montré que la PPN aérienne et la fraction du stock de carbone dans la canopée augmentaient avec la précipitation alors que celle des ligneux augmentaient avec la baisse des précipitations (Moore et al., 2018). Cependant, le facteur qui impacte le plus la PPN d'un écosystème reste la mortalité. En effet, une étude comparative globale de la PPN entre les deux plus grands blocs forestiers tropicaux du globe (Amazonie et Bassin du Congo) a révélé une évolution divergente de leur biomasse durant les trois dernières décennies (Hubau et al., 2020). Il a été montré que la biomasse des forêts tropicales du bassin du Congo était restée intacte face au déclin à long terme de celle des forêts amazoniennes fortement touchée par une mortalité d'arbres très élevée (Hubau et al., 2020). Ce taux de mortalité est amplifié par la déforestation de ses écosystèmes qui a atteint des niveaux inquiétants dans les forêts amazoniennes.

Si la plupart des travaux antérieurs se sont penchés sur l'évaluation et la comparaison de la biomasse et de la PPN le long de gradients d'altitude des forêts tropicales de montagnes (Aragão et al., 2009; Doughty et al., 2015; Girardin et al., 2010; Malhi et al., 2009; Paoli & Curran, 2007), ou à travers une variation de précipitations d'un système forestier contrasté (Moore et al., 2018), peu se sont intéressés à l'évaluation de la biomasse et à la répartition de la PPN dans les différentes composantes végétales aériennes le long d'un gradient de couvert ligneux de la savanes vers la forêt, entretenu par un régime de feux contrôlés en milieu tropical humide (Abbadie et al., 2006). En effet, la compréhension de la variation de la PPN le long d'un gradient écosystémique dynamique de forêts et de savanes reste encore limitée. Malgré un intérêt écologique tout aussi important que les systèmes forestiers, les études sur l'évaluation de la biomasse et de la PPN dans des écosystèmes ouverts en milieu tropical humide restent peu nombreuses. L'impact de la fréquence des feux contrôlés sur la PPN et la dynamique de la mosaïque forêt-savane reste également peu connu et plus particulièrement en Afrique Centrale.

Gignoux et al., 2006 ont réalisé une étude sur le cycle de la biomasse et la PPN sur les savanes humides de la réserve de Lamto entretenues par un programme de brûlage. Les résultats ont révélé une forte saisonnalité du cycle de la phytomasse et sa grande variabilité interannuelle et intra-annuelle avec des pics de croissance en saisons de pluies. Sur le plan des applications, ces études dans les savanes tropicales humides sont plus que nécessaire dans le domaine de la mise en valeur et de la gestion des savanes en milieu tropical humide dans l'objectif de la préservation de la biodiversité savanicole et des mosaïques paysagères, comme ce qui se fait dans le parc national (PN) de Lopé, au Gabon.

L'intérêt particulier et le choix du site expérimental du PN de Lopé vient de la relation étroite de ses quatre types d'habitats régulés par un programme annuel de brûlage de savanes : Forêts (LF : Lopé Forest), savanes fréquemment brûlées (LBS : Lopé Burned Savannas), savanes rarement brûlées (LIBS : Lopé Infrequently Burned Savannas) et savanes non brûlées depuis plus de 23 ans (LUS : Lopé Unburned Savannas).

Les savanes de Lopé sont des anciens vestiges paléo-climatiques du dernier maximum glaciaire (DMG) datant de plus de 10 000 ans BP (Aubréville, 1962; Edwards et al., 2010; Giresse et al., 2020a; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006; Schwartz et al., 2000). Elles sont dominées par des Andropogonées telles que les *Hyparrhenia diplandra* et les *Imperata cylindrica,* qui sont des espèces à photosynthèse en C4 particulièrement très productives, et qu'on retrouve abondamment aussi dans la structure herbacée des savanes humides de l'Afrique de l'Ouest (comme dans la réserve de Lamto). Depuis la fin du DMG (12-18 000 ans BP), ces savanes ont régressé au profit des forêts qui continuent leur expansion sous un régime climatique post-Holocène actuel qui leur est favorable (Maley & Brenac, 1998). Les feux utilisés comme outil de chasse et d'agriculture par les populations autochtones (Walters, 2015), sont de nos jours recommandés comme un outil de gestion des écosystèmes herbacés à travers un plan de brûlage annuel des savanes dans le but de les maintenir face à l'expansion permanente des forêts (Jeffery et al., 2014). Le programme annuel de brûlage des savanes mis en place dans le PN de Lopé depuis 1993 permet également de mieux comprendre la dynamique et l'interaction entre les composantes ligneuses et herbacées dans les écosystèmes forestiers et ouvert, selon la fréquence des feux appliqués.

Quelques évaluations de la biomasse aérienne totale ont déjà été réalisées sur les différents types de forêts et sur le gradient de végétation de la mosaïque forêt-savane du PN de Lopé. Même si pour la plupart, elles se sont essentiellement limitées à l'évaluation de la biomasse aérienne à partir des données de DBH et de hauteurs des ligneux, elles ont toutefois eu le mérite de présenter les premiers résultats comparatifs de la biomasse totale aérienne entre ces différents types de végétation. Une étude a montré que la biomasse moyenne des forêts mixtes à marantacées est plus élevée que celle des jeunes forêts à marantacées, des forêts monodominantes à Okoumé et significativement plus élevée que celle des jeunes forêts colonisatrices (Cuni-Sanchez et al., 2016). Cependant, la biomasse dans les savanes brûlées n'avait malheureusement pas été calculée parce qu'aucun arbre n'avait présenté un diamètre à 1,30 m (DBH) supérieur ou égal 10 cm (Cuni-Sanchez et al., 2016). Une autre, relativement similaire à celle de Cuni-Sanchez et al., (2016) a également évalué la biomasse des différents types de végétation rencontrés le long du gradient de mosaïque forêt-savane et a inclus, cette fois-ci, les ligneux avec un diamètre ≥ 5 cm en savanes et forêts colonisatrices (Lewis & Labriere, 2016). Les résultats ont montré que la biomasse des arbres augmentait progressivement entre les savanes annuellement brûlées (entre 0.6 et 22.2 Mg C ha^{-1} an^{-1}) et les forêts matures (entre 306.7 et 381.9 MgC.ha-1.an^{-1}) en passant par la phase transitoire marquée par les forêts colonisatrices (59.3 et 247.3 Mg C ha^{-1} an^{-1}). Ces travaux, basés sur des inventaires non répétés dans le temps, n'ont pas inclus les variations de la PPN, qui est un facteur clé dans la compréhension de la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes. Ils n'ont également pas comparé la répartition du stock de carbone dans les composantes de la végétation le long du gradient forêt-savane. Ils n'ont donc pas pu étudier l'effet de la fréquence des feux contrôlés sur l'allocation de la PPN dans la dynamique de la mosaïque forêt-savane.

Malgré les études déjà effectuées sur l'évaluation du stock de carbone dans des écosystèmes forestiers tropicaux, nous ignorons encore comment ces stocks se répartissent dans les différentes composantes de la végétation le long de la transition forêt-savane entretenue par un régime de feux anthropogéniques à fréquence contrôlée. Dans quelle mesure leur distribution contribuerait à comprendre les mécanismes qui régulent la dynamique écosystémique face aux variations des paramètres environnementaux ?

Afin d'évaluer la biomasse et la PPN, et estimer leur répartition dans les composantes de la végétation (ligneuse, racinaire, foliaire et herbacée) à travers les différents habitats en vue de comprendre les processus et les interactions écosystémiques qui gouvernent ce complexe forêt-savane, nous avons mis en place un réseau de parcelles standardisées (GEM, 2014) le long d'un gradient de couvert ligneux régulé par la gestion des feux : forêts (LF), savanes non brûlées depuis au moins 23 ans et en phase de colonisation par la forêt (LUS), savanes peu brûlées (entre 10-50% les 23 dernières années ; LIBS) et les savanes fréquemment brûlées (LBS). Cette problématique nous a permis ainsi de nous poser plus particulièrement les questions de recherche suivantes :

Question 1 : Comment la biomasse et la PPN des composantes ligneuses et herbacées moyennes varient-elles entre les différents habitats le long d'un gradient forêt-savane ?

Question 2 : Comment la PPN des différentes composantes varie-t-elle entre habitats le long d'un gradient en milieu tropical humide?

Question 3 : Comment les feux anthropogéniques affectent-ils la production et l'allocation du carbone dans ce complexe dynamique de forêt-savane ?

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Sites d'échantillonnage et caractéristiques environnementaux

Le site retenu pour l'étude se trouve à plus de 250 km de Libreville au Gabon, dans la zone périphérique nord du Parc national de Lopé (-0.201635872 N ; 11.60313192 E), (*Figure 4.1*). Le climat est globalement marqué par une grande saison de pluie qui s'étale entre octobre et mai, une période plus sèche mais très variable autour du mois de janvier, et une grande saison sèche entre juin et septembre (Bush et al., 2020). Les précipitations moyennes annuelles oscillent autour de 1466 mm ± 201 (Bush et al., 2020), pour une moyenne nationale de 2500 mm ± 204. Les températures moyennes annuelles sont de 25,0 et 26,8°C respectivement en forêts et en savanes (Bush et al., 2020). Le même auteur révèle une baisse moyenne de précipitations de -75 mm par décennie, soit un changement de −5,5 % par rapport aux précipitations annuelles moyennes et une augmentation moyenne de la température à un taux de + 0,25° C par décennie, équivalent à +1,1 % par rapport à la température minimale moyenne pour la période allant de 1984 à 2018 (Bush et al., 2020).

La partie nord du PN de Lopé est marquée par un complexe de mosaïques forêt-savanes constitué d'îlots de savanes, de grands massifs forestiers, de bosquets et de galeries forestières (Jeffery et al., 2014; Oslisly et al., 1996; L. J. T. White, 2001; L. J. T. White & Abernathy, 1996).

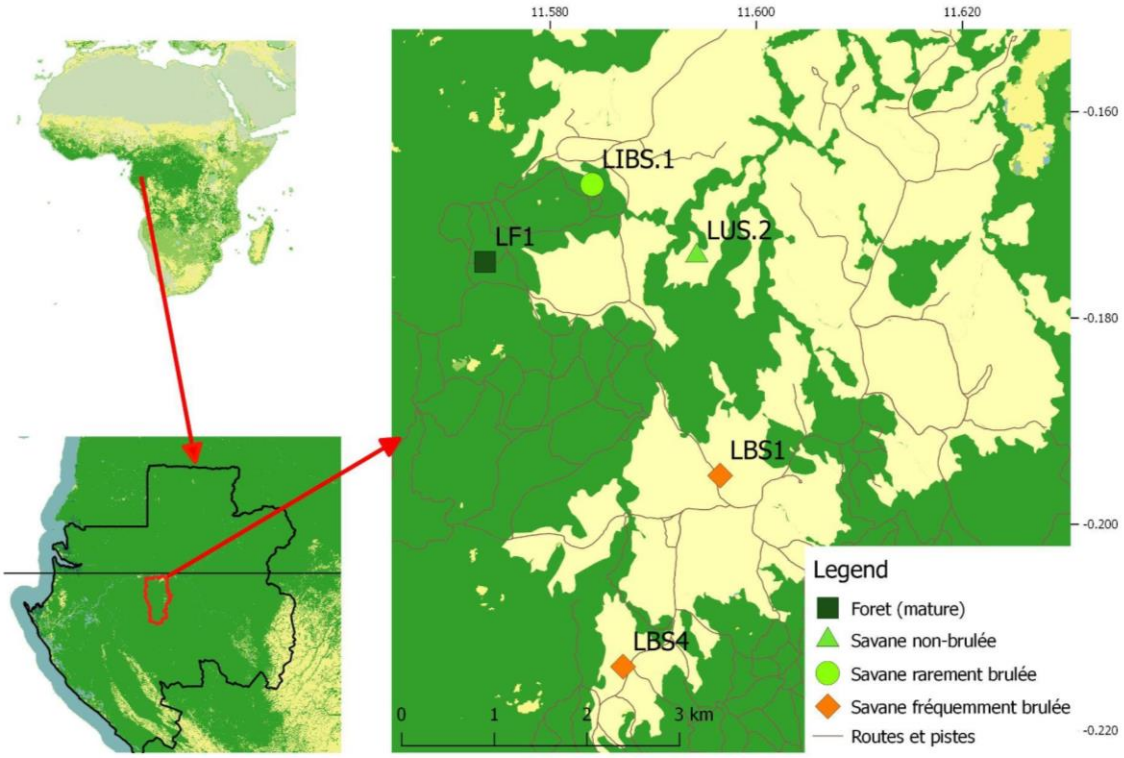

Figure 4.1 *: Carte des sites d'échantillonnage indiquant l'emplacement des parcelles dans le Parc National de Lopé, Gabon. Vert = forêt, jaune = savane (K. Jeffery, 2022)*

Les savanes sont régulièrement entretenues par un programme annuel de brûlage. Ce plan de brûlage a été mis en place depuis 1993. Il est co-géré par le Ministère des Eaux et Forêts et l'Agence Nationale des Parcs Nationaux (ANPN) (Jeffery et al., 2014), non seulement pour des besoins de conservation de la diversité écologique de ses habitats, mais également pour favoriser l'écotourisme en améliorant les conditions d'observations des mammifères dans les savanes (p.ex. les buffles, éléphants, potamochères). Ce programme a permis de constituer, selon la fréquence ou la suppression des feux dans certaines savanes, un gradient écologique contrasté entre les forêts continues et les savanes brûlées (*cf. chapitre 1*). En utilisant les données historiques du programme de brûlage, nous avons catégorisé les savanes par fréquence de brûlage, et avons identifié quatre classes d'habitat (*cf. chapitre 1* pour plus de

détails) : les savanes fréquemment brûlées (LBS) avec une fréquence de feux d'un brûlage par an ; les savanes rarement brûlées (LIBS) dont la fréquence des feux est comprise entre 10 et 50 % sur 23 ans (soit 3 à 10 brûlages depuis au moins 23 ans) ; les savanes non brûlées depuis au moins 23 ans (LUS) et la forêt mature (LF) (*Figure 4.2*). Les savanes fréquemment brûlées (LBS) sont caractérisées par une forte densité en graminées très homogènes dans l'ensemble des parcelles, alors qu'en savanes peu et non brûlées, celle-ci est plus faible et distribuée de façon hétérogène. En forêt, l'herbe (notamment les grandes *Poaceae héliophiles* de savane) est complètement absente (*Figures 4.1 et 4.2*). Il faut noter que les placettes fréquemment brûlées (LBS) ont été protégées du feu pendant toute la durée de l'expérience (de 2018 à 2020) afin de préserver les dispositifs expérimentaux de mesure de production qui y ont été installés. Cette suppression du feu pourrait avoir un effet le taux de production des graminées pendant cette période. L'analyse des caractéristiques du sol du site d'étude (cf. *protocole chapitre 2*), révèle un gradient croissant de fertilité du sol entre les savanes fréquemment brûlées (LBS) et la forêt mature (LF ; *Tableau 4.1*).

LF



LBS



LIBS



LUS2



<u>Figure 4.2</u> *: Photos illustrant les 4 types d'habitats échantillonnés le long du gradient forêt-savane dans le PN de Lopé, Gabon : Forêt mâture (LF) ; Savane fréquemment brûlée (LBS), savane rarement brûlée (LIBS) et savane non brûlée (LUS) (photo : Fidèle Evouna)*

Tableau 4.1 *: Tableau caractéristique des paramètres environnementaux de chaque placette (* à noter que LF1 est une des parcelles GEM du réseau global, identifiée comme LPG-01 dans www.forestplots.net)*

Code placette	**LBS.1**	**LBS.4**	**LIBS.1**	**LUS.2**	**LF.1**
Type de végétation	Savane annuellement brûlée	Savane annuellement brûlée	Savane peu brûlée	Savane non brûlée	Forêt Mature
Latitude (°)	-0,19528326	-0,21382172	-0,16705935	-0,17396302	-0,1745714
Longitude (°)	11,5964786	11,5870641	11,5840587	11,5942132	11,5736815
Superficie (ha)	0,16	0,16	0,16	0,16	1
Période de mesures	2018-2020	2018-2020	2018-2020	2018-2020	2011- 2016
Caractéristiques du sol:					
pH.H_2O	6,1	5,5	5,3	4,6	3,7
C.org (gkg^{-1})	26,6	21,1	30,0	30,9	63,7
$N._{Tot}$ (gkg^{-1})	0,9	0,9	1,0	1,0	3,0
$P._{Tot}$ ($mgkg^{-1}$)	94,9	64,8	87,3	88,0	198,3
$K._{Exch}$ (meq%)	0,09	0,11	0,21	0,15	0,24
CEC (meq%)	3,7	3,9	4,9	5,2	14,0

2.2. Mesures de terrain

Les données ont été collectées le long d'un gradient de végétation composé de quatre types d'habitat avec une densité croissante de ligneux entre les savanes brûlées et les forêts. Un total de cinq parcelles a été échantillonné, dont 2 en savanes annuellement brûlées (LBS1 et LBS4), 1 en savanes peu brûlées (LIBS1), 1 en savanes non brûlées (LUS2) et 1 en forêt mature (LF1). La distance entre les parcelles variait entre 1 et 4 km (*Tableau 4.1* et *Figure 4.1*). La parcelle LF1 de 1 ha (100 m x 100 m), subdivisée en 25 sous-placettes de 20 m x 20 m chacune (*Figure 4.4*), fait partie de l'ensemble des 6 parcelles GEM installées en 2011 au Gabon dans le cadre du réseau mondial de surveillance intensive des écosystèmes tropicaux (http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk/projects/african-forests-int). Les placettes de savanes installées en 2018 et réadaptées dans le cadre de cette étude, mesuraient 0,16 ha (40 m x 40 m) et étaient subdivisées en 4 sous placettes de 20 m x 20 m chacune (*Figure 4.4)*.

Afin d'évaluer le stock de carbone au-dessus et en-dessous du sol, nous avons mesuré les composantes majeures de la biomasse et de la production primaire nette (NPP) dans chacune des parcelles suivant les protocoles de mesures développés par RAINFOR-GEM, un réseau mondial de surveillance intensive des écosystèmes tropicaux (Marthews et al., 2014; http://gem.tropicalforests.ox.ac.uk). Les composantes mesurées regroupent les composantes

aériennes (NPP_{AG}) et les composantes souterraines (NPP_{BG}), décrites plus loin. Il est important de rappeler que la nécromasse (partie morte de la plante) n'a pas été prise en compte et mesurée séparément comme cela a été le cas pour l'étude des savanes de Lamto, à l'exception de la litière ligneuse morte. Les activités complémentaires qui auraient été nécessaires pour documenter les composantes non couvertes du bilan de production, n'ont pas pu être assurées compte tenu des moyens disponibles. Certaines comparaisons avec des études réalisées dans d'autres sites n'ont malheureusement pas pu être possibles de manière rigoureuse. Les données relatives au bois morts ou à la litière morte des herbacées n'ont donc pas été évaluées.

2.2.1. Composantes aériennes de la biomasse et de la production primaire nette (NPP_{AG})

2.2.1.1. Bois grossier au-dessus du sol (NPP_{Stem})

Tous les arbres ayant un DBH ≥ 10 cm dans la placette LF1 ont été recensés annuellement entre 2011 et 2016 suivant le protocole de Marthews et al. (2014), afin de déterminer la biomasse, la production annuelle, mesurée entre 2 inventaires provenant de la croissance des arbres vivants, et de celle provenant des nouvelles recrues et intégrant les pertes par mortalité. Le protocole a été modifié pour les parcelles de savanes (LBS, LIBS et LUS) car le diamètre à 130 cm du sol de la majorité des arbres/arbustes n'y atteignait quasiment pas les 10 cm requis, à l'exception de la parcelle LUS, en phase de recolonisation par des espèces pionnières forestières. Le diamètre minimum retenu pour le recensement entre 2018 et 2020 dans les placettes de savanes a donc été fixé à DBH ≥ 5 cm et mesuré à 50 cm du sol contre 130 cm pour les placettes GEM des forêts tropicales. Paramètre important permettant de calculer la biomasse au travers des équations allométriques, la hauteur des arbres dans les parcelles LF1 a été mesurée une seule fois en 2013 à l'aide d'un hypsomètre à laser, et une fois par an, dans les placettes de savanes entre 2018 et 2020 à l'aide d'un hypsomètre pour LUS2, et d'une tige graduée pour les savanes peu et annuellement brûlées (LIBS et LBS) du fait de la faible hauteur de l'ensemble des arbres.

2.2.1.2. Chute de litière ($NPP_{litterfall}$)

La production de la litière fine ligneuse ($NPP_{litterfall}$) issue de la matière organique morte a été estimée en collectant la litière à l'aide des pièges construits avec des tuyaux et des moustiquaires. Les pièges mesuraient 0,25 m^2 (50 × 50 cm^2) et étaient placés à 1 m au-dessus du

sol au centre de chacune des 25 sous-placettes de la placette de 1 ha (LF1) et espacés de 25 m les uns les autres, selon le protocole RAINFOR-GEM. En savane, les pièges ont été placés à chacune des 9 intersections délimitant les sous-placettes de 20 x 20 m. Mais en raison de la forte densité de grands mammifères dans le PN de Lopé, les pièges à litière ont été réadaptés et posés au sol afin de minimiser les dommages causés par ces derniers. Les échantillons de litière ont été collectés toutes les deux semaines, puis séparés en feuilles, fruits, brindilles, graines et " *autres* " composantes avant d'être séchés dans une étuve (étuve de laboratoire QL Model 10) à 80° C pendant 24 heures et ensuite pesés. La période d'échantillonnage était comprise entre 2013 et 2016 pour la parcelle GEM (LF1) et de 2018 à 2020 pour les parcelles de savane.

2.2.1.3. Biomasse de l'herbe(NPP_{Grass}) et perte par les herbivores et ($NPP_{Herbivory}$)

Afin de mesurer la biomasse épigée (AGB), la PPN de l'herbe (NPP_{Grass}) et la perte de production occasionnée par les grands herbivores de savane (à l'exemple des buffles) (*$NPP_{Herbivory}$),* 30 quadrats de 0,25 m^2 (50 × 50 cm^2) ont été établis à l'aide de 4 piquets de 90 cm de haut par quadrat dans chaque parcelle de savane. Quinze quadrats étaient ouverts et exposés aux herbivores et 15 autres fermés par un grillage métallique de 90 cm de haut excluant l'accès aux herbivores (*Figure 4.3*). L'expérience a été conduite entre février 2019 et février 2020 à l'abri du feu (sites protégés du feu). Au début de l'expérience, l'herbe avait été coupée au niveau du sol dans tous les quadrats. Trois collectes (4, 8 et 12 mois) ont été effectuées sur un intervalle de 4 mois pendant une période de 12 mois. A chaque séquence d'échantillonnage, seuls 10 quadrats (5 clôturés et 5 ouverts) sur 30 étaient prélevés. L'expérience a non seulement fourni des données sur la biomasse et la production de l'herbe après 4 (NPP_{0-4}), 8 (NPP_{0-8}) et 12 mois (NPP_{0-12}), mais également sur la perte de la NPP causée par les herbivores. Les données de la nécromasse herbacée n'ont cependant pas été collectées. Les échantillons collectés et conservés dans des enveloppes en papier, ont été séchés dans une étuve (étuve de laboratoire QL Model 10) à 80°C pendant 24 h et ensuite pesés.

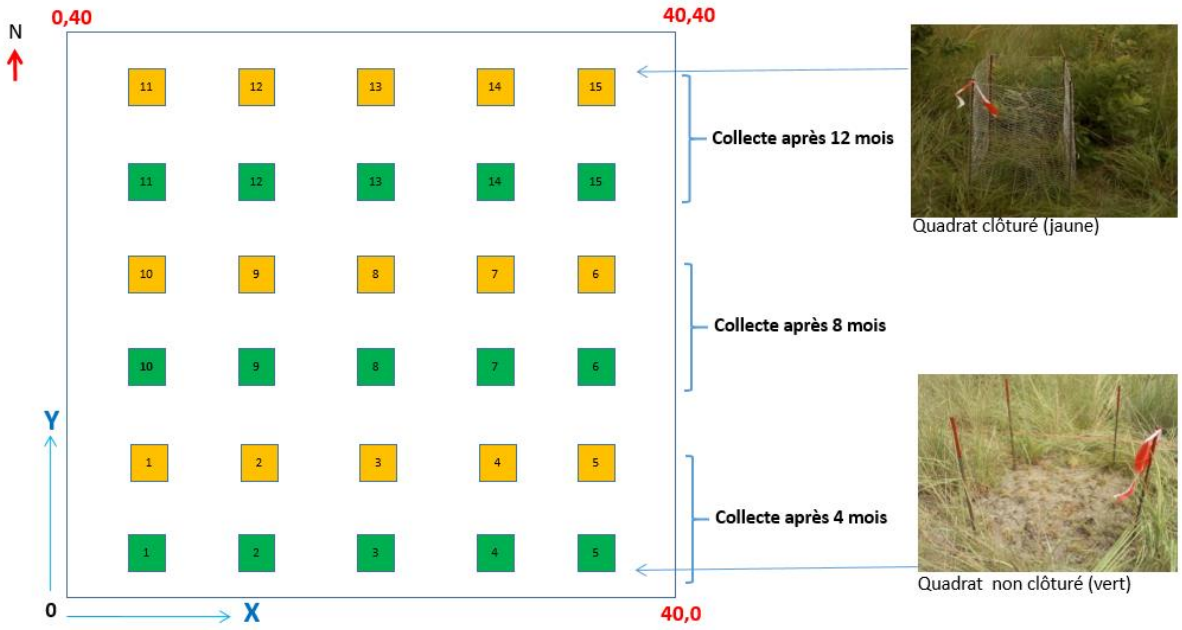

Figure 4.3 *: Dispositifs de collecte de données pour la NPP_{Grass} et $NPP_{Herbivory}$*

2.2.2. Composantes souterraines de la biomasse et de la production primaire nette (NPP_{AG})

Des racines fines (<5 mm de diamètre) ont été collectées à partir de 16 noyaux de croissance (grillage cylindrique de 11 cm de diamètre et 30 cm de profondeur) tous les 3 mois entre 2013 et 2016 pour la parcelle de forêt GEM LF1 (*Figure 4.4a*). Les racines ont été extraites manuellement des noyaux de croissance sur quatre intervalles de temps de 10 min (soit 1 total de 40 mn) suivant le protocole GEM (Marthews et al., 2014; Metcalfe et al., 2007). La masse totale des racines dans l'échantillon a été estimée à partir d'une courbe de masse racinaire cumulative en fonction du temps, jusqu'à 120 min (Girardin et al., 2013). Le sol sans racines a ensuite été rechargé dans chaque noyau de croissance, en gardant la même densité apparente du sol non remanié. Le protocole a été modifié pour les placettes de savane. Quatre noyaux de croissance racinaire donc un au centre de chacune des 4 sous-placettes ont été installés (*Figure 4.4b*). L'extraction a également été faite en 4 intervalles de temps mais à raison de 5 min par phase (soit un total de 20 min) entre 2018 et 2019 à cause de la très faible présence de racines dans le sol. Le principe d'analyse a été le même que celui décrit pour la parcelle LF1.

Les racines recueillies ont ensuite été soigneusement rincées, séchées au four à 80° C jusqu'à une masse constante, séparées en deux catégories de taille (ø > 2mm et ø < 2mm) et

ensuite pesées. La croissance mensuelle racinaire peut ainsi être estimée à partir de la quantité de masse racinaire fine produite dans un intervalle de 3 mois depuis la dernière collecte, permettant ainsi d'estimer la croissance saisonnière des racines fines.

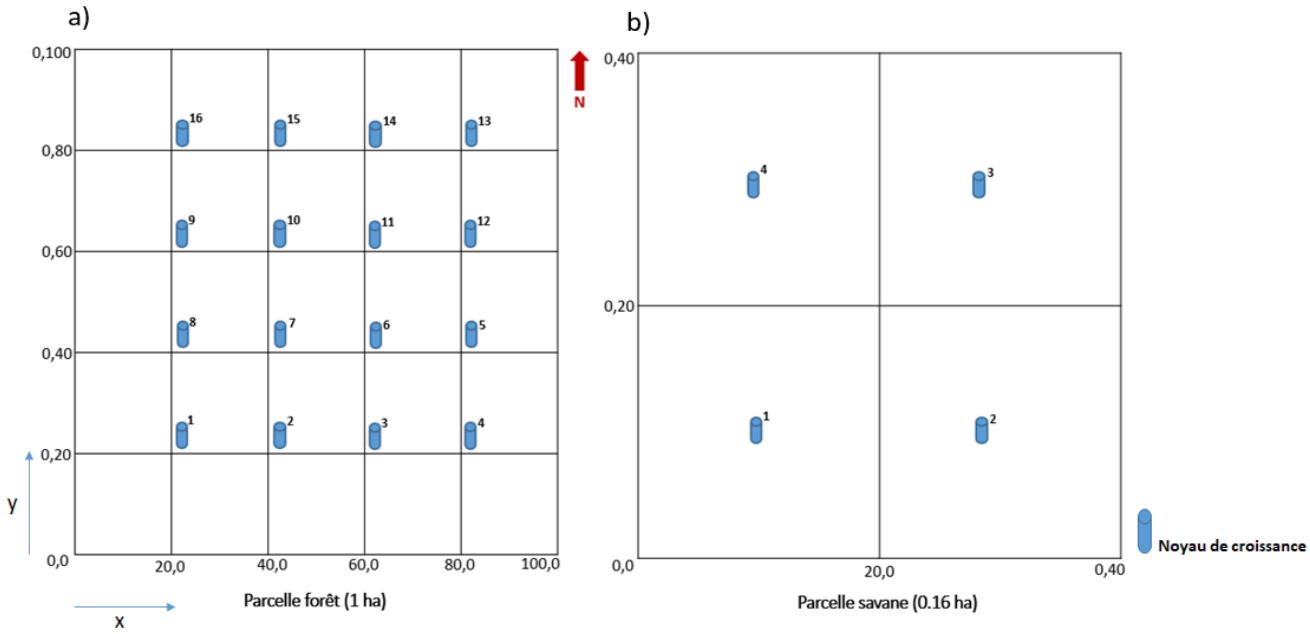

Figure 4.4 *: Dispositifs de collecte de données racines fines ($NPP_{Fineroots}$) dans a) la placette de forêt GEM (LF) et b) placette de savanes (LBS, LIBS et LUS)*

2.3. Traitement de données

Le traitement de nos échantillons a nécessité l'utilisation de quelques méthodes d'analyses statistiques effectuées à l'aide du logiciel R version 3.6.3 (R Core Team, 2016). Les scripts R utilisés pour ces analyses ont été développés et écrits par les chercheurs de Environmental Change Institute de l'Université d'Oxford dans le cadre du *Global Ecological Monitoring Network* (*Cécile Girardin*, *Huanyuan Zhang*, *Terhi Riutta*, *Guillaume Delhaye*) et dont certains ont été adaptés selon le contexte particulier de cette étude. Ils sont disponibles sur GitHub (https://github.com/OxfordEcosystemsLab/gem_code_examples).

2.3.1. Biomasse ligneuse aérienne

La biomasse ligneuse aérienne a été calculée à l'aide de l'équation allométrique développée par Chave et al., (2014) pour les forêts tropicales humides présentée ci-dessous (équation 1) :

$$AGB = 0.0509 \times (\rho D^2 H) \qquad (\textit{équation 1})$$

où ''*AGB*'' représente la biomasse aérienne sèche (kg), ''*D*'' est DBH (cm), *H* est la hauteur de l'arbre (m) et $\boldsymbol{\rho}$ est la densité (gcm^{-3}) du bois (la densité est déterminée à partir d'un rapport entre la masse sèche de l'échantillon de bois (g) et son volume avant séchage (cm^3). Les résultats ont ensuite été convertis en Mg de carbone par hectare (MgC ha^{-1}) avec un coefficient de transformation de 0.49.

2.3.2. NPP ligneuse (NPP_{Stem})

Pour chaque intervalle de recensement effectué, la NPP ligneuse totale exprimée en MgC $ha^{-1}an^{-1}$ a été calculée comme la somme de l'augmentation de la biomasse entre deux intervalles de recensement de tous les arbres, en prenant aussi en compte les nouvelles recrues ayant atteint des DBH ≥ 10 cm et DBH ≥ 5 cm respectivement dans les placettes de forêt et savane :

$$NPP_{stem} = \Sigma \frac{AGB_{an2} - AGB_{an1}}{t} \qquad (2)$$

AGB représente la biomasse de carbone en MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour chaque tige, et ***t*** est le temps en jours entre deux recensements, et ramené en année.

2.3.3. Litière fine ($NPP_{Litterfall}$)

Le flux de la litière a été calculé en divisant la masse de la litière collectée dans chaque piège par l'intervalle de mesure (nombre de jours). Ces valeurs exprimées en *g/piège/jr* ont ensuite été converties en flux de NPP (MgC $ha^{-1}jour^{-1}$) à l'aide de l'équation (3) :

$$NPP\ (MgC\ ha^{-1}jr^{-1}) = \left(\left(\frac{10^4}{NPP\ (g.jr^{-1})}\right) \times A\right) \times 10^{-6} \text{ x CF} \qquad (3)$$

"A" représente la surface du piège (0.25m^2) et ''*CF*'' est la fraction de carbone (soit 0.49). Ces valeurs ont ensuite été converties en NPP MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en les multipliant par 365. Il est à noter que la somme des valeurs de la NPP des composantes individuelles (feuilles, fruits, brindilles, graines et " *autres* " composantes) n'est pas égale au flux total, car toutes les collectes de la litière n'ont pas été séparées par composantes. Par conséquent, seul un sous-ensemble de l'ensemble des données a été analysé pour les composantes.

2.3.4. Biomasse, NPP herbacée et perte de la production par les herbivores

La biomasse des graminées permettant d'estimer le stock de carbone a été évaluée à partir des quadrats clôturés excluant l'impact des grands herbivores. Il faut rappeler que les sites sont restés à l'abri du feu durant toute la durée de l'expérience (12 mois).

Pour chaque intervalle de recensement effectué, la $PPN_{Grass,}$ exprimée en MgC $ha^{-1}an^{-1}$, a été estimée comme la somme de l'augmentation de la biomasse entre les intervalles de recensement :

La NPP_{Grass} par séquence d'intervalle de collecte se présente comme suit :

- 4 mois de croissance = NPP_{0-4} (productivité comprise entre février et juin)
- 8 mois de croissance = NPP_{0-8} (productivité comprise entre février et octobre)
- 12 mois de croissance = NPP_{0-12} (productivité comprise entre février et février)

Les 3 séquences de collecte ci-dessus ont toutes démarré en février. NPP_{0-4} étant directement connues, celles des séquences de juin à octobre (NPP_{4-8}) et d'octobre à février (NPP_{8-12}) ont été déduites selon les équations (4) et (5) :

$$NPP_{4-8} = (NPP_{0-8} \times 2) - NPP_{0-4} \qquad (4)$$

$$NPP_{8-12} = (NPP_{0-12} \times 3) - (NPP_{0-4} + NPP_{4-8}) \qquad (5)$$

Afin de répondre au mode d'échantillonnage qui a été appliqué selon notre protocole, nous avons effectué cette méthode de calculs pour déterminer la production herbacée correspondant à chaque période du cycle annuel afin d'estimer la croissance saisonnière des graminées.

L'estimation de la perte de la $NPP_{Herbivory}$ par des grands herbivores selon la séquence d'intervalles de collecte a été calculée à partir de la différence entre la NPP_{Grass} des quadrats avec exclusion des herbivores et la NPP_{Grass} des quadrats avec accès aux herbivores, soit l'équation (6) :

$$NPP_{Herbivory} = NPP_{(no\ herbivory)} - NPP_{(with\ herbivory)} \qquad (6)$$

2.3.5. Racines fines ($NPP_{Fineroots}$)

Les racines fines ont été retirées manuellement des échantillons de sol en quatre temps de 10 min pour les sites de forêts et 5 min pour les savanes, selon une méthode qui corrige la sous-estimation de la biomasse des racines difficiles à extraire (Metcalfe et al., 2008), et est utilisée pour prédire l'extraction des racines au-delà de 40 min (jusqu'à 120 min). Un facteur de correction supplémentaire de 36,5 % est appliqué pour les racines fines non collectées pendant 40 minutes.

2.3.6. Grosses racines ($NPP_{Coarseroots}$)

Cette composante de la production hypogée n'a pas été mesurée directement sur le terrain, mais a plutôt été estimée à partir d'une méthode de calcul développée par Mokany et al., 2006 dont le but consiste à multiplier la production ligneuse aérienne par une constante appelée root/shoot ratio qui est le rapport entre la biomasse des racines grossières et la biomasse aérienne. Cette constante est de l'ordre de 0,235 ± 0,011 en forêts tropicales humides et de 0,642 ± 0,111 en savanes (Mokany et al., 2006).

2.3.7. NPP combinée de toutes les composantes

La production primaire nette totale (NPP_{Totale}) est composée de la production primaire nette aérienne (NPP_{AG}) et de la production primaire nette souterraine (NPP_{BG}). Dans le cadre de cette étude, nous n'avons mesuré que la production du tronc d'arbre (NPP_{Stem}) et la production de la litière de la canopée ($NPP_{Litterfall}$) pour les composantes aériennes (NPP_{AG}). Pour les composantes souterraines (NPP_{BG}), nous avons essentiellement mesuré la production primaire nette des racines fines ($NPP_{Fineroots}$). Celle des racines grossières ($NPP_{Coarseroots}$) étant estimée à partir du rapport root/shoot ratio de 0,235 ± 0,011 en forêts et 0,642 ± 0,11 en savanes. Bien qu'importants dans l'estimation du stock de carbone dans les écosystèmes tropicaux, nous n'avons malheureusement pas pu mesurer le renouvellement des branches ($NPP_{Branchturnover}$), la production de composés organiques volatils (NPP_{VOC}) et l'exsudat racinaire, compte tenu des objectifs de notre étude qui étaient focalisés sur la compréhension de l'effet de la colonisation forestière et du feu sur la NPP de chaque composante, mais également du volume de travail

possible sur le terrain. Cela a entraîné une sous-estimation des valeurs du stock de carbone et limité la comparaison avec d'autres sites.

La NPP combinée a été calculée séparément pour les parties aériennes (NPP_{AG}) et souterraines (NPP_{BG}) selon les équations (7) et (8) :

$$NPP_{AG} = NPP_{Stem} + NPP_{Finelitter} + NPP_{Grass} + NPP_{Herbivory} \quad (7)$$

$$NPP_{BG} = NPP_{Fineroots} + NPP_{Coarseroots} \quad (8)$$

La NPP totale a été alors déduite de l'équation (9) :

$$NPP_{Total} = NPP_{AG} + NPP_{BG} \quad (9)$$

3. RESULTATS

3.1. Caractéristiques générales des parcelles le long du gradient

L'abondance de ligneux dont le diamètre était ø ≥ 10 cm pour la placette de forêt (LF1) et ø ≥ 5 cm pour celles des savanes variait selon le type d'habitat. Elle était de 365 individus répartis en 47 espèces et regroupées en 27 familles pour la placette LF1 (LOP-01) d'un hectare (*Annexe 4.1*). LUS2 (0,16 ha) comptait près de 241 ligneux répartis en 15 espèces pour 10 familles ce qui représentait une densité moyenne de 150 individus/ha (*Annexe 4.2*). La placette LIBS1 située dans une savane peu brûlée avait 86 individus, 3 espèces (*Crossopteryx febrifuga, Nauclea latifolia et Linociea mannii*) et 2 familles, pour une densité de 53.8 arbres/ha. Enfin, les placettes situées dans les savanes fréquemment brûlées LBS1 et LBS4 ne comptaient qu'une seule espèce (*Crossopteryx febrifuga*), et avaient respectivement 50 et 6 individus (*Tableau 4.2*). Le diamètre et la hauteur moyens des ligneux dans les cinq placettes étaient respectivement estimés à 247,8 cm et 18,6 m pour la forêt (LF1) ; 9,7 cm et 4.9 m pour LUS2 (savane non brûlée) ; 6.2 cm et 2,2 m pour la savane peu brûlée (LIBS1) ; 5,9 cm et 1,8 m pour les savanes fréquemment brûlées (LBS, *Tableau 4.2*).

Le sol présentait une acidité croissante le long du gradient de succession des habitats des savanes annuellement brûlées (pH = 5,8) vers les habitats forestiers (pH = 3,7) avec une phase intermédiaire marquée par les savanes peu brûlées (pH = 5,3) et les savanes non brûlées (pH = 4,6) (*Tableau 4.1, cf. chapitre 3*). Un gradient de fertilité du sol se distinguait également et nous

a montré un taux d'éléments nutritifs croissant le long de la transition entre les savanes annuellement brûlées et les forêts. (*Tableau 4.1, cf. chapitre 3*).

Tableau 4.2 *: Synthèse de l'ensemble des données échantillonnées dans chaque placette : FL (Mature forest) ; LUS (Unburned Savanna) ; LIBS (Infrequently Burned Savanna) ; LBS (Burned Savanna)*

Code placette	**LBS.1**	**LBS.4**	**LIBS.1**	**LUS.2**	**LF.1**
Superficie (ha)	0.16	0.16	0.16	0.16	1
Arbres/parcelle	6	50	86	241	365
Densité des arbres (N/ha)	3.8	31.3	53.8	150.6	365
Nbre d'espèces	1	1	3	15	47
Hauteur moyenne (m)	1.9	1.8	2.2	4.9	18.6
DBH moyen (cm)	5.9	5.9	6.2	9.7	24.7
$Biomasse_{AG}$ *(MgC ha^{-1})*	**0,20** ± 0,03	**0,03** ± 0,01	**0,42** ± 0,05	**8,9** ± 0.49	**200,6** ± 18,2
$Biomasse_{BG}$ *(MgC ha^{-1})*	**0,13** ± 0,00	**0,02** ± 0,00	**0,27** ± 0,01	**5,71** ± 0,15	**47,14** ± 4,27
Biomasse herbe *(MgC ha^{-1})*	**1,65** ± 0,74	**1,64** ± 0,43	**0,70** ± 0,82	**0,48** ± 0,65	**0,00** ± 0,00
NPP_{Stem} *(MgC ha^{-1}an^{-1})*	**0,005** ± 0,0	**0,001** ± 0,0	**0,02** ± 0,01	**0,49** ± 0,07	**2,03** ± 0,27
$NPP_{litterfall}$ *(MgC ha^{-1}an^{-1})*	**0,08** ± 0,02	**0,08** ± 0,02	**0,65** ± 0,04	**2,54** ± 0,1	**3,64** ± 0,11
$NNP_{Fineroots}$ *(MgC ha^{-1}an^{-1})*	**0,85** ± 0,10	**0,68** ± 0,06	**0,93** ± 0,12	**1,71** ± 0,18	**2,10** ± 0,16
$NNP_{Coarseroots}$ *(MgC ha^{-1}an^{-1})*	**0,055** ± 0,0	**0,052** ± 0,00	**0,24** ± 0,00	**1,95** ± 0,02	**1,33** ± 0,06
$NPP_{Herbivory}$ *(MgC ha^{-1}an^{-1})*	**0,10** ± 0,17	**0,10** ± 0,17	NA	**0,28** ± 0,43	**0,00** ± 0,00
NNP_{Grass} *(MgC ha^{-1}an^{-1})*	**1,49** ± 0,12	**1,50** ± 0,12	**0,98** ± 0,18	**0,46** ± 0,09	**0,00** ± 0,00
Végétation ligneuse					
$Biomasse\ ligneuse_{Totale}$ (MgC ha^{-1})	**0,33**	**0,05**	**0,69**	**14,61**	**247,74**
$NPP_{ligneuseGA}$ (MgC ha^{-1}an^{-1})	0,09	0,08	0,67	3,03	5,67
$NPP_{ligneuseBG}$ (MgC ha^{-1}an^{-1})	NA	NA	NA	3,66	3,44
$NPP_{ligneuse}$ Totale (MgC ha^{-1}an^{-1})	**0,09**	**0,08**	**0,67**	**6,69**	**9,11**
Végétation herbacée					
$Biomasse_{herbe}$ Totale (MgC ha^{-1})	**1,65**	**1,64**	**0,70**	**0,48**	**0,00**
$NPP_{herbeGA}$ (MgC ha^{-1}an^{-1})	1,59	1,60	0,98	0,74	0,00
$NPP_{herbeBG}$ (MgC ha^{-1}an^{-1})	0,91	0,73	1,17	NA	NA
NPP_{herbe} Totale (MgC ha^{-1}an^{-1})	**2,50**	**2,33**	**2,15**	**0,74**	**NA**
$Biomasse_{Totale}$/Placette	**1,98**	**1,69**	**1,39**	**15,09**	**247,74**
NPP_{Totale}/Placette	**2,59**	**2,41**	**2,82**	**7,43**	**9,11**

3.2. Biomasse et NPP des différentes composantes

3.2.1. Biomasse (ABG) et NPP ligneuse aérienne

Directement liée aux caractéristiques du couvert ligneux (abondance, diamètre, hauteur…) de chaque parcelle, la biomasse aérienne a été évaluée le long du gradient forêt-savane. Les valeurs suivaient une courbe croissante qui variait entre 0.03 ± 0.01 MgC ha^{-1} dans les

savanes annuellement brûlées (LBS1 et LBS4) et 200,6 ± 18,2 MgC ha^{-1} pour la parcelle LF1 installée en forêt (*Tableau 4.2*). Située au stade intermédiaire entre LF1 et LBS, la parcelle LUS2 constitue une étape intermédiaire entre un système herbacé pauvre en ligneux et un système riche en ligneux. Cependant, malgré ce changement progressif d'état, la biomasse aérienne de LUS2 reste encore très faible (8,9 ± 0,49 MgC ha^{-1}) par rapport à celle d'une forêt mature (*Figure 4.5*).

Un écart important entre la biomasse aérienne de LUS2 et celle des savanes peu (LIBS) et fréquemment brûlées (LBS) a également été observé, montrant clairement un changement d'état entre les deux habitats (*Figures 4.5 et 4.6*). Durant les trois années de collecte comprises entre 2018 et 2020, les résultats ont régulièrement révélé une croissance de la biomasse aérienne beaucoup plus importante dans les savanes non brûlées que dans les savanes brûlées (*Figure 4.6*).

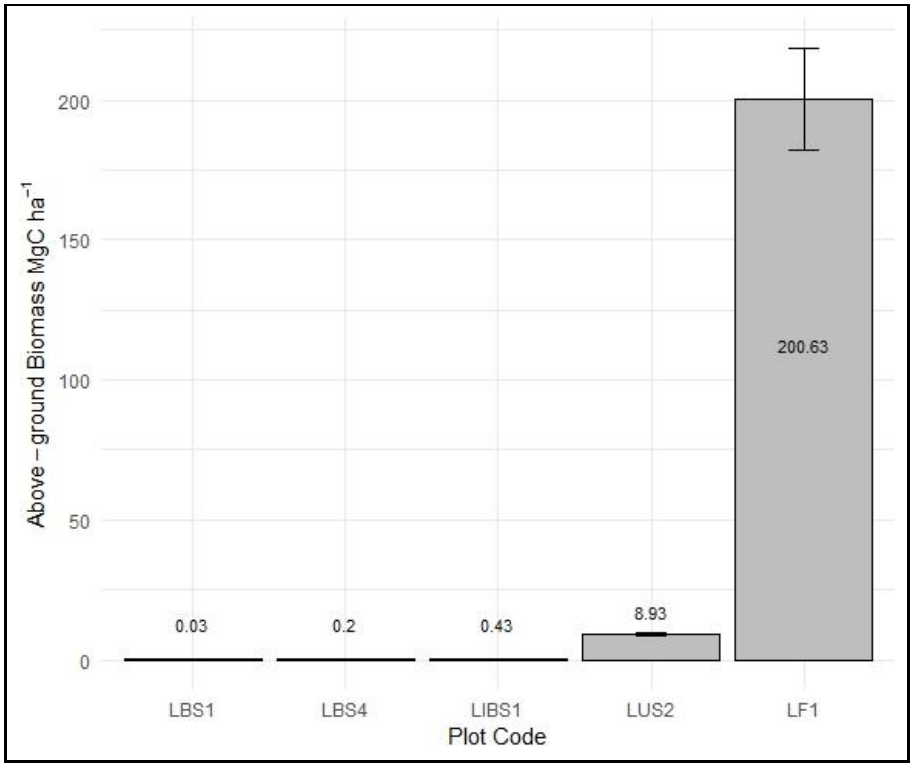

Figure 4.5 *: Biomasse aérienne ligneuse par parcelle le long du gradient*

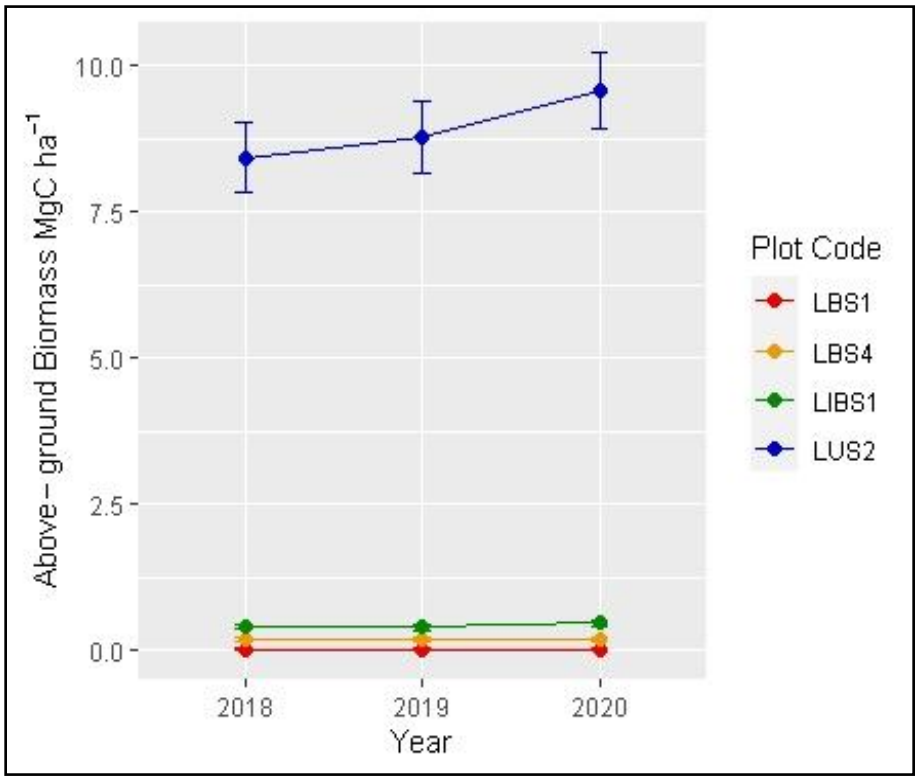

Figure 4.6 *: Biomasse aérienne ligneuse (NPP_{Stem}) par années pour les parcelles en savanes*

La production épigée du tronc (*NPP_{Stem}*) dont les diamètres étaient ø ≥ 10 cm (LF) et ø ≥ 5 cm (LUS, LIBS et LBS) a été mesurée pendant une période de 3 ans (2018 à 2020). Nous avons ainsi évalué une production moyenne de 1,93 ± 0,27 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ dans la placette forestière (LF1) plus importante que dans les parcelles situées en savanes. Dans la savane non brûlée (LUS2), la NPP_{Stem} était de 0.49 ± 0.07 MgC $ha^{-1}an^{-1}$, de 0.02 ± 0.01 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour la savane peu brûlée (LISB), et dans les savanes fréquemment brûlées (LSB1 et LSB2), elles étaient respectivement de 0.001 ± 0.0 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ (LBS1) et de 0.05 ± 0.00 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ (LBS4) (*Tableau 4.2, Figure 4.7*). Les résultats ont également montré un écart considérable de la NPP_{Stem} entre LUS2 et les savanes peu (LIBS1) et fréquemment brûlées (LBS1 et LBS4), de façon beaucoup plus nette à ce qui a été observé pour la biomasse sur pied.

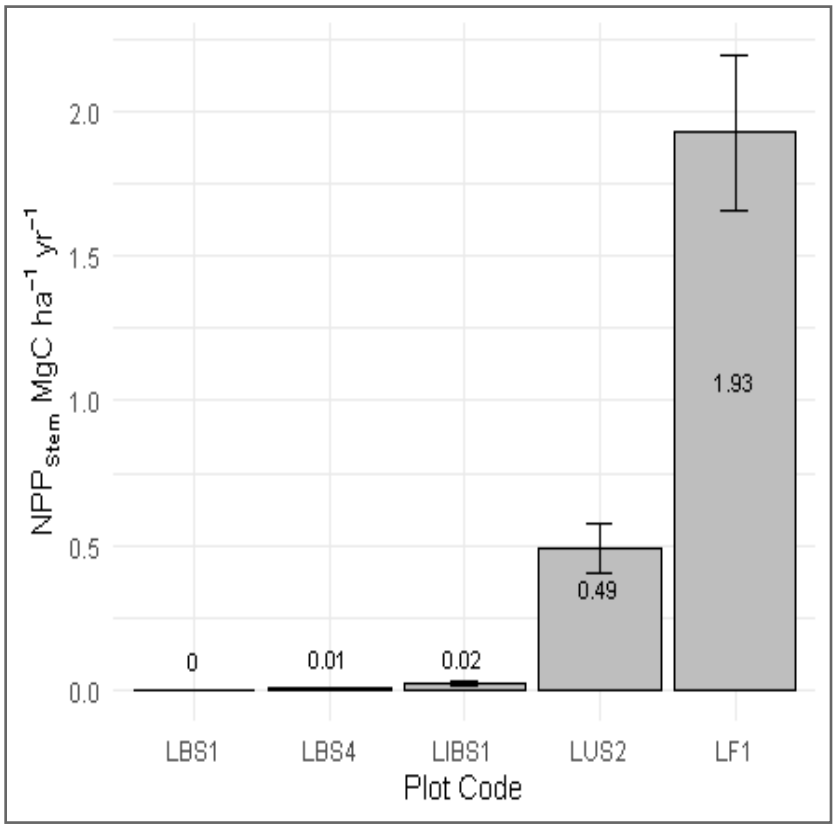

Figure 4.7 *: NPP_{Stem} par parcelle*

3.2.2. Production de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$) par parcelle

L'estimation globale de la production primaire nette de la litière le long du gradient forêt-savane a montré une courbe croissante entre les savanes fréquemment brûlées et les forêts, avec des valeurs de $NPP_{Litterfall}$ nettement plus importantes en forêt qu'en savanes. Nous avons calculé la production totale moyenne pour chaque parcelle et avons obtenu les résultats suivants : 3.64 ± 0.11 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en forêt (LF1), 2.54 ± 0.11 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour LUS2 et 0.65 ± 0.04 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour la savane peu brûlée (LISB). Les deux parcelles de savane fréquemment brûlées ont enregistré une valeur moyenne très faible de 0.08 ± 0.02 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ (*Tableau 4.2, Figure 4.8*). Ces résultats ont mis en évidence la différence dans la $NPP_{Litterfall}$ entre les habitats du gradient. Aussi, il a été observé qu'en dehors des savanes fréquemment brûlées, les valeurs de la $NPP_{Litterfall}$ suivaient une courbe de saisonnalité assez bien marquée, avec deux pics de croissance enregistrés entre février-mars et octobre-novembre correspondant aux saisons pluvieuses (*Figure 4.9*).

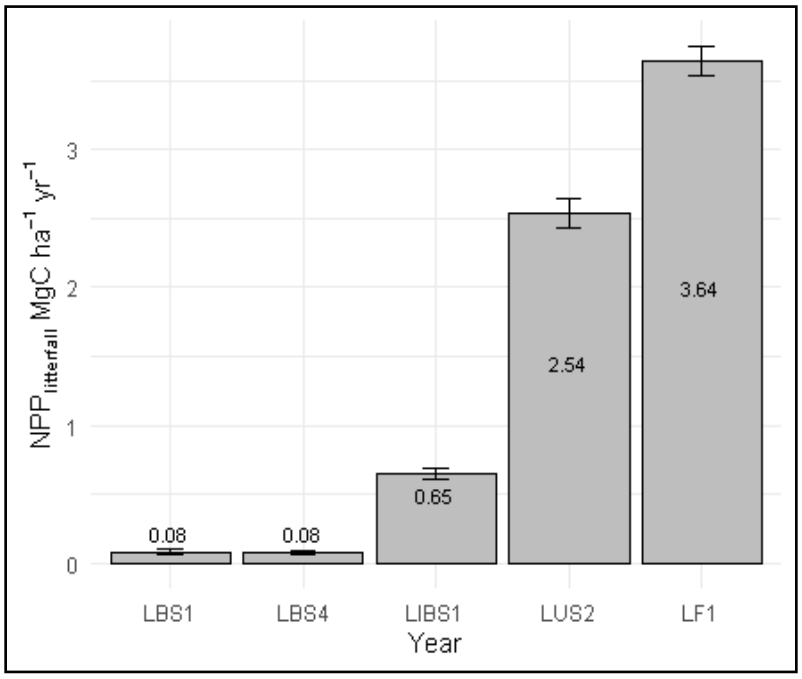

Figure 4.8 *: $NPP_{Litterfall}$ par parcelles*

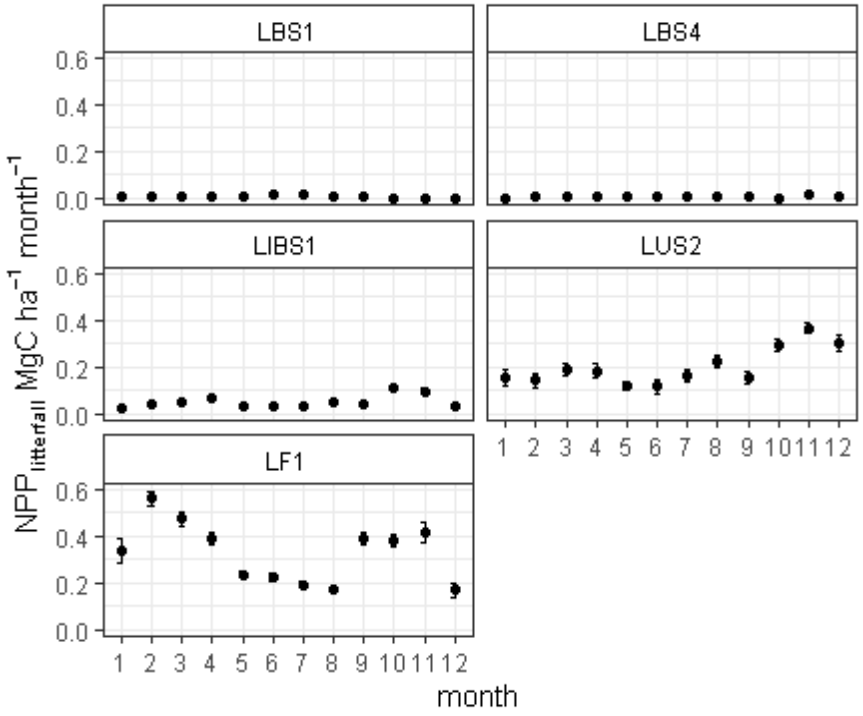

Figure 4.9 *: Production de litière ($NPP_{Litterfall}$) par mois*

Les résultats ont également montré que la litière dans les savanes fréquemment et peu brûlées, était essentiellement composée de feuilles mortes, alors que dans la savane non brûlée (LUS2) et forêt (LF1), les autres composantes de la litière étaient relativement présentes et identifiées (fruits, graines, petites branches et des composantes non identifiés). En forêt, La PPN totale de la litière était de 2,51 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ et représentait une proportion de 84 % de feuilles mortes, 10 % pour les brindilles et 6 % pour les composantes non identifiées (*Figures 4.10 et 4.11*). La PPN des feuilles mortes dans LUS2 était assez proche de celle de la forêt avec une valeur de 2.21 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour un taux d'allocation de 87 % de feuilles mortes et 13 % de brindilles (*Figures 4.10 et 4.11*).

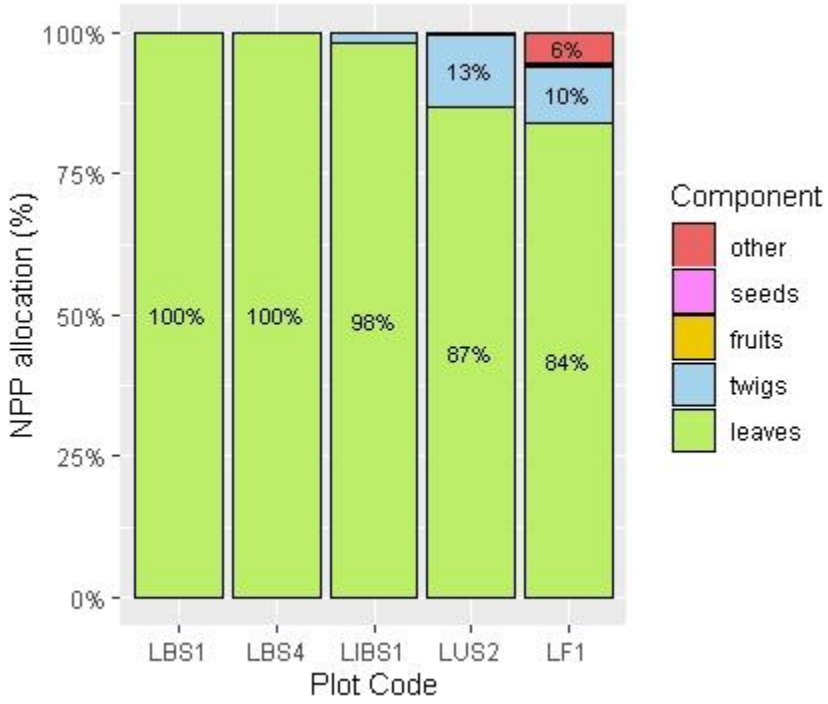

Figure 4.10 *: Proportions des composantes de la NPP de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$) : feuille (leaves); brindilles (twigs); fruits; seeds (graines) et autres (others)*

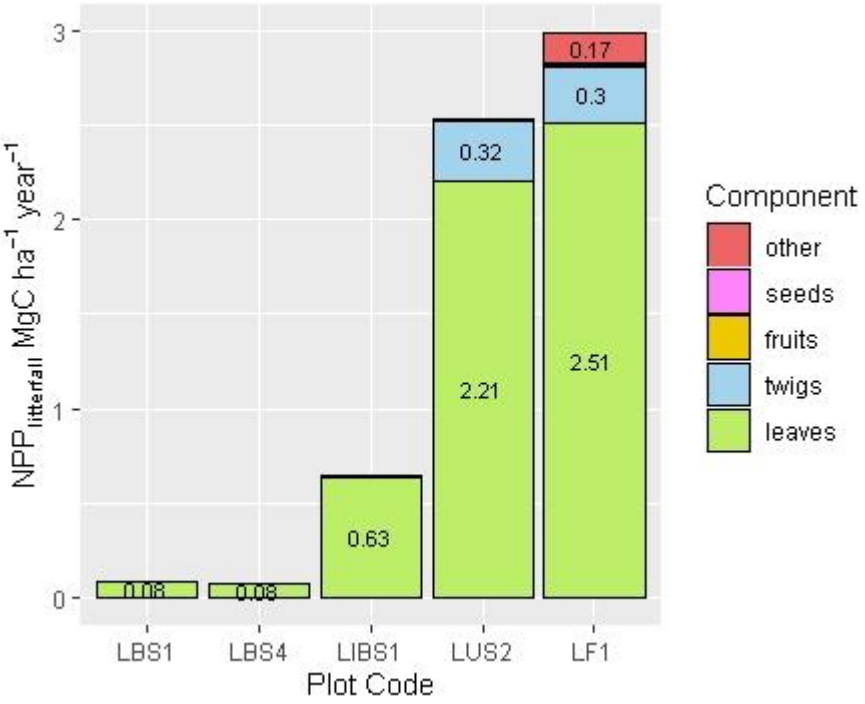

Figure 4.11 *: Valeurs des composantes de la NPP de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$) : feuille (leaves) ; brindilles (twigs) ; fruits ; seeds (graines) et autres (others)*

3.2.3. Biomasse, NPP herbacée et perte de la production par les herbivores

En excluant l'effet des herbivores, les résultats ont montré une augmentation progressive de la biomasse herbacée le long du gradient de végétation forêt-savane (rappelons que celle-ci a été mesurée sur pied après 12 mois de croissance et avec exclusion totale du feu pendant toute la durée de l'expérience). Elle variait de 0 Mg C ha^{-1} pour la parcelle de forêt (LF1) à 1,65 Mg C ha^{-1} dans les savanes fréquemment brûlées LBS1 et LBS4 (*Figure 4.12)*. Les savanes non et rarement brûlées, en phase intermédiaire, avaient respectivement 0.48 ± 0.65 Mg C ha^{-1} et 0.70 ± 0.82 Mg C ha^{-1}.

La NPP a également suivit la même tendance que celle de la biomasse (mesurée à partir de la première collecte). La production était nettement plus importante dans les parcelles de savanes avec une valeur moyenne de 1.6 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ (LBS1 et LBS4) contre 0 Mg C $ha^{-1}an^{-1}$ en forêt (LF1). Ces valeurs étaient, en revanche plus faibles dans les savanes peu brûlées (LIBS1) et non brûlées (LUS2) représentant respectivement 0.59 et 0.74 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ de NPP (*Figure 4.13*).

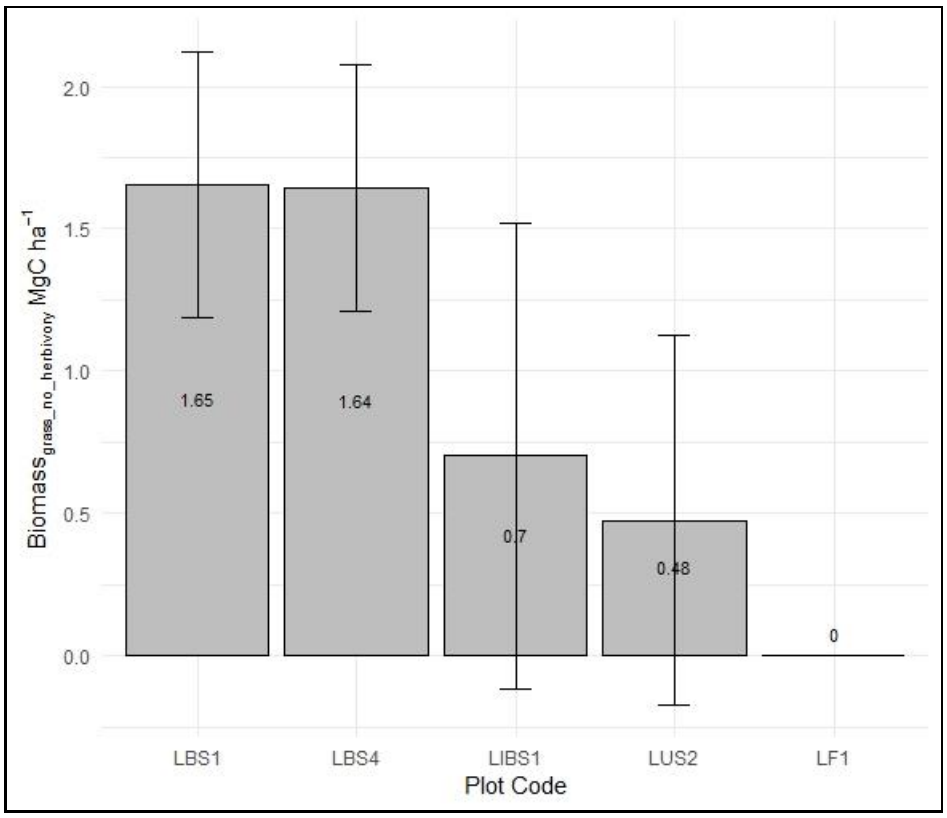

Figure 4.12 *: Biomasse de l'herbe sur pied après 12 mois à travers le gradient (avec exclusion des herbivores) après 12 mois de croissance (la biomasse de l'herbe en forêt est supposée nulle)*

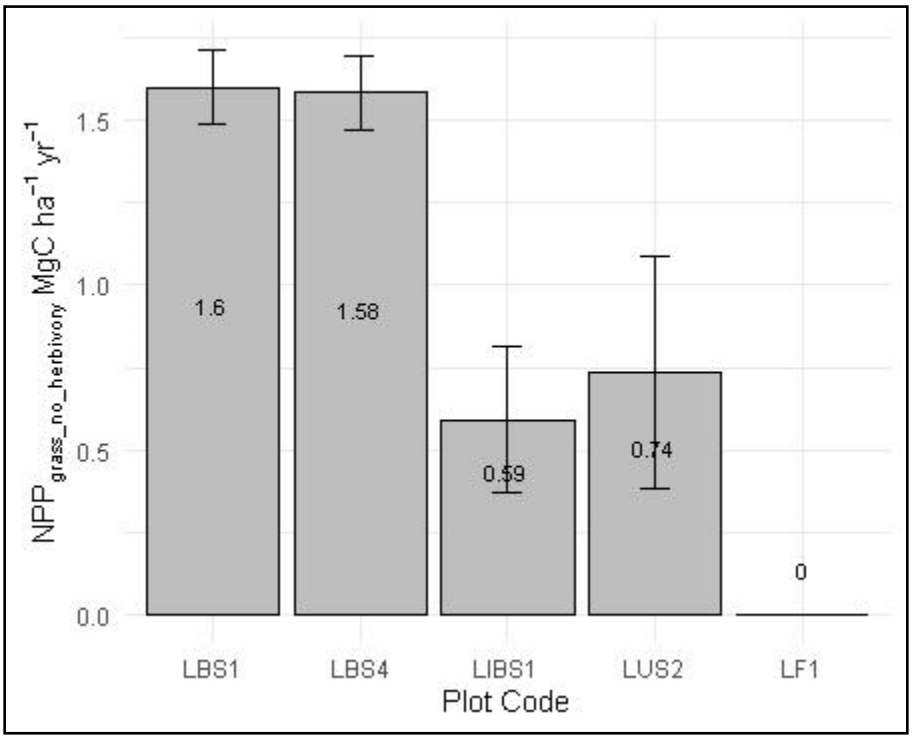

Figure 4.13 *: Production cumulée de l'herbe sur pieds (avec exclusion des herbivores) pour 12 mois de croissance (la NPP de l'herbe en forêt est supposée nulle)*

La *figure 4.14* permet de voir le taux de croissance de la NPP_{Grass} en fonction de la saisonnalité. Nous avons constaté que le taux de croissance dans les savanes fréquemment brûlées était quasiment le même pendant toute l'année mais avec une légère hausse dans les quadrats excluant les herbivores. En revanche, les quadrats exposés aux herbivores présentaient une baisse significative de la production qui était beaucoup plus marquée entre juin et octobre. Cette forte baisse a également été observée dans les savanes peu et non brûlées, même si leur croissance diminuait globalement de la première séquence de collecte vers la dernière (*Figure 4.14*).

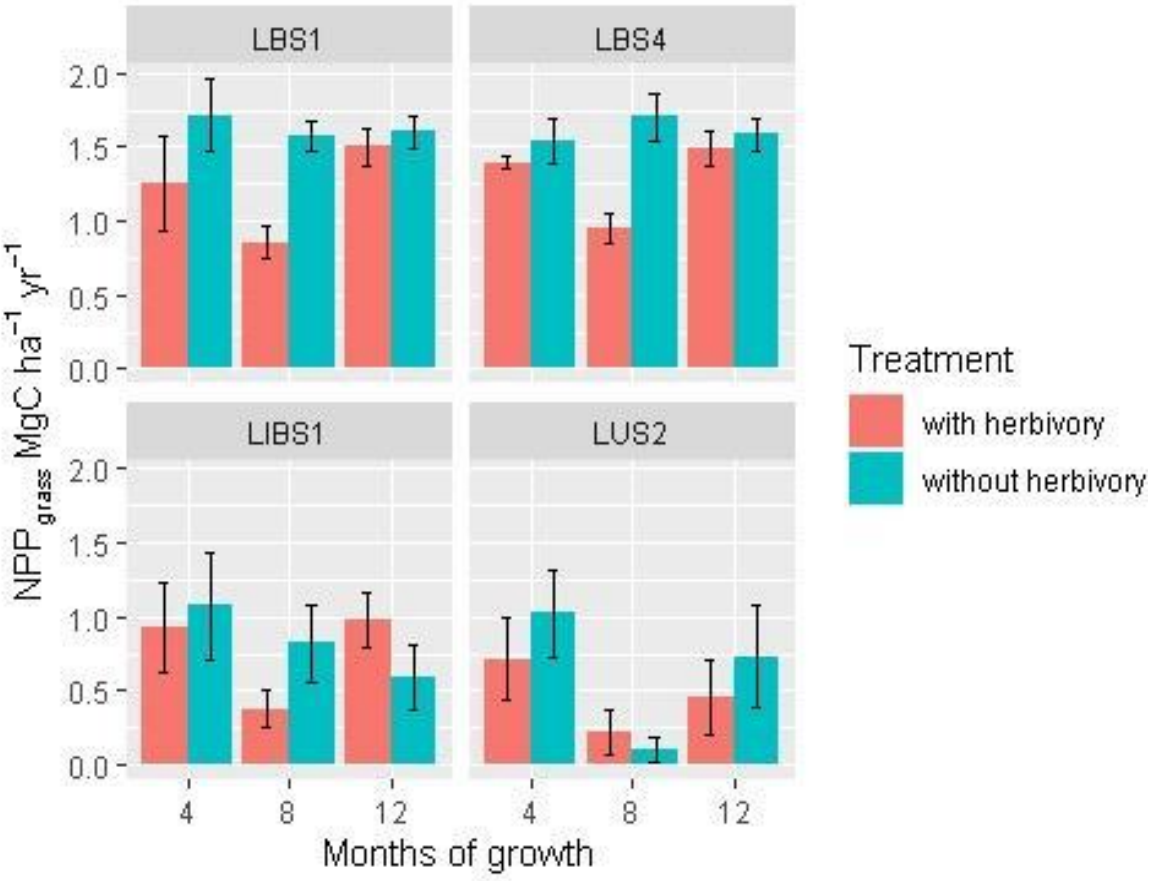

Figure 4.14 *: Production de l'herbe sur pieds (NNP_{Grass}) avec et sans herbivores par périodes de croissance et par habitats le long du gradient*

3.2.4. Production de racines fines ($NPP_{Fineroots}$)

Les racines fines représentent une partie de la composante souterraine de la production primaire nette (PPN_{BG}). A noter qu'en savanes, l'ensemble des racines fines mesurées comprenait les racines d'origine ligneuse et herbacée car n'ayant pas pu les séparer. Les résultats montrent que leur production augmente le long du gradient forêt-savane entre les savanes fréquemment brûlées et les forêts matures. Les valeurs calculées par parcelle avaient donné une production totale de 2.10 ± 0.16 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour les forêts ; 1.71 ± 0.18 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour les savanes non brûlées ; 0.93 ± 0.12 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en savanes peu brûlées et une valeur de 0.77 ± 0.10 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ pour les savanes fréquemment brûlées (*Figure 4.15*), soit une baisse liée à la fréquence des feux. Même si la saisonnalité ne ressortait pas clairement dans l'ensemble des quatre habitats, à l'exemple des savanes fréquemment brûlées (LBS1 et LBS4), elle semblait en revanche être bien

marquée dans les savanes LUS2 et LISB1 où la fréquence de collecte (3 mois) était relativement bien suivie par rapport à celle de la forêt. La courbe de saisonnalité de la $NPP_{Fineroots}$ était relativement similaire à celle de la $NPP_{Litterfall}$ et montrait un investissement plus élevé dans les mois de février et novembre, même si cela ne semble pas être aussi bien marqué sur le mois de novembre correspondants aux saisons pluvieuses (*Figure 4.16*).

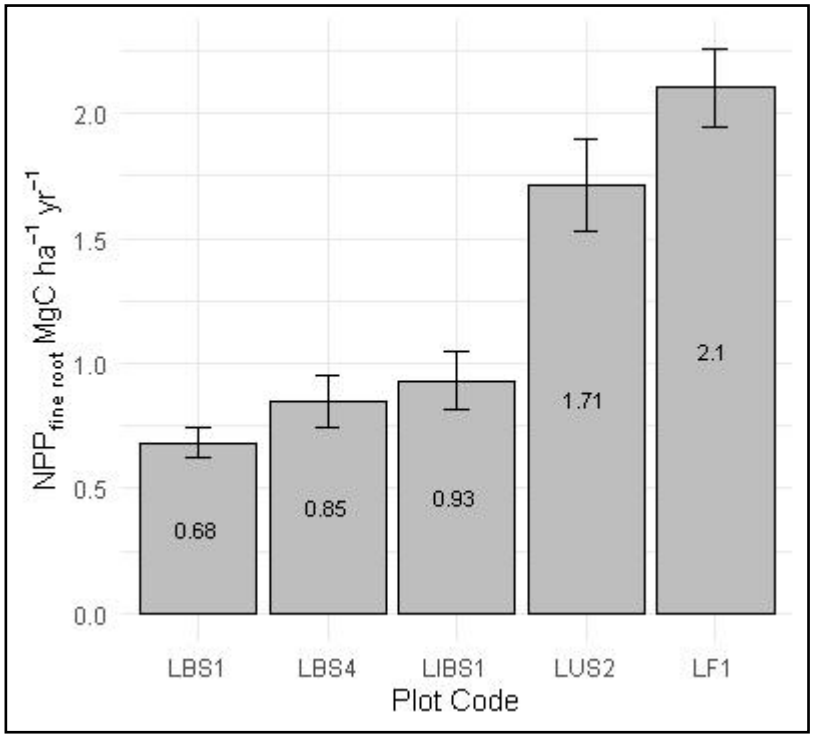

Figure 4.15 *: Production des racines fines ($NPP_{Fineroots}$) par parcelle*

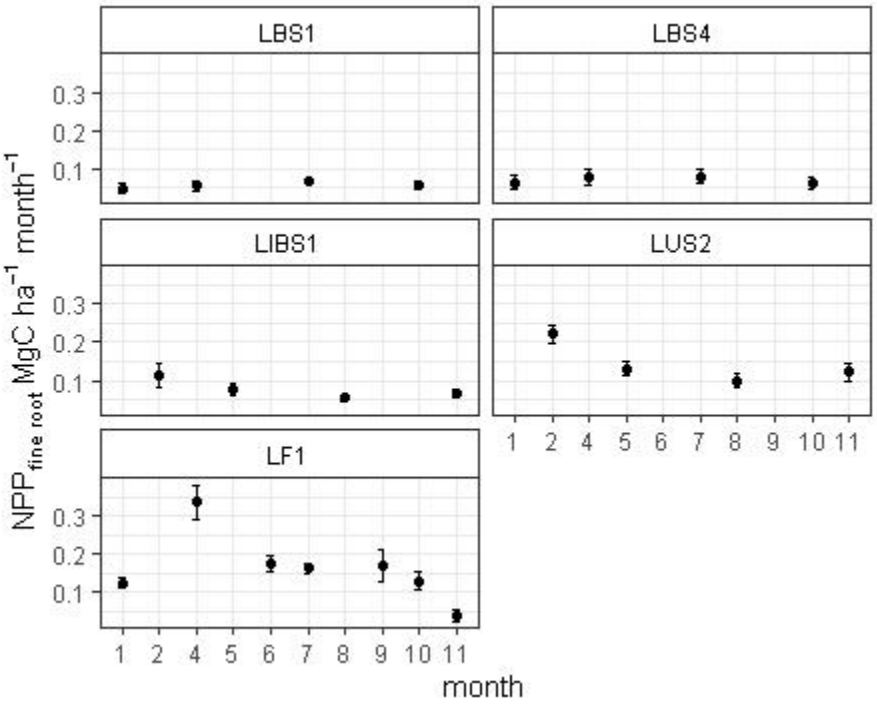

Figure 4.16 *: Production des racines fines ($NPP_{Fineroots}$) par mois*

3.2.5. Production de grosses racines ($NPP_{Coarseroots}$)

Compte tenu de la difficulté à mesurer directement la production des grosses racines ($NPP_{Coarseroots}$) par excavation (J. C. Menaut & Cesar, 1979; Mordelet & Menaut, 1995), une méthode de calcul développée par Mokany et al., (2006) permet de l'estimer. Il s'agit d'une méthode basée sur une constante appelée root/shoot ratio, définie comme étant le rapport entre la biomasse de grosses racines et la biomasse aérienne. Cette méthode permet d'estimer la biomasse hypogée et les stocks de Carbone en multipliant la biomasse épigée par ce ratio. Cette constante est de l'ordre de 0,235 ± 0,011 dans les forêts tropicales humides et de 0,642 ± 0,111 en savanes (Mokany et al., 2006). Les valeurs moyennes de la biomasse des racines grossières calculées variaient ainsi entre 47,14 ± 4,27 MgC ha^{-1} pour les forêts et environ 0,13 ± 0,00 MgC ha^{-1} pour les savanes fréquemment brûlées (*Tableau 4.2*). Les savanes non brûlées et peu brûlées étaient respectivement estimées à 5,71 ± 0,15 MgC ha^{-1} et 0,27 ± 0,01 MgC ha^{-1}. Ces valeurs étaient bien sûres directement proportionnelles et reflétaient directement les variations de la NPP_{Stem} entre les habitats. Concernant la NPP, les valeurs suivantes ont été déduites : 1,33 ± 0,06 MgC $ha^{-1}an^{-1}$; 1,95 ± 0,02 MgC $ha^{-1}an^{-1}$; 0,24 ± 0,00 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ et 0,055 ± 0,0 MgC $ha^{-1}an^{-1}$

^{1} respectivement pour la forêt, la savane brûlée, la savane peu brûlée et la savane fréquemment brûlée.

3.3. Production primaire nette combinée

3.3.1. Moyenne annuelle des composantes majeures de la production primaire

Les résultats de l'étude ont révélé une tendance croissante de la NPP_{Totale} le long du gradient sur les quatre classes d'habitats LBS, LIBS1, LUS2 et LF1, avec des teneurs en carbone respectives de 2,44 MgC $ha^{-1}an^{-1}$, 2.58 MgC $ha^{-1}an^{-1}$, 5.60 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ et 8.25 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ (*Tableau 4.2*). La production s'était révélée plus importante dans la forêt mature (LF1) qu'en savanes fréquemment brûlées (LBS1 et LBS4). Cependant, les parcelles LIBS1 et LUS2 étaient positionnées en phase intermédiaire comprise entre LBS et LF. On peut observer une structure de la végétation de LIBS1 beaucoup plus proche de celle de LBS, alors que celle de LUS2 l'est à celle de LF1 (*Figure 4.17*).

Nous avons également analysé la contribution des différentes composantes ligneuses et herbacées, qui constituent la NPP_{Total} dans les quatre classes d'habitats à partir d'un histogramme empilé *(Figure 4.19)*. Le graphique a montré une divergence dans la croissance de la NPP aérienne (NPP_{Stem}, $NPP_{Litterfall}$, NPP_{Grass}) entre les deux composantes (ligneuse et herbacée) sur les quatre habitats. Plus la couverture ligneuse était importante, plus les valeurs de la NPP des composantes ligneuses augmentaient alors que la NPP_{Grass} diminuait (*Figure 4.17*). La production des graminées (NPP_{Grass}), en revanche augmentait avec la fréquence des feux entre les parcelles de forêt (0 MgC $ha^{-1}an^{-1}$) et les savanes fréquemment brûlées avec une valeur moyenne de 1.6 ± 0.12 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ (*Figure 4.17*). Les résultats ont également fait apparaître deux sauts de croissance de la NPP dans les composantes ligneuses. Le premier, marqué par une croissance brusque de la production de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$), intervient à partir des savanes rarement brûlées (LIBS). Le second correspond à une forte hausse de la production de bois grossier (NPP_{Stem}). Elle intervient à partir des savanes non brûlées (LUS), et se poursuit jusqu'au système forestier (*Figure 4.17*).

Les racines fines suivent la même tendance que les composantes ligneuses, ce qui se traduit par une augmentation de la production le long du gradient de transition forêt-savane. Il faut cependant rappeler la contribution de la composante racinaire herbacée (non séparée) dans la NPP_{Total} de l'ensemble des racines fines qui contribue aux racines fines des parcelles de savane.

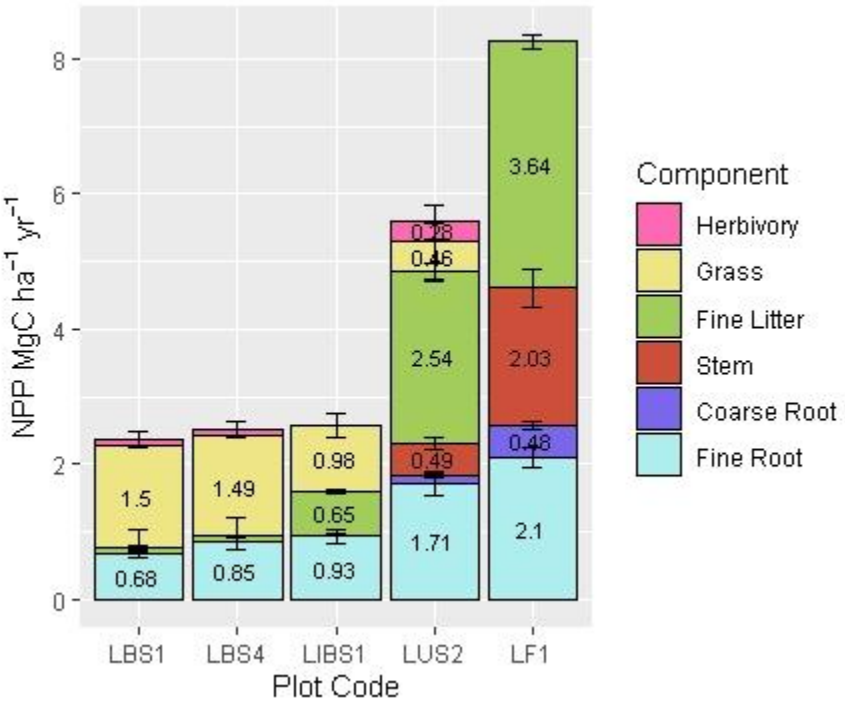

Figure 4.17 *: NPP des différentes composantes aériennes (Fine litter, stem, grass et herbivory) et souterraines (Fine roots et coarse roots).*

3.3.2. Taux de production primaire nette totale par composante

Nous avons utilisé deux approches pour analyser le taux d'allocation du carbone dans les composantes majeures de la NPP le long du gradient.

Dans un premier temps, nous avons inclus la composante herbacée dans l'analyse. Les résultats illustrés dans les histogrammes empilés ont montré une faible variation de l'allocation du carbone dans les composantes souterraines (NPP_{BG}) sur l'ensemble des quatre habitats positionnés sur le gradient (*Figure 4.18*). La valeur moyenne était estimée à 31 % de la NPP_{Total} dans l'ensemble des quatre habitats, contre 69 % en moyenne pour la composante aérienne (NPP_{AG}). Cependant, le partitionnement des composantes aériennes (canopée, ligneuse et herbacée) a révélé une variation de l'allocation beaucoup plus marquée sur les quatre habitats (*Figure 4.18*). Comme souligné précédemment, les deux points de basculement, marqués par les phases de croissance fortes de la litière fine puis du bois, ont également été bien mis en évidence, respectivement aux niveaux de LIBS et de LUS (*Figure 4.18*). Dans les parcelles LF1 et LUS2, près de la moitié de la NPP_{Total} correspondait à la production de la litière fine ($NPP_{Litterfall}$), soit

respectivement 44 et 45 %. La NPP_{Stem} représentait 25 % dans la parcelle LF1 contre 9 % pour LUS2 qui avait également une contribution de 13 % de la NPP_{Grass} (*Figure 4.18*). Cependant, dans les parcelles peu et fréquemment brûlées (LIBS et LBS), la fraction de la NPP ligneuse diminuait considérablement avec l'augmentation de la fréquence des feux, au bénéfice de la production de la NPP herbacée (*Figures 4.18*).

La deuxième approche est basée sur le rapport entre la composante ligneuse (NPP_{Stem}) et la composante foliaire ($NPP_{Litterfall}$) qui ont directement été mesurées, contrairement aux racines grossières ($NPP_{Coarseroots}$) qui sont estimées à 23.5 % de la NPP ligneuse aérienne (NPP_{AG}). L'analyse a déterminé un indice de croissance ($\mathbf{R}_{Stem/Litterfall}$) qui exprime le comportement des deux composantes le long du gradient de végétation. Les résultats ont montré une courbe de tendance croissante entre les savanes fréquemment brûlées (LBS) et la forêt (LF) avec des valeurs respectives de R=0.01 et R=0.56. Cette courbe permet de mettre en évidence l'augmentation progressive du taux d'allocation du carbone dans la litière fine entre les savanes annuellement brûlées et la forêt. (*Figure 4.19*).

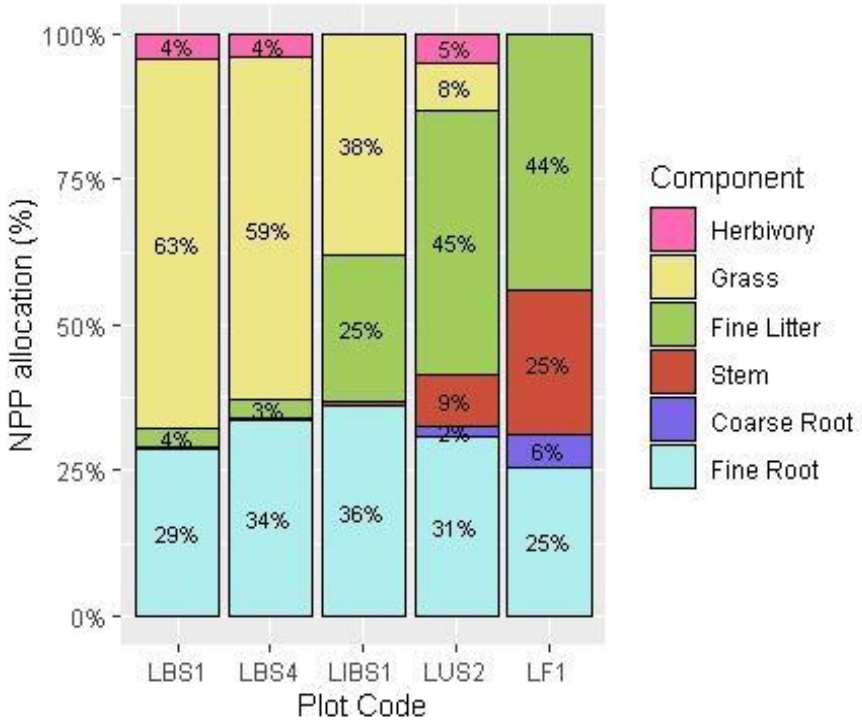

Figure 4.18 *: Proportion des composantes aériennes (NPP_{AG}) et souterraines (NPP_{BG}) par niveaux : $NPP_{Litterfall}$; Ligneux (NPP_{Stem}) ; Herbe (NPP_{Grass} + $NPP_{Herbivory}$) ; Racines ($NPP_{Fineroots}$ + $NPP_{Coarseroots}$)*

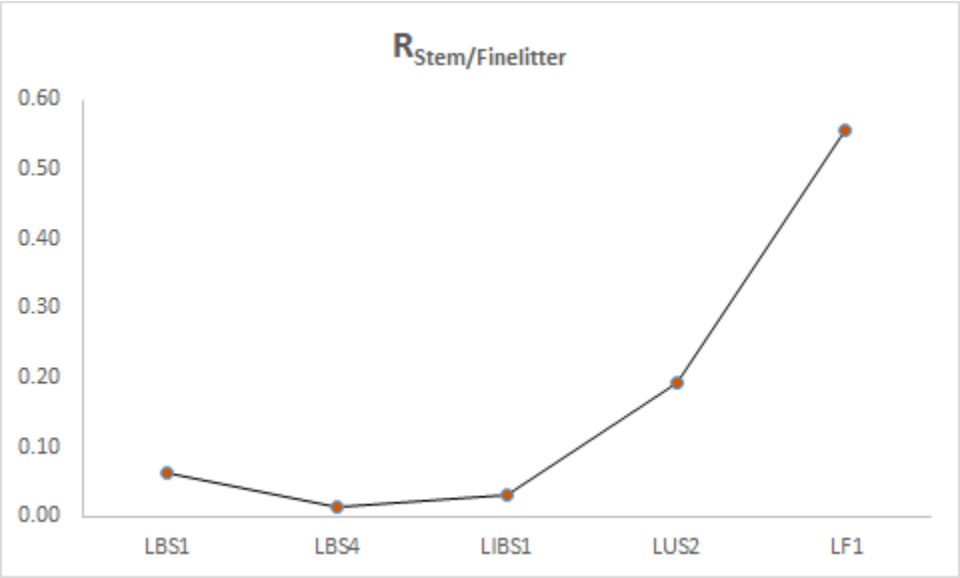

Figure 4.19 *: Courbe représentant le rapport entre la NPP_{Stem} et la $NPP_{Finelitter}$*

3.3.3. Relation entre biomasse et production herbacée en fonction de la biomasse ligneuse le long du gradient

Les résultats ont montré que la production annuelle des graminées variait entre 0 et 1.65 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ à travers le gradient forêt-savane. Elle augmente progressivement entre la forêt et les savanes fréquemment brûlées, ce qui représente 0 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en forêt (LF1), 0.48 ± 0.65 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en savane non-brûlé (LUS2), 0.70 ± 0.82 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en savane peu brûle (LIBS) et 1.65 ± 07.4 MgC $ha^{-1}an^{-1}$ en savane fréquemment brûlée (LBS1 et LBS4) (*Tableau 4.2*). La biomasse ligneuse, en revanche, évolue dans le sens contraire de celle des herbacés. Elle augmente de façon considérable avec la réduction des feux, soit 0.15 MgC ha^{-1}, 0.52 MgC ha^{-1}, 11 MgC ha^{-1} et 247.7 MgC ha^{-1}, respectivement pour les sites LBS, LIBS, LUS et LF1 (*Tableau 4.2*). Cette divergence de croissance de la biomasse et de la NPP observée entre les composantes ligneuses et herbacées n'est presque pas perceptible jusqu'au stade LUS, où les feux ont été supprimés depuis plus de 23 ans (*Figures 4.20 et 4.21*). Les deux composantes présentent un taux de croissance similaire même si on perçoit une NPP herbacée plus importante que la NPP ligneuse jusqu'au stade LIBS défini par une baisse de fréquence des feux (*Figure 4.21*).

Les analyses ont révélé des corrélations négatives entre les composantes ligneuses aériennes (litière fine et ligneux grossiers) et les composantes herbacées (*Figure 4.20*).

Cependant, les données ont montré que la corrélation négative était beaucoup plus forte entre la biomasse herbacée et la litière fine (r = - 0.92), alors qu'elle l'était moins entre la biomasse herbacée et le bois grossier (r = - 0.79). Il y avait peu de différence dans les biomasses sur pieds entre les savanes fréquemment brûlées (LBS) et les savanes rarement brûlées (LIBS), alors que les différences fortes apparaissaient avec la parcelle non brûlée (LUS) et s'amplifiaient de plus en plus dans la parcelle de forêt (LF1, *Figure 4.20*). D'autre part, les deux courbes de la NPP ligneuse et herbacée se croisent entre les parcelles fréquemment brûlées (LBS) et la parcelle rarement brûlée (LIBS), à un niveau de biomasse ligneuse relativement faible < 1 Mg C ha^{-1} (*Figure 4.21*). C'est aussi entre ces deux types d'habitat que la chute de NPP herbacée en fonction de la biomasse ligneuse est la plus forte, et plus généralement, que toutes les courbes de NPP changent de pente par rapport au logarithme de la biomasse ligneuse sur pied. Les pentes de ces courbes restent relativement stables pour l'ensemble des biomasses ligneuses plus élevées. Celle de la NPP totale garde une pente forte en lien direct avec la croissance de la NPP des ligneux (*Figure 4.21*).

Les résultats montrent que la fréquence des feux appliqués au stade LIBS1 suffit encore à contenir la biomasse ligneuse à un niveau très faible, en dépit d'un quasi doublement de la NPP_{Stem} (concomitant à une chute du même ordre de la NPP_{Grass}), tout au moins pour la durée observée (23 ans minimum). Le stade LUS2 annonce le point de divergence dans la production des deux composantes, marqué par une augmentation quasi exponentielle de la biomasse et de la NPP des composantes ligneuses, contre une baisse de la production des composantes herbacées (*Figures 4.20 et 4.21)*

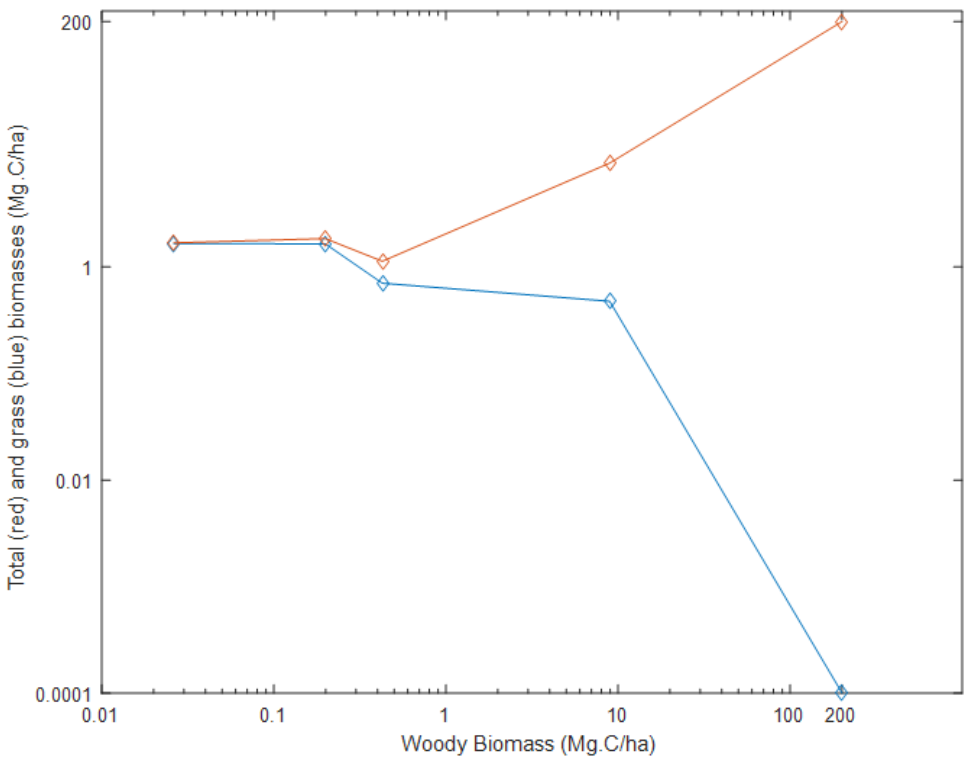

Figure 4.20 *: Relation entre la biomasse herbacée et totale en fonction de la biomasse ligneuse à travers le gradient forêt-savane*

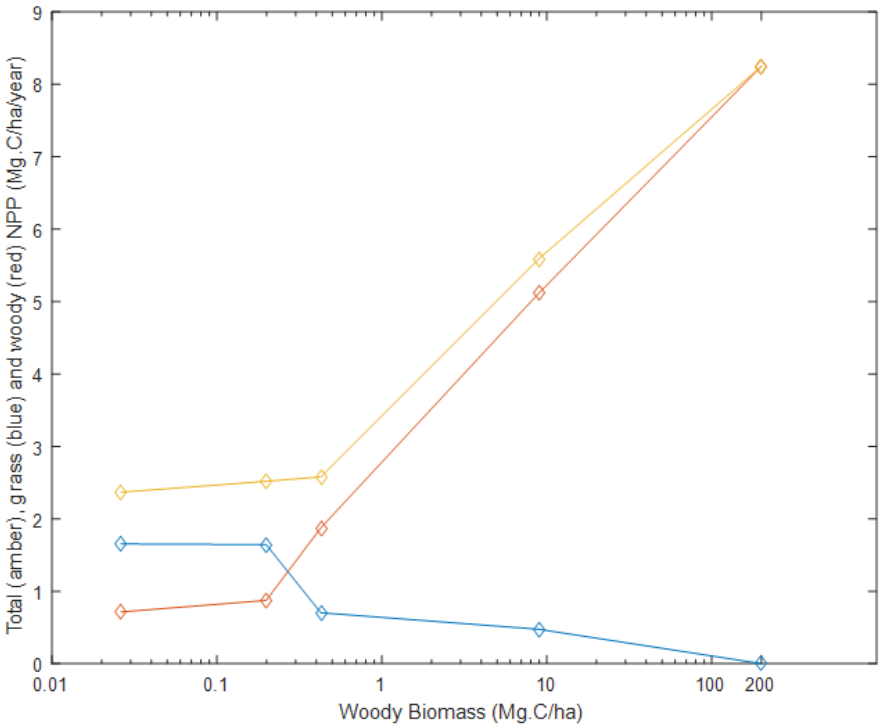

Figure 4.21 *: Relation entre la NPP herbacée et totale en fonction de la biomasse ligneuse à travers le gradient forêt-savane*

4. DISCUSSIONS

Cette étude a collecté un ensemble de données qui nous a permis d'évaluer la répartition du stock et de la production (NPP) de carbone dans les différentes composantes de la végétation, à travers les quatre classes d'habitats (LBS, LIBS, LUS et LF). Les résultats obtenus nous aident également à mieux comprendre le rôle du feu dans le processus de colonisation des savanes par les ligneux. Cependant, certaines composantes de la NPP tels que la $NPP_{Branchturnover}$, la NPP_{VOC} ou l'exsudat, n'ayant pas pu être mesurées comme le recommande le protocole GEM, cela a entraîné une sous-estimation du stock de carbone dans les sites, nous empêchant ainsi de pouvoir comparer nos résultats directement et rigoureusement avec ceux des autres sites d'études.

4.1. Comment la biomasse et la NPP des composantes ligneuses et herbacées varient-elles entre les différents habitats d'un gradient forêt-savane ?

L'étude a révélé une variation globale, aussi bien pour la biomasse totale (ligneuse et herbacée) que pour la production primaire nette totale (NPP_{Total}) à travers les différents habitats

positionnés le long du gradient de végétation forêt-savane (*Tableau 4.2*). La même tendance a également été observée pour l'ensemble des composantes de la NPP_{Total} qu'elles soient aériennes ou souterraines (*Figure 4.17*).

Les analyses ont montré que la biomasse totale varie entre 0.25 Mg C ha^{-1} et 247.74 Mg C ha^{-1}, respectivement dans les savanes fréquemment brûlées (LBS) et la forêt mature (LF1). La NPP_{Grass} augmente progressivement avec la fréquence des feux accompagnée d'une baisse de la NPP ligneuse dans les placettes LBS et LIBS. Inversement, la NPP des ligneux augmente avec la densité des ligneux pour une baisse de la NPP_{Grass} dans les parcelles LUS2 et LF1 (*Tableau 4.2, Figures 4.7 ; 4.8 et 4.19*). Ces résultats étaient attendus dans un contexte de transition forêt-savane. En effet, la croissance progressive du stock de carbone dans les ligneux correspond à l'augmentation de la densité du couvert et de la taille des ligneux le long du gradient. Ces résultats reflètent les conclusions des études antérieures selon lesquelles la biomasse d'un écosystème augmente avec le couvert forestier (Clark & Kellner, 2012; Molto et al., 2013). Cependant, la réduction ou la suppression des graminées est généralement conditionnée par la couverture de la canopée. Il existe un seuil de l'indice de surface foliaire (LAI) pour lequel cette couverture commence à être suffisamment dense pour ombrager les graminées, et entraîner leur suppression progressive (Cardoso et al., 2018; Hoffmann et al., 2012). Ce seuil est estimé à 1.5 (Charles-Dominique et al., 2018).

Les différences de la production observées entre les physionomies à prédominance ligneuse et herbacée pourraient également résulter de la différence de disponibilité et d'efficacité d'utilisation des éléments nutritifs du sol (Reich et al., 2001). C'est plus particulièrement le cas de l'azote (N) pour lequel l'augmentation de la fréquence des incendies peut réduire le taux net de minéralisation dans le sol (Blair, 1997; Turner et al., 1997). Ces tendances ont été confirmées par des mesures des caractéristiques du sol sur le terrain dans le *chapitre 3*. Les résultats ont montré que la teneur diminuait progressivement avec la fréquence des feux entre la forêt (LF1) et les savanes brûlées (LBS et LIBS). Les données ont montré une décroissance de l'azote (N) de 3.0 à 0.9 $g.kg^{-1}$ le long du gradient allant de la forêt vers les savanes fréquemment brûlées. Le phosphore (P) est passé de 198.3 à 64.8 $g.kg^{-1}$ alors que le carbone organique (C.org) a baissé de

63.7 à 21.1 g.kg^{-1}. Une relation étroite entre l'azote, le feu et le couvert ligneux est relativement évidente.

La NPP ligneuse le long du gradient forêt-savane a montré une tendance quasi similaire à celle de la biomasse ligneuse avec une croissance entre les savanes fréquemment brûlées (2.45 Mg C ha^{-1}an^{-1}) et la forêt mature (8.25 Mg C ha^{-1}an^{-1}) (*Figure 4.17, Tableau 4.2*). Ces résultats ont révélé que la NPP ligneuse était étroitement liée, non seulement à la biomasse de l'écosystème, comme le souligne une étude qui suggère que la NPP ligneuse serait généralement liée à l'âge du peuplement et la densité de la biomasse d'un écosystème (Michaletz et al., 2014), mais également à la disponibilité des éléments nutritifs dans le sol (N, P ou C.org) qui augmentent également avec le couvert ligneux (Reich et al., 2001). En effet, Mordelet, (1993) a révélé l'existence d'une relation étroite entre le carbone organique (C.org), l'azote total (N) et la production des ligneux. Les conclusions de ces travaux ont montré une corrélation entre le couvert forestier et l'apport en N et en C.org dans le sol, au détriment de la composante herbacée. La NPP des graminées en revanche, augmente avec la fréquence des feux qui a un effet négatif sur le cycle de minéralisation de l'azote, et donc sur la production du couvert forestier. La production et le taux de N seront ainsi négativement liés à la fréquence des incendies et positivement liés à l'augmentation du couvert ligneux (Reich et al., 2001).

Les variations de la NPP des deux composantes végétales ligneuses et herbacées le long du gradient forêt-savane suivent un schéma de compétition asymétrique (au sens des schémas conceptuels de House et al., 2003). La compétition prédomine sur la facilitation compte tenu d'un climat suffisamment humide, conformément aux résultats de Mordelet & Menaut, (1995). L'asymétrie exprimant la différence de stature entre les deux types de végétaux est indirectement compensée par le feu (Tilman, 1994) : plus la fréquence du feu sera faible, plus les systèmes seront dominés par des ligneux, favorisant l'apparition de nouvelles espèces ligneuses pionnières des forêts (Charles-Dominique et al., 2016) et capables de réduire la biomasse herbacée à un niveau suffisamment bas pour empêcher la propagation des feux et limiter leur intensité (Mordelet & Menaut, 1995; Tilman, 1994; Ukizintambara et al., 2007; L. J. T. White et al., 1995).

Mais il ressort, malgré la quasi similarité des caractéristiques environnementales des sites d'études de Lopé (Gabon) et de Lamto (Côte d'Ivoire), une différence relativement considérable

dans l'estimation de la production primaire annuelle cumulée de ces deux savanes tropicales humides. En effet, l'estimation de la NPP annuelle cumulée des savanes brûlées de Lamto présentent des résultats deux fois supérieures à celles des savanes de Lopé. La production primaire annuelle cumulée des savanes de Lamto est comprise entre 5.5 Mg C $ha^{-1}an^{-1}$ et 9.5 Mg C $ha^{-1}an^{-1}$ (Abbadie et al., 2006) alors que celle de Lopé est d'environ 2.50 Mg C $ha^{-1}an^{-1}$. Deux facteurs pourraient expliquer cette différence de production primaire nette entre ces deux zones d'études. Dans un premier temps, le feu pourrait être la première cause. Contrairement à l'étude réalisée dans les savanes de Lamto où les parcelles d'études ont été soumises aux brûlages pendant la durée de l'étude (Abbadie et al., 2006), celles de Lopé ont été épargnées du feu pendant toute la durée de l'expérience. Cela peut en partie, expliquer la faible production primaire dans les savanes de Lopé étant donné que le feu est considéré comme étant un des facteurs clés dans le fonctionnement des écosystèmes herbacés à travers son effet catalyseur sur la repousse des graminées (Ghebrehiwot et al., 2011). En effet le passage du feu favorise la production végétale en éliminant la matière végétale morte qui enrichit le sol en nutriments provenant des cendres et favorise par la suite sa repousse (Alvarado et al., 2014; Bond & Parr, 2010; Kwon et al., 2013). La différence dans les méthodes d'études utilisées a probablement affectée aussi l'estimation de la production primaire annuelle cumulée dans la zone d'étude de Lopé (*cf. chap.4, §2.2.1.3*; Abbadie et al., 2006).

Les résultats ont ensuite révélé deux basculements nets de la NPP des composantes ligneuses sur le gradient de végétation. Le premier intervient au niveau des savanes rarement brûlées (LIBS) avec une forte production foliaire, et le second sur les savanes non brûlées avec une production plus élevée du bois grossier. Ces observations marquent un changement progressif dans la répartition du stock de carbone dans les composantes ligneuses dont le processus est lié à la disponibilité et à la capacité d'utilisation des éléments nutritifs du sol (*Figure 4.19*), ainsi qu'à la possibilité et la nécessité pour des espèces forestières pionnières (par exemple *Aucoumea klaineana, Saccoglotis gabonensis ou Barteria fistulosa*) de développer des troncs et des morphologies arborées, au fur et à mesure que la compétition pour la lumière augmente. En comparaison, les espèces de savane (principalement *Crossopteryx febrifuga et Nauclea latifolia*) développent principalement une couronne proche du sol et un appareil foliaire.

4.2. Comment la NPP des différentes composantes varie-t-elle entre habitats le long du gradient forêt-savane en milieu tropical humide ?

Les résultats ont révélé une variation de l'allocation de la production dans les différentes composantes. Nous avons observé un taux d'allocation de la production racinaire (fine et grossière, NPP_{Roots}) quasi similaire dans l'ensemble des quatre parcelles. Il était évalué à 31 % de la NPP_{Total} et restait à chaque fois inférieur au taux de la composante aérienne (NPP_{AG}) qui était de l'ordre de 61 % (*Figure 18*). Cependant, nos estimations de la composante racinaire grossière se sont bornées à une proportion fixe de la composante ligneuse grossière épigée. La production de l'ensemble des composantes aériennes (canopée, bois grossier et graminées) était globalement plus importante aussi bien dans les parcelles LUS2 et LF1 que dans LBS et LIBS. La similarité du taux d'allocation de la composante souterraine observée entre les quatre types d'habitat (LBS, LIBS, LUS et LF) était plutôt inattendue au vu de la faible densité et du faible couvert ligneux dans les savanes brûlées (*Figures 4.2 et 4.18*). Ce résultat s'expliquerait par la prise en compte de la NPP des racines herbacées dans l'ensemble de la NPP totale de racines fines (racines fines ligneuses et herbacées confondues) dans les parcelles de savane. Ces résultats rejoignent les observations de Reich et al., (2001) qui ont révélé que la biomasse des racines fines pouvait parfois être plus importantes dans les communautés dominées par les graminées que dans celles dominées par les arbres, non pas à cause d'une plus grande NPP souterraine (NPP_{BG}), mais à cause du taux de renouvellement racinaire plus faible (Reich et al., 2001). Cependant, il reste assez difficile d'évaluer la contribution exacte des racines fines des graminées dans la NPP totale racinaire dans les savanes relativement arborées. Nous avons pu cependant, constater une forme de substitution progressive des racines fines herbacées par les ligneux qui maintient une fraction similaire de la NPP dans les racines fines tout au long du gradient (avec même un léger pic pour le stade intermédiaire LIBS1).

Pour la composante aérienne (NPP_{AG}), les résultats ont montré une variation du taux d'allocation du carbone dans les différentes composantes (Canopée, bois grossier et herbe) à travers les quatre habitats du gradient de végétation (*Figure 4.18*). Ce taux d'allocation était largement dominé par la production de la litière fine (feuilles mortes fruits, brindilles, graines et " *autres* " composantes) dans les parcelles à fort couvert ligneux LF1 (44 %) et LUS2 (45 %), alors

qu'il était dominé par la production herbacée dans les placettes LIBS (38 %) et LBS (61 %). Deux observations ont découlé de ces résultats. Dans un premier temps, la proportion de l'ensemble des composantes aériennes (graminée, litière fine et bois grossier) était globalement plus importante aussi bien dans les parcelles LUS2 et LF1 que dans LBS et LIBS. Cependant, les résultats ont montré une divergence des fractions de la NPP_{AG} entre les composantes ligneuses (bois grossier et litière fine) et herbacée (*Figure 4.18*) pour les raisons déjà évoquées dans la partie précédente.

Les résultats ont également révélé deux basculements nets dans l'allocation de la NPP entre les composantes ligneuses sur le gradient. Le premier intervenant au niveau des savanes peu brûlées, et voit le taux d'allocation de la litière fine passer brusquement de 3 à 25 %. Le second se manifeste au niveau des savanes non brûlées avec un taux d'allocation dans les bois grossiers qui passe rapidement de 1 à 9 % après 23 années de suppression totale du feu (*Figure 4.18)*. Ces observations marquent un changement progressif dans la stratégie d'allocation du carbone entre les composantes ligneuses pendant la phase de transition de la savane vers la forêt contrôlée par la baisse du régime de feu (*Tableau 4.2*).

En somme, il est mis en évidence ici, un ensemble de modèles empiriques de répartition du stock de carbone dans les différentes composantes ligneuses et herbacées, propre à chaque habitat dans un contexte de transition forêt-savane en milieu tropical humide. Ces modèles empiriques, en fonction de la fréquence de feux, ont été marqués par deux évènements majeurs dans la répartition du stock de carbone entre les composantes de la végétation : Le premier correspond à au basculement de la NPP_{AG} entre les composantes ligneuses (bois grossier et litière fine) et la composante herbacée (*Figure 4.18*). Le second a mis en évidence deux changements progressifs dans l'allocation du carbone entre les composantes ligneuses pendant la phase de transition de la savane vers la forêt (*Tableau 4.2*). Le premier intervient au stade LIBS où la $NPP_{Litterfall}$ bénéficie d'un taux de croissance très élevé, et le second est signalé au stade LUS et voit la NPP_{Stem} croître brusquement (*Figure 4.18*). Ces changements progressifs concourent au passage d'un système à dominance herbacée vers un système dominé par des ligneux.

4.3. Comment les feux anthropogéniques affectent-il la production et l'allocation du carbone dans un complexe dynamique de forêt-savane ?

La structure et la production de la savane sont le résultat d'interactions complexes et dynamiques entre le climat, les sols et les perturbations, notamment les feux, qu'ils soient naturels ou anthropogéniques (Abbadie et al., 2006). Nos données nous ont permis d'observer différents paliers de transformation dans la structure et le fonctionnement selon la durée de raréfaction et de suppression du feu dans les savanes. En effet, nous avons observé une différence très marquée entre les savanes fréquemment brûlées (LBS1 et LBS4), la savane peu brûlée (LIBS1) et les savanes non brûlées depuis au moins 23 ans (LUS2), et dont la structure de la végétation devenait plus proche de la forêt que des savanes brûlées (à ceci près que la biomasse ligneuse sur pied y restait encore relativement faible). Les incendies fréquents restreignent la croissance des arbres dans les savanes en limitant le recrutement de nouveaux individus à un taux inférieur au taux d'attribution des individus matures (Peterson & Reich, 2001), et contribuent à la domination des graminées intolérantes à l'ombre. Inversement, la suppression du feu permet au système arboré de s'installer et de se développer. Cela concorde avec les données collectées sur le terrain dans l'ensemble des sites à fréquence de feux variables. La savane non brûlée (LUS2) présentait une densité d'arbres nettement plus élevée (241 arbres/ha) contre 53.8 arbres/ha dans les savanes peu brûlées et environ 30 arbres/ha dans les savanes fréquemment brûlées. Même si, la biomasse et la NPP ligneuse de LUS2, évaluées respectivement à 11,0 MgC ha^{-1} et 5.60 MgC $ha^{-1}an^{-1}$, restent encore faibles par rapport à celles d'une forêt mature qui sont respectivement de 247.74 MgC ha^{-1} et 8.25 MgC $ha^{-1}an^{-1}$), elles sont toutefois supérieures à celles de LIBS1 et LBS (*Tableau 4.2*). Cela suggère que la phase de transition d'un écosystème herbacé vers un système complet de forêts matures sous un régime climatique tropical humide, nécessite un temps de suppression du feu beaucoup plus long que les 23 années observées ici. Tout au moins pour assurer la convergence de valeurs, non seulement de la biomasse ligneuse épigée, mais aussi de la NPP du bois (NPP_{Stem}, soit 2,03 contre 0,49 MgC.ha-1.an^{-1}, respectivement en forêt mature et savane non brûlée). Cependant, la NPP dépend de la biomasse sur pied de façon non linéaire au cours du développement d'un peuplement ligneux. Aussi, en considérant l'accroissement relatif de la biomasse ligneuse épigée (NPP_{Stem}/$Biomasse_{AG}$ dans le *tableau 4.2*), on relève à peine plus

de 1% en forêt mature contre 5,5% en savane non brûlée depuis 23 ans (et 4,8 % en savane rarement brûlée, LIBS.1). De plus, même si le développement du peuplement ligneux peut paraître faible, son effet dépresseur sur la production herbacée est net et apparaît dès le stade de raréfaction des feux (-58 % en LIBS.1 par rapport à LBS et atteint -75 % après 23 ans sans feu). De ce point de vue, la baisse du rythme des feux induit un changement majeur dans le fonctionnement de l'écosystème de savane sous un climat humide. Or le feu a besoin d'un niveau minimal de biomasse herbacée sèche pour bien se propager. Un couvert ligneux relativement faible (LAI de 0,5 ; Charles-Dominique et al., 2018) semble déjà restreindre la propagation.

Le comportement du feu peut dépendre aussi de l'inflammabilité du combustible. Celle-ci peut varier considérablement en fonction des espèces de graminées ou de leur composition qui peut changer le long du gradient forêt-savane (Cardoso et al., 2018). Plus l'intensité du feu diminue, plus de nouvelles espèces herbacées ou ligneuses résistantes aux feux se développent (Cardoso et al., 2018). Cette diminution d'intensité du feu et de la chaleur dégagée à la limite forêt-savane a des implications importantes sur l'empiètement des forêts au détriment des espaces herbacés qui disparaissent de plus en plus. En effet, la croissance permanente du couvert forestier devient progressivement un facteur limitant pour le système herbacé, car de plus en plus privé du rayonnement solaire intercepté par la canopée jusqu'au seuil de l'indice de surface foliaire de la canopée (LAI) estimé à 3 (Hoffmann et al., 2012) auquel la biomasse herbacée est éliminée du sous-étage (Cardoso et al., 2018). A noter que Charles-Dominique (2018) trouve une valeur de LAI encore plus faible, environ 1.5. Pour ainsi limiter ou atténuer l'avancée des forêts, la pratique des feux fréquents et suffisamment intenses devient plus que nécessaire pour limiter l'avancée des jeunes arbres qui colonisent les lisières (Smit et al., 2010; van Wilgen et al., 1990).

Ainsi, la présence des savanes dans des milieux tropicaux humides dominés par les forêts rappelle les enjeux majeurs de l'utilisation du feu dans le maintien de ces deux écosystèmes adjacents en tant qu'états alternatifs, potentiellement stables, d'une mosaïque de forêt-savane (Hirota et al., 2011; Hoffmann et al., 2012; Staver et al., 2011).

5. CONCLUSION

En résumé, les résultats de cette étude ont indiqué qu'en comparant les différents stades du gradient de raréfaction et de suppression des feux, non seulement le stock de carbone

augmentait, du stade herbacé vers le système forestier, mais que sa répartition dans les différentes composantes de la végétation variait d'un habitat à un autre. Nous avons confirmé la nature asymétrique de la compétition entre les composantes ligneuses aériennes et herbacées avec pour effet, une divergence dans la production des deux composantes au fur et à mesure de la recolonisation par les ligneux. Le stade de savane rarement brûlée marquait déjà une forte baisse de la production herbacée (-58 % par rapport aux savanes fréquemment brûlées) même si la biomasse ligneuse sur pied y restait encore faible (<1 Mg C ha^{-1}). Enfin, nous avons observé, selon la fréquence des feux, deux basculements dans la production ligneuse le long du processus de recolonisation forestière. Le premier était marqué par une forte croissance de la $NPP_{Litterfall}$ au stade LIBS1 (probablement partie prenante de la réduction de la production herbacée) et le second par une accélération de la production de bois (NPP_{Stem}) à partir de LUS2 et se poursuivant jusqu'à LF1. Cependant, une étude permettant de pouvoir différencier les racines fines ligneuses et herbacées dans un écosystème herbacé arboré est recommandée afin de mieux estimer le taux d'allocation du carbone dans ces composantes de la végétation et cerner les contributions ligneuses et herbacées à la NPP des racines fines. La mesure in-situ de la biomasse et de la NPP des racines grossières reste aussi un point qui n'a pas pu être abordé.

Chapitre 5

Synthèse et discussions générales

1. RAPPEL DES OBJECTIFS

De nombreuses études pluridisciplinaires ont reconstitué, à l'échelle régionale, l'histoire évolutive des systèmes forestiers et herbacés dans le Bassin du Congo au cours de ces derniers 40.000 ans BP. Maley, (1996) et Anhuf, (2000) ont développé, à l'aide d'analyses polliniques, deux modèles permettant d'illustrer l'évolution de ces deux systèmes. Ces modèles ont permis de proposer des emplacements de refuges forestiers où les forêts se seraient contractées pendant le dernier maximum glaciaire alors que les systèmes herbacés couvraient la quasi-totalité du Bassin du Congo (Anhuf et al., 2006; Maley, 1996). Le passage de la période glaciaire à interglaciaire plus favorable aux forêts, a remodelé le paysage, mais cette fois-ci avec de grandes étendues de massifs forestiers et des systèmes herbacés très contractés comme ce actuellement observés dans le PN de Lopé. Comment ces grands changements climatiques ont-ils affecté le paysage, la dynamique et le fonctionnement de ce complexe écosystémique au cours de ces derniers milliers d'années ?

L'objectif de cette thèse était d'explorer les caractéristiques biogéographiques et écologiques des savanes du Gabon tout en étudiant les facteurs environnementaux et les mécanismes qui régulent leur dynamique dans un contexte de mosaïques de forêt-savane. Les questions posées étaient les suivantes :

- Les savanes péri-forestières et intra-forestières du Gabon ont-elles connu une histoire évolutive similaire au cours de ces derniers milliers d'années ?

- Les paramètres environnementaux ont-ils un effet sur le fonctionnement de la mosaïque de forêt-savane entretenue par un programme de brûlage dans le Parc National de Lopé ?

Pour répondre à ces questions, nous nous sommes proposés : (i) d'explorer, à l'échelle du Gabon, la biogéographie post-Pléistocène des savanes humides du Gabon, en considérant les termites comme indicateurs biologiques et (ii) d'étudier l'effet des paramètres environnementaux, tels que les variables édaphiques et la production primaire, sur le fonctionnement d'une mosaïque de forêt-savane entretenue par un programme de brûlage.

2. ORIGINES ET EVOLUTION DES SAVANES GABONAISES

2.1. Histoire évolutive et dynamique des savanes humides du Gabon

A l'échelle du Gabon, nous avons échantillonné les termites dans quatre principales zones de savane situées dans les trois grands ensembles de savanes d'Afrique centrale : les savanes péri-forestières de Batéké, du Mayombe (avec deux sites d'échantillonnage : Mayombe Nord et Mayombe sud), et les savanes incluses du PN de Lopé. Nous avons appliqué la méthode de code-barres ADN pour les identifications taxonomiques. Sur les quatre sites échantillonnés, les savanes de Lopé ont présenté une abondance relativement faible et une richesse taxonomique en termites significativement plus faible que les savanes du Mayombe et de Batéké. En outre, la composition d'espèces de termites à travers les trois zones de savanes fréquemment brûlées était différente entre les savanes de Lopé et celles du sud (Batéké et Mayombe) qui en revanche était relativement plus proches. Ces observations montrent clairement que les savanes de Lopé n'ont probablement pas une histoire évolutive commune à celles de Batéké, de Mayombe N ou de Mayombe S. Il ressort également que leur communauté est particulièrement pauvre en espèces par rapport à d'autres savanes similaires du Gabon et de certaines zones similaires d'Afrique. Ces résultats étaient inattendus, puisque même des savanes plus arides, à l'exemple de celles du PN de Kruger, en Afrique du Sud, qui reçoivent le tiers (550 mm/an) de la pluviométrie de Lopé, sont plus riches en taxons de termites (A. B. Davies et al., 2012b) .

Il ressort de ces observations que les quatre zones de savane du Gabon échantillonnées (Mayombe N, Mayombe S, Batéké et Lopé) ont probablement connu des histoires biogéographiques et évolutives différentes. De par leurs compositions taxonomiques, les savanes du Mayombe N, du Mayombe S et des plateaux Batéké, sont non seulement restées liées entre elles, mais également aux grandes étendues de savanes d'Afrique australe dont les origines très anciennes (près de 40 000 an BP) ont été prouvées par de nombreuses études (Aubréville, 1962; Edwards et al., 2010; Lanfranchi et al., 1990; Maley, 1996; Oslisly et al., 2006). La présence de taxons typiquement savanicoles (*Trinervitermes sp*. et *Nitiditermes sankurensis*) dans ces savanes, soutiennent l'hypothèse de leur ancienneté, qui a permis aux espèces de termites spécialistes de savane de bénéficier de la stabilité à long terme de l'habitat pour évoluer et se spécialiser. Cependant, les savanes de Lopé étaient curieusement dépourvues de taxons caractéristiques des

savanes. Ces résultats n'étaient cependant pas attendus malgré l'ancienneté de ces savanes que des études datent d'au moins 9 000 ans BP (Henga, 2021; Oslisly et al., 1996; Peyrot et al., 2003).

Contrairement aux savanes du Mayombe et de Batéké qui sont situées en bordure sud du bloc forestier équatorial et beaucoup plus étendues, les savanes de Lopé sont, en revanche des savanes incluses, étroites et fragmentées dans de grands blocs forestiers sous forme de mosaïques, de forêts galeries et de petits bosquets forestiers (Hiol et al., 2014). Quelques hypothèses, qui ne s'excluent pas mutuellement, pourraient expliquer l'absence de termites spécialistes et la faible richesse dans les savanes de Lopé : 1) les savanes étroites et incluses dans les bassins de Lopé n'ont probablement jamais été connectées aux grandes étendues de savanes du sud, et donc jamais été colonisées par des espèces adaptées aux savanes ; 2) Mais si les connexions passées ont eu lieu, elles ont probablement été de courtes durées, et les espèces spécialistes se seraient éteintes par dérive aléatoire comme attendu dans un contexte insulaire (Benchimol & Peres, 2015; I. Jones et al., 2016); 3) les savanes incluses de Lopé sont probablement plus jeunes que celles du Mayombe et Batéké (40 000 ans BP), même si l'estimation de leur âge reste encore imprécise (au moins 9 000 ans BP; Henga, 2021). Leur processus de mise en place a probablement débuté des milliers d'années après celles des savanes de Batéké et du Mayombe.

Compte tenu du temps nécessaire aux termites pour s'adapter aux conditions biotiques et abiotiques des savanes, il est possible qu'il ne se soit pas écoulé suffisamment de temps pour permettre leur spéciation. Cependant, même si le temps nécessaire à la spéciation des termites avait été suffisamment long, la proximité des massifs forestiers (galeries et bosquets) avec les savanes auraient pu limiter le processus de spéciation dans les communautés de termites, car pouvant trouver refuge dans les forêts lors des perturbations ou face à des fortes compétitions par rapport à la disponibilité en aliments.

En somme, l'analyse de la composition des communautés de termites montre que les savanes de Lopé et celles du sud (Mayombe) ou du sud-est (Batéké) ne partagent pas une histoire évolutive commune. L'hypothèse d'un lien biogéographique récent entre les savanes de Lopé et l'une ou l'autre des deux autres zones de biome herbacé du sud et sud-est semble peu probable.

2.2. Comportement des communautés de termites dans une mosaïque de forêt-savane entretenue par les feux anthropogéniques

A l'échelle locale, dans les mosaïques de forêt-savanes de Lopé, la composition des communautés de termites dans les forêts semble influencer celle des savanes. En effet, certaines espèces telles que *Aderitotermes sp 5*, *Anenteotermes sp 2*, et *Odontotermes sp 2*, qui sont classées fonctionnellement et biogéographiquement comme des espèces forestières (Kanvaly, 2012), ont également été retrouvées dans les savanes de Lopé. Cette influence est cependant régulée par les fréquences de feux contrôlées qui limitent l'empiètement des forêts dans les savanes. D'autre part, les taxons de termites abondants dans les savanes de Lopé se sont révélés peu fréquents dans les forêts adjacentes. La suppression progressive des feux dans les savanes de Lopé a eu pour effet direct l'évolution des communautés de termites vers un profil associé aux communautés de forêts par la colonisation forestière de l'habitat non brûlé (Cuni-Sanchez et al., 2016; L. J. T. White, 2001), offrant une grande diversité en ressources nutritionnelles. Alors que nous nous attendions à l'effet positif du feu sur la richesse des communautés de termites (Beale et al., 2018), les résultats étaient plutôt inattendus et nous avons observé une richesse plutôt faible en comparaison aux savanes ayant des caractéristiques relativement similaires. Ces observations suggèrent que les communautés de termites des savanes brûlées de Lopé ne sont pas résistantes aux feux et leur composition en taxonomique soutient l'hypothèse d'une migration d'un sous-groupe de la communauté forestière vers les savanes, plutôt que la persistance d'une communauté différente résistante au feu et se spécialisant aux systèmes herbacés.

3. FONCTIONNEMENT DES MOSAIQUES DE FORET-SAVANES EN MILIEU TROPICAL HUMIDE

3.1. Interaction entre les paramètres du sol, la structure de la végétation et les groupes fonctionnels

3.1.1. Rétroactivité entre la structure de la végétation et les paramètres édaphiques

Les résultats de l'analyse des paramètres du sol ont montré un sol globalement acide (pH < 7) dans l'ensemble des quatre habitats positionnés le long du gradient forêt-savane (LF, LUS, LIBS et LBS). Cependant, un gradient d'acidité et de fertilité du sol a été observé le long de la

transition forêt-savane, avec une tendance croissante des savanes fréquemment brûlées (moins acide) vers les forêts plus acides (*Tableaux 3.1 & 3.2*).

Malgré leurs conditions climatiques similaires, ces données suggèrent que les quatre stades mis en évidence le long de la transition forêt-savanes (forêt, savane non brûlée, savanes peu brûlée et savane fréquemment brûlée) correspondent à des variations interprétables dans les variables du sol. L'observation d'une acidité et d'une fertilité plus élevées dans les sols forestiers qu'herbacés soutient l'hypothèse d'une activité biologique plus importante dans les écosystèmes à forte densité ligneuse. Cette activité biologique est à l'origine de la libération des acides organiques responsables de l'acidité du sol (Dabin, 1985). Dans les savanes, la fréquence des feux et le lessivage du sol par le ruissellement d'eau de pluie contribuent, non seulement à augmenter le pH du sol, mais également à diminuer sa teneur en matière organique (Yerima & Ranst, 2005). L'augmentation progressive de la teneur en éléments nutritifs des sols herbacés vers les sols forestiers suggère un apport considérable de la matière organique issue de la litière et des débris ligneux, alors qu'elle est essentiellement issue que de l'herbe pour les savanes (Gray & Bond, 2015). Ces résultats sont relativement cohérents avec ceux des études antérieures, notamment en ce qui concerne le carbone organique (C.org) et l'azote (N) (Abbadie et al., 2006; Chiti et al., 2017, 2018; Cuni-Sanchez et al., 2016; Reich et al., 2001). Ces résultats soutiennent l'existence d'une interaction entre la végétation et la nature du sol au travers d'une boucle de rétroaction entre la structure de la végétation et le fonctionnement du sol (G. T. Freschet et al., 2018). On a pu ainsi observer une association du gradient écosystémique forêt-savane à celui de la fertilité du sol ; tout au moins dans la première tranche de profondeur du sol (0-5 cm). La diminution progressive de la fertilité du sol était relativement bien exprimée avec l'augmentation de la fréquence du feu comme révélé par Abbadie et al., 2006. Ces résultats corroborent les conclusions antérieures pour lesquels les feux peuvent être considérés selon leur fréquence, comme un facteur de perturbation des paramètres physico-chimiques du sol (Badía-Villas et al., 2014; Louppe et al., 2001; Mataix-Solera et al., 2011; Midgley et al., 2010).

La similarité des caractéristiques du sol entre la forêt bosquet (LF2) et les savanes non et peu brûlées (LUS et LIBS) suggère que ces forêts bosquets seraient probablement encore jeunes. En effet, les forêts bosquets sont généralement considérées comme étant plus jeunes que les

forêts matures des grands massifs. Certaines peuvent être datées de la période de l'âge du fer et peuvent être le témoin du passage de l'homme, qui aurait souhaité conserver près de lui des essences végétales dont il a grandement besoin pour un usage quotidien (L. J. T. White & Abernathy, 1996). Cependant, la spécificité du site LIBS.2, s'exprime par sa teneur élevée en éléments alcalino-terreux (Ca et Mg), dont l'origine est probablement lié aux affleurements rocheux de roches métabasites. Ces roches constituent le socle pédologique du PN de Lopé et présentent des teneurs en Ca pouvant varier entre 4 et 7%, et 18 à 26% pour le Mg (Thiéblemont et al., 2009).

3.1.2. Interaction entre groupes fonctionnels de termites et habitats

Dans le *chapitre 2*, les résultats avaient déjà traduit une relation entre une diversité élevée de communautés de termites et les habitats à fort couvert forestier. En effet, L'abondance et la richesse des communautés de taxons est d'autant plus élevées que la densité des ligneux l'est aussi. Nos données ont montré une forte association entre les groupes fonctionnels *GF2 (lignivore : mangeurs de bois)* et les systèmes forestiers, alors qu'il y avait évitement des systèmes herbacés. Une relation positive était également apparente entre les groupes fonctionnels *GF4* (*mangeurs de sol*) et les savanes fréquemment brûlées, mais pas avec les autres habitats. Enfin, le groupe fonctionnels *G1* (*mangeur de bois et champignon*) était étroitement lié aux savanes non brûlées et en phase de colonisation par des ligneux. Les associations très étroites entre les groupes fonctionnels et les habitats positionnés le long du gradient forêt-savane sont relativement claires.

Nos données suggèrent que les groupes fonctionnels se seraient répartis le long du gradient forêt-savanes probablement en fonction de la structure de la végétation des habitats. Le *GF2,* dont le régime alimentaire est essentiellement dominé par les composantes ligneuses, est majoritairement présent dans la forêt. On peut aussi noter la présence assez marquée des *G4* (*mangeur de sol*) et *G3* (*mangeur de champignons et d'humus*) dans les savanes fréquemment brûlées. Etant donné que les termites des savanes de Lopé ne sont pas des spécialistes des savanes, et qu'ils viendraient probablement des forêts (*cf. chapitre 1*), ces observations suggèrent que les groupes fonctionnels *G4* et *G3* sont ceux qui ont le plus migré vers les savanes, probablement à cause de leur régime alimentaire moins exigeant en composantes ligneuses.

3.1.3. Interaction entre paramètres édaphiques et groupes fonctionnels de termites

Si nos données ont pu mettre en évidence l'interaction entre les paramètres édaphiques et la structure de la végétation d'une part, et entre la répartition des communautés de termites et la structure de la végétation le long du gradient forêt-savane d'autre part, nos analyses n'ont, cependant pas pu établir un lien direct entre les paramètres du sol et la distribution des communautés de termites. En effet, sur les 84 taxons identifiés, seules deux (*Cubitermes gp2* et *Anenteotermes polyscolus*), appartenant au groupe fonctionnel *GF3* et exclusivement identifiés dans les savanes brûlées, semblaient être influencés par les paramètres du sol.

Ces résultats pourraient être dûs, soit à la taille de l'échantillonnage qui n'a probablement pas été assez importante ou soit par le manque de données supplémentaires en rapport avec la texture du sol qui est un facteur clé dans la structure et la distribution des termites dans le sol.

3.2. Modèles d'allocation du stock de carbone le long du gradient foret-savane

Cette étude présente un ensemble de données de biomasse et de NPP mesuré le long du gradient de forêt-savane de Lopé. Bien que des études plus ou moins similaires y ont déjà été menées, elles se sont, cependant concentrées sur des écosystèmes forestiers pour certaines (Edwards et al., 2010; Hubau et al., 2020; Maley, 1996), et pour d'autres, essentiellement sur les estimations de biomasse ligneuse (hors NPP) pour celles qui se sont focalisées sur des mosaïques (Lewis & Labriere, 2016).

Pour cette étude, nous avons installé cinq parcelles (protocole GEM) sur quatre types d'habitat le long du gradient forêt-savane : 2 en savanes fréquemment brûlées (LBS), une en savanes rarement brûlées (LIBS1), une en savane non brûlée (LUS2) et une en forêt mature (LF1). Nous avons trouvé à travers ces quatre types d'habitat, une corrélation positive entre la biomasse et la NPP totale ligneuse ($r^2 = 0.88$) alors qu'elle était négative ($r^2 = -0.71$) entre la biomasse totale ligneuse et la biomasse herbacée. Comme attendu, la parcelle de forêt (LF1) avait de loin la biomasse ligneuse la plus élevée (247.74 MgC ha^{-1}) alors que la biomasse herbacée était d'autant plus élevée que la fréquence des feux l'était aussi dans les savanes (1.65 MgC ha^{-1} dans les savanes fréquemment brûlées).

Ces données soutiennent les conclusions des études antérieures selon lesquelles la biomasse d'un écosystème augmente avec la couverture ligneuse (Clark & Kellner, 2012; Molto et al., 2013). La NPP suit la même tendance que la biomasse, et vient également en appui à une analyse mondiale qui suggère que la NPP est largement déterminée par l'abondance et l'âge du peuplement des ligneux (Michaletz et al., 2014). Les interactions négatives, régulées par les régimes de feux, entre les composantes ligneuses et herbacées, sont clairement mises en évidence. La croissance de l'une des deux composantes a systématiquement un effet négatif sur l'autre. La couverture de la canopée est l'un des facteurs de la réduction ou suppression des graminées dans une phase de recolonisation forestière. Il existe d'ailleurs un seuil de l'indice de surface foliaire (LAI) à partir duquel la couverture de la canopée commence à être suffisamment dense pour diminuer le développement des graminées, et entraîner leur suppression progressive (Cardoso et al., 2018; Charles-Dominique et al., 2018; Hoffmann et al., 2012). La disponibilité et l'efficacité d'utilisation des éléments nutritifs du sol sont aussi des facteurs qui gouvernent la dynamique de ces deux composantes végétales de la mosaïque forêt-savane (Reich et al., 2001).

3.2.1. Comment la NPP est-elle allouée dans les différentes composantes végétales le long du gradient forêt-savane ?

Les résultats ont révélé une variation de l'allocation du carbone dans les différentes composantes. Différents modèles d'allocation ont été observés le long du gradient en fonction de la fréquence des feux. Globalement, l'ensemble des composantes aériennes a présenté des stocks de carbone plus élevés (69 %) que les composantes racinaires (31 %). Cependant, les données révèlent que le taux d'allocation à la fraction ligneuse diminuait avec la fréquence du feu, c'est-à-dire des forêts vers les savanes fréquemment brûlées, pendant que celui des composantes herbacées augmentait en sens inverse.

Les données révèlent également que les quatre habitats présentent une logique dans l'allocation du carbone qui varie le long de la transition forêt-savane. En effet, deux basculements nets de production des composantes ligneuses et herbacées sont observés entre les différentes étapes de la transition de la savane vers la forêt. Les données montrent que lorsque le régime de feu est réduit à un intervalle compris entre 10 à 50 %, la savane (LIBS) montre un basculement brusque de la production herbacée vers celle de la litière foliaire des ligneux ($NPP_{Finelitter}$) qui voit

sa croissance augmenter très rapidement. Mais dès que le feu est totalement supprimé (LUS) jusqu'à une durée seuil équivalent à une vingtaine d'années, un nouveau basculement intervient en faveur des troncs (NPP_{Stem}) qui connaissent à leur tour une production importante et rapide.

Ces changements d'allocation du carbone dans les composantes ligneuses peuvent être liés non seulement à la baisse de la fréquence du feu, mais également à la disponibilité et à la capacité d'utilisation des éléments nutritifs du sol. Ceci favorise la mise en place des écotones marqués par l'installation progressive des espèces forestières pionnières le long du gradient (Cardoso et al., 2021) à l'exemple d'*Aucoumea klaineana, Saccoglotis gabonensis ou Barteria fistulosa (observations personnelles, 2019)*.

3.2.2. Comment les feux anthropogéniques affectent-ils la productivité et l'allocation du carbone dans un complexe dynamique de forêt-savane ?

Au point précédent, nous avons révélé le rôle important du feu dans la régulation et le fonctionnement des mosaïques. Il interagit avec la structure et la production des écosystèmes herbacés. Les données nous ont permis d'observer différents paliers de transformations dans la structure et le fonctionnement, selon la durée de raréfaction et de suppression du feu dans les savanes. Nous avons observé une différence très marquée entre les savanes fréquemment brûlées (LBS1 et LBS4), la savane peu brûlée (LIBS1) et les savanes non brûlées depuis au moins 23 ans (LUS2). La structure de la végétation de ces dernières était d'autant plus proche de la forêt que la fréquence des feux diminuait . Les incendies fréquents restreignent la croissance des arbres dans les savanes en limitant le recrutement de nouveaux individus à un taux pouvant être inférieur au taux d'attribution des individus matures (Reich et al., 2001). Ainsi, ils contribuent à la domination des graminées intolérantes à l'ombre. A l'inverse, la suppression du feu permet au systèmes arborés de se renforcer et de se stabiliser.

Nos données ont révélé que le passage d'un écosystème herbacé vers un système complètement constitué de forêt mature, sous un régime climatique tropical humide, nécessite un temps de suppression du feu beaucoup plus long que les 23 ans observés sur le terrain. En effet, bien que les savanes non brûlées depuis au moins 23 ans présentent une structure écologique proche de celle des systèmes forestiers, leur structure et leur production ligneuse restent encore bien loin inférieures à celles des forêts matures : NPP_{Stem}, de 2,03 contre 0,49

MgC.ha-1.an-1, respectivement en forêt mature et savane non brûlée. Cependant, la NPP dépend de la biomasse sur pied de façon non linéaire au cours du développement d'un peuplement ligneux. En considérant l'accroissement relatif de la biomasse ligneuse épigée (NPP_{Stem}/$Biomasse_{AG}$ dans le tableau 2), on relève à peine plus de 1% en forêt mature contre 5,5% en savane non brûlée depuis 23 ans (et 4,8% en savane rarement brûlée, LIBS.1). De plus, même si le développement du peuplement ligneux peut encore paraître faible au stade LUS après 23 ans, son effet dépresseur sur la production herbacée est net et apparaît dès le stade LIBS de raréfaction des feux (-58 % en LIBS.1 par rapport LBS) et atteint -75% après 23 ans sans feu). De ce point de vue, la baisse du rythme des feux induit un changement majeur dans le fonctionnement de l'écosystème de savane sous un climat humide.

4. CONCLUSIONS GENERALES

L'histoire, l'évolution et la compréhension du fonctionnement des systèmes herbacés actuels du Gabon dans un contexte de mosaïque de forêt-savane dynamique ont été traitées à partir d'une étude biogéographique basée sur les communautés de termites, mais également à l'aide des études des variables du sol et de la production primaire écosystémique. Les termites sont connus pour être des indicateurs biologiques idéaux pour étudier les changements environnementaux. Les variables du sol et la production primaire font partir des facteurs majeurs qui régulent la dynamique des écosystèmes. Nous avons essentiellement échantillonné sur trois zones de savanes au Gabon : Mayombe (nord et sud), au sud-est (Batéké) et au centre (PN de Lopé).

L'étude sur la biogéographie des savanes a montré que les savanes de Lopé sont biogéographiquement distinctes des savanes de Batéké et du Mayombe. Elles sont non seulement plus pauvres en abondance et diversité de termites mais également dépourvues d'espèces spécialistes de savanes. Il est donc probable que les savanes de Lopé se soient ouvertes comme une prairie isolée bien plus tard et n'aient jamais été contiguës aux savanes voisines sud (Batéké et Mayombe) beaucoup plus vastes et plus anciennes. Les communautés de termites trouvées dans les savanes de Lopé seraient, de par leur composition taxonomique, un sous-ensemble de termites de forêt relativement tolérants aux feux qui y ont migré.

Le fonctionnement de la mosaïque de forêt-savanes de Lopé s'est illustré par une double relation exprimée entre la structure de la végétation et les variables du sol d'une part, et entre la structure de la végétation et les communautés de termites, d'autre part. Les résultats ont également révélé des associations entre les groupes fonctionnels et les habitats probablement orientées par leurs régimes alimentaires. Cependant, les variables de sol étudiées dans le cadre de cette étude ne prédisent que de très peu les distributions de taxons dans les habitats, tout en rappelant que la texture qui est un paramètre essentiel dans la distribution des communautés de termites, n'a malheureusement pas été étudiée.

Enfin, les données de la production primaire ont surtout mis en évidence un changement de stratégie dans l'allocation du carbone le long du gradient forêt-savanes régulé par des régimes de feux contrôlés. En effet, selon la fréquence des feux, il apparait deux basculements dans l'allocation du carbone dans les composantes ligneuses. Le premier intervient au niveau des savanes peu brûlées et est marqué par une forte croissance de la litière fine. Le second lui apparait au niveau des savanes non brûlée avec une forte accélération dans la production et la croissance des troncs d'arbres.

Notons enfin la nature asymétrique de la compétition entre les composantes ligneuses aériennes et herbacées avec pour effet, une divergence dans la production des deux composantes au fur et à mesure de la croissance d'une des deux en fonction du régime de feux.

5. PERSPECTIVES

5.1. Nécessité d'études complémentaires

La préservation des écosystèmes herbacés est de nos jours, un sujet plus que crucial dans la perspective de la conservation des habitats en particulier et de l'environnement, en général. Pour mieux protéger nos écosystèmes, il est important de bien connaitre les contours de leur histoire, de leur évolution et de leur fonctionnement. Cette étude a donc eu le mérite de traiter ces questions de recherche qui devraient nous aider à améliorer les stratégies de gestion des savanes comme ce qui se fait déjà pour les forêts dans le PN de Lopé.

Mais comme c'est le cas dans la plus part des études, nos travaux ont présenté quelques limites qui étaient parfois liées aux difficultés logistiques mais surtout financières. Nous

souhaitons ainsi pour les perspectives, effectuer des analyses complémentaires afin non seulement de pouvoir étendre notre étude sur d'autres sites, mais également d'effectuer des analyses supplémentaires afin de mieux appuyer nos résultats:

Nous souhaiterions donc mener et renforcer des analyses supplémentaires sur des domaines de recherche suivants:

- Etudes biogéographiques des savanes :

Bien que l'étude ait tenté de couvrir les principales grandes zones herbacées du Gabon, il reste toutefois encore quelques zones herbacées non étudiées. Une étude globale de l'ensemble de tous ces systèmes herbacés qui couvrent près de 10 % du pays comme ceux disséminés le long du littoral ouest. Ces travaux permettront de comprendre l'histoire évolutive globale de l'ensemble des savanes du Gabon durant ces 30 derniers milliers d'années. Si ces travaux nous ont permis de soulever les premières hypothèses sur l'histoire de l'évolution des savanes du Gabon en utilisant des termites comme indicateurs biologiques et écologiques des changements environnementaux, des études complémentaires et comparatives sur la botanique des herbacés et la palynologie seraient un plus pour assoir nos hypothèses sur la reconstitution passée des biomes herbacés actuels du Gabon.

- Etudes édaphiques complémentaires :

Nous n'avons malheureusement pas pu établir un lien entre les paramètres du sols et la dispersion des communautés taxonomiques de termites par manque données granulométriques du sol. Une étude de la texture du sol serait donc indispensable pour pouvoir répondre à cette question de recherche.

5.2. Amélioration de certains protocoles

Certaines questions de recherche n'ont véritablement pas été traitées de manière précise. C'est le cas de la relation entre les variables du sol et les taxons de termites. Si les résultats de cette question de recherche ne sont pas totalement penchés vers le sens de nos prédictions, il serait toutefois important de s'interroger sur le protocole d'échantillonnage utilisé pour cette expérience. En effet, bien qu'effectué sur le même site, l'échantillonnage des termites a été réalisé dans des transects alors que le sol a été échantillonné dans des placettes. Il aurait probablement été mieux de collecter les deux échantillons exactement aux mêmes points pour

enlever tout équivoque. En outre, des analyses complémentaires du sol, en rapport avec la texture du sol apporterait tout aussi un appui considérable pour traiter plus en profondeur certaines questions de recherche traitées dans cette étude.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X., & Lepage, M. (2006). *Lamto : Structure, Functioning, and Dynamics of a Savanna Ecosystem*. Springer Science & Business Media.

Akpesse, A. A., Kouassi, P. K., Tano, Y., & Lepage, M. (2008). Impact des termites dans les champs paysans de riz et de mais en savane sub-soudanienne (Booro-Borotou, Côte-d\'Ivoire). *Sciences & Nature*, *5*(2), Article 2. https://doi.org/10.4314/scinat.v5i2.42158

Alvarado, S. T., Buisson, E., Rabarison, H., Rajeriarison, C., Birkinshaw, C., Lowry, P. P., & Morellato, L. P. C. (2014). Fire and the reproductive phenology of endangered Madagascar sclerophyllous tapia woodlands. *South African Journal of Botany*, *94*, 79-87. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.06.001

Amundson, R., Richter, D. D., Humphreys, G. S., Jobbágy, E. G., & Gaillardet, J. (2007). Coupling between Biota and Earth Materials in the Critical Zone. *Elements*, *3*(5), 327-332. https://doi.org/10.2113/gselements.3.5.327

Anhuf, D. (2000). Vegetation History and Climate Changes in Africa North and South of the Equator (10° S to 10° N) During the Last Glacial Maximum. In P. Smolka & W. Volkheimer (Éds.), *Southern Hemisphere Paleo- and Neoclimates : Key Sites, Methods, Data and Models* (p. 225-248). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-59694-0_15

Anhuf, D., Ledru, M.-P., Behling, H., Da Cruz, F. W., Cordeiro, R. C., Van der Hammen, T., Karmann, I., Marengo, J. A., De Oliveira, P. E., Pessenda, L., Siffedine, A., Albuquerque, A. L., & Da Silva Dias, P. L. (2006). Paleo-environmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *239*(3), 510-527. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.01.017

Aragão, L. E. O. C., Malhi, Y., Metcalfe, D. B., Silva-Espejo, J. E., Jiménez, E., Navarrete, D., Almeida, S., Costa, A. C. L., Salinas, N., Phillips, O. L., Anderson, L. O., Alvarez, E., Baker, T. R., Goncalvez, P. H.,

Huamán-Ovalle, J., Mamani-Solórzano, M., Meir, P., Monteagudo, A., Patiño, S., … Vásquez, R. (2009). Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences*, *6*(12), 2759-2778. https://doi.org/10.5194/bg-6-2759-2009

Ashton, L. A., Griffiths, H. M., Parr, C. L., Evans, T. A., Didham, R. K., Hasan, F., Teh, Y. A., Tin, H. S., Vairappan, C. S., & Eggleton, P. (2019). Termites mitigate the effects of drought in tropical rainforest. *Science*, *363*(6423), 174-177. https://doi.org/10.1126/science.aau9565

Aubréville, A. (1949). *Climats : Forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales.

Aubréville, A. (1962). Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, *2*(1), 16-84.

Aubréville, A. (1967). Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, *7*(1), 13-22.

Bachelier, G. (1977). Mise au point sur l'action des termites dans les sols. *ORSTOM*, 12.

Badía-Villas, D., González-Pérez, J. A., Aznar, J. M., Arjona-Gracia, B., & Martí-Dalmau, C. (2014). Changes in water repellency, aggregation and organic matter of a mollic horizon burned in laboratory : Soil depth affected by fire. *Geoderma*, *213*, 400-407. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.08.038

Beale, C. M., Mustaphi, C. J. C., Morrison, T. A., Archibald, S., Anderson, T. M., Dobson, A. P., Donaldson, J. E., Hempson, G. P., Probert, J., & Parr, C. L. (2018). Pyrodiversity interacts with rainfall to increase bird and mammal richness in African savannas. *Ecology Letters*, *21*(4), 557-567. https://doi.org/10.1111/ele.12921

Beerling, D. J., & Osborne, C. P. (2006). The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, *12*(11), 2023-2031. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x

Benchimol, M., & Peres, C. A. (2015). Widespread forest vertebrate extinctions induced by a mega hydroelectric dam in lowland Amazonia. *PLOS ONE*, *10*(7), e0129818. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129818

Bignell, D. E., & Eggleton, P. (2000). Termites in Ecosystems. In T. Abe, D. E. Bignell, & M. Higashi (Éds.), *Termites : Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (p. 363-387). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_17

Blair, J. M. (1997). Fire, N Availability, and Plant Response in Grasslands : A Test of the Transient Maxima Hypothesis. *Ecology*, *78*(8), 2359-2368. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[2359:FNAAPR]2.0.CO;2

Bockheim, J. G., Gennadiyev, A. N., Hammer, R. D., & Tandarich, J. P. (2005). Historical development of key concepts in pedology. *Geoderma*, *124*(1), 23-36. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.03.004

Bond, W. J. (2005). Large parts of the world are brown or black : A different view on the 'Green World'hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, *16*(3), 261-266. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02364.x

Bond, W. J. (2019). Open Ecosystems : Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge. *African Journal of Range & Forage Science*, *36*(4), 203-204. https://doi.org/10.2989/10220119.2019.1695663

Bond, W. J. (2021). Out of the shadows : Ecology of open ecosystems. *Plant Ecology & Diversity*, *14*(5-6), 205-222. https://doi.org/10.1080/17550874.2022.2034065

Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore' : The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, *20*(7), 387-394. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025

Bond, W. J., & Midgley, G. F. (2012). Carbon dioxide and the uneasy interactions of trees and savannah grasses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1588), 601-612. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0182

Bond, W. J., & Parr, C. L. (2010). Beyond the forest edge : Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, *143*(10), 2395-2404. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.012

Bond, W. J., & Zaloumis, N. P. (2016). The deforestation story : Testing for anthropogenic origins of Africa's flammable grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *371*(1696), 20150170. https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0170

Bourguignon, T., Drouet, T., Šobotník, J., Hanus, R., & Roisin, Y. (2015). Influence of Soil Properties on Soldierless Termite Distribution. *PLOS ONE*, *10*(8), e0135341. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135341

Bourlière, F., & Hadley, M. (Éds.). (1983). *Tropical savannas*. Elsevier Scientific Pub. Co. ; Distributors for the U.S. and Canada, Elsevier Science Pub. Co.

Bowman, D. M. J. S., Walsh, A., & Milne, D. J. (2001). Forest expansion and grassland contraction within a Eucalyptus savanna matrix between 1941 and 1994 at Litchfield National Park in the Australian monsoon tropics. *Global Ecology and Biogeography*, *10*(5), 535-548. https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2001.00252.x

Bray, R. H., & Kurtz, L. T. (1945). Determination of total, organic, and avariable forms of phosphorus in soil. *Soil Science*, *59*(1), 39-46.

Bremner, J., & Mulvaney, C. (1982). *Nitrogen-total. In Methods of Soil Analysis, Part 2, Chemical and Microbiological Properties*. Pdfhall.Com. https://pdfhall.com/bremner-jm-mulvaney-cs-1982-nitrogen-total-in-methods-of_5be6363c097c4788468b48df.html

Brussaard, L. (1997). Biodiversity and Ecosystem Functioning in Soil. *Ambio*, *26*(8), 563-570.

Bry, X. (1996). *Analyses factorielles multiples*. Economica.

Bush, E. R., Jeffery, K., Bunnefeld, N., Tutin, C., Musgrave, R., Moussavou, G., Mihindou, V., Malhi, Y., Lehmann, D., Edzang Ndong, J., Makaga, L., & Abernethy, K. (2020). Rare ground data confirm significant warming and drying in western equatorial Africa. *PeerJ*, *8*, e8732. https://doi.org/10.7717/peerj.8732

Cardoso, A. W., Oliveras, I., Abernethy, K. A., Jeffery, K. J., Glover, S., Lehmann, D., Edzang Ndong, J., White, L. J. T., Bond, W. J., & Malhi, Y. (2021). A distinct ecotonal tree community exists at central African forest–savanna transitions. *Journal of Ecology*, *109*(3), 1170-1183. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13549

Cardoso, A. W., Oliveras, I., Abernethy, K. A., Jeffery, K. J., Lehmann, D., Edzang Ndong, J., McGregor, I., Belcher, C. M., Bond, W. J., & Malhi, Y. S. (2018). Grass species flammability, not biomass, drives changes in fire behavior at tropical forest-savanna transitions. *Frontiers in Forests and Global Change*, *1*, 6. https://doi.org/10.3389/ffgc.2018.00006

Cerling, T. E., Harris, J. M., MacFadden, B. J., Leakey, M. G., Quade, J., Eisenmann, V., & Ehleringer, J. R. (1997). Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, *389*(6647), 153-158. https://doi.org/10.1038/38229

Chapin, F. S., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of terrestrial ecosystem ecology* (2nd ed). Springer.

Charles-Dominique, T., Davies, T. J., Hempson, G. P., Bezeng, B. S., Daru, B. H., Kabongo, R. M., Maurin, O., Muasya, A. M., Bank, M. van der, & Bond, W. J. (2016). Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(38), E5572-E5579. https://doi.org/10.1073/pnas.1607493113

Charles-Dominique, T., Midgley, G. F., Tomlinson, K. W., & Bond, W. J. (2018). Steal the light : Shade vs fire adapted vegetation in forest–savanna mosaics. *New Phytologist*, *218*(4), 1419-1429. https://doi.org/10.1111/nph.15117

Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortiz-Malavassi, E., … Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, *20*(10), 3177-3190. https://doi.org/10.1111/gcb.12629

Chiti, T., Mihindou, V., Jeffery, K. J., Malhi, Y., De Oliveira, F. L., White, L. J. T., & Valentini, R. (2017). Impact of woody encroachment on soil organic carbon storage in the Lopé National Park, Gabon. *Biotropica*, *49*(1), 9-12. https://doi.org/10.1111/btp.12369

Chiti, T., Rey, A., Jeffery, K., Lauteri, M., Mihindou, V., Malhi, Y., Marzaioli, F., White, Lee. J. T., & Valentini, R. (2018). Contribution and stability of forest-derived soil organic carbon during woody encroachment in a tropical savanna. A case study in Gabon. *Biology and Fertility of Soils*, *54*(8), 897-907. https://doi.org/10.1007/s00374-018-1313-6

Clark, D. B., & Kellner, J. R. (2012). Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science*, *23*(6), 1191-1196. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01471.x

Collins, N. M. (1989). Termites. *Termites*, *14B*, 455-471.

Cuni-Sanchez, A., White, L. J. T., Calders, K., Jeffery, K. J., Abernethy, K., Burt, A., Disney, M., Gilpin, M., Gomez-Dans, J. L., & Lewis, S. L. (2016). African Savanna-Forest Boundary Dynamics : A 20-Year Study. *PLOS ONE*, *11*(6), e0156934. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156934

Dabin, B. (1985). Les sols tropicaux acides. *ORSTOM*, *21*(1), 7-19.

Davies, A. B., Eggleton, P., van Rensburg, B. J., & Parr, C. L. (2012a). The pyrodiversity-biodiversity hypothesis : A test with savanna termite assemblages. *Journal of Applied Ecology*, *49*(2), 422-430.

Davies, A. B., Eggleton, P., van Rensburg, B. J., & Parr, C. L. (2012b). The pyrodiversity-biodiversity hypothesis : A test with savanna termite assemblages. *Journal of Applied Ecology*, *49*(2), 422-430.

Davies, A. B., Parr, C. L., & Eggleton, P. (2021). A global review of termite sampling methods. *Insectes Sociaux*, *68*(1), 3-14. https://doi.org/10.1007/s00040-020-00797-y

Davies, A. B., Parr, C., & Van Rensburg, B. (2010). Termites and fire : Current understanding and future research directions for improved savanna conservation. *Austral Ecology*, *35*, 482-486. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02124.x

Davies, R. G. (2001). *Patterns of termite functional diversity : From local ecology to continental history* [PhD Thesis, University College London]. https://discovery.ucl.ac.uk/id/eprint/10100324/

Davies, R. G., Hernández, L. M., Eggleton, P., Didham, R. K., Fagan, L. L., & Winchester, N. N. (2003). Environmental and spatial influences upon species composition of a termite assemblage across neotropical forest islands. *Journal of Tropical Ecology*, *19*(5), 509-524. https://doi.org/10.1017/S0266467403003560

Davies, T. J., Daru, B. H., Bezeng, B. S., Charles-Dominique, T., Hempson, G. P., Kabongo, R. M., Maurin, O., Muasya, A. M., van der Bank, M., & Bond, W. J. (2020). Savanna tree evolutionary ages inform the reconstruction of the paleoenvironment of our hominin ancestors. *Scientific Reports*, *10*(1), Article 1. https://doi.org/10.1038/s41598-020-69378-0

DeBano, L. F., Neary, D. G., & Ffolliott, P. F. (1998). *Fire's effects on ecosystems*. J. Wiley.

Decaëns, T., Lavelle, P., Jiménez, J., Escobar Berón, G., & Rippstein, G. (1994). Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental LLanos of Colombia. *European Journal of Soil Biology*, *30*, 157-168.

Dechamps, R., Lanfranchi, R., LeCocq, A., & Schwartz, D. (1988). Reconstitution d'environnements quaternaires par l'étude de macrorestes végétaux (pays Batéké, R.P. du Congo). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *66*(1/2), 33-34.

Delaney, M., Brown, S., Lugo, A. E., Torres-Lezama, A., & Quintero, N. B. (1997). The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, *13*(5), 697-708. https://doi.org/10.1017/S0266467400010877

Descoings, B. (1974). Les savanes de la vallée de la Nyanga (Gabon). Conditions générales, analyse floristique, analyse structurale, valeur pastorale. *Montpellier : CNRS, multigr*, 63.

Descoings, B., & Carrière, A. (1975). *Les savanes du haut-Ogooué, région de Moanda (Gabon) : Analyse floristique, analyse structurale, possibilités pastorales*. 97.

Devineau, J. L., Lecrdier, C., & Vuattoux, R. (1984). Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire). *Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire)*, *39*(1), 103-134.

de Wasseige, C., Devers, D., P, P., Atyi, R., Nasi, R., & Mayaux, P. (2009). *Les Forêts du Bassin du Congo : Etat des Forêts 2008*. Office des publications de l'Union européenne. https://doi.org/10.2788/32456

Díaz-Zorita, M. (1999). Soil organic carbon recovery by the Walkley-Black method in a typic hapludoll. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, *30*(5-6), 739-745. https://doi.org/10.1080/00103629909370242

Dibog, L., Eggleton, P., Norgrove, L., Bignell, D. E., & Hauser, S. (1999). Impacts of canopy cover on soil termite assemblages in an agrisilvicultural system in southern Cameroon. *Bulletin of Entomological Research*, *89*(2), 125-132. https://doi.org/10.1017/S0007485399000206

Donovan, S., Eggleton, P., & Martin, A. (2002). Species composition of termites of the Nyika plateau forests, Northern Malawi, over an altitudinal gradient. *African Journal of Ecology*, *40*, 379-385. https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2002.00397.x

Doughty, C. E., Metcalfe, D. B., Girardin, C. a. J., Amézquita, F. F., Cabrera, D. G., Huasco, W. H., Silva-Espejo, J. E., Araujo-Murakami, A., da Costa, M. C., Rocha, W., Feldpausch, T. R., Mendoza, A. L. M., da Costa, A. C. L., Meir, P., Phillips, O. L., & Malhi, Y. (2015). Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. *Nature*, *519*(7541), Article 7541. https://doi.org/10.1038/nature14213

Dupont, L. M., Jahns, S., Marret, F., & Ning, S. (2000). Vegetation change in equatorial West Africa : Time-slices for the last 150 ka. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *155*(1), 95-122. https://doi.org/10.1016/S0031-0182(99)00095-4

Duvigneaud, P. (1949). *Les Savanes du Bas-Congo : Essai de phytosociologie topographique*. Presses de Lejeunia.

Edwards, E. J., Osborne, C. P., Strömberg, C. A. E., & Smith, S. A. (2010). The origins of C4 grasslands : Integrating evolutionary and ecosystem. *Science*, *328*(5978), 587-591. https://doi.org/10.1126/science.1177216

Eggleton, P. (1997). The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regerating lowland depterocarp forest in Sabah, East Malaysia. *Ecotropica*, *3*, 119-128.

Eggleton, P. (2000). Global patterns of termite diversity. In T. Abe, D. E. Bignell, & M. Higashi (Éds.), *Termites : Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (p. 25-51). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_2

Eggleton, P., Bignell, D., Sands, W., Mawdsley, N., Lawton, J., Wood, T., & Bignell, N. (1996). The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the mbalmayo forest reserve, southern cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *351*(1335), 51-68. https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0004

Eggleton, P., Williams, P. H., & Gaston, K. J. (1994). Explaining global termite diversity : Productivity or history? *Biodiversity and Conservation*, *3*(4), 318-330.

Ekblom, A., & Gillson, L. (2010). Fire history and fire ecology of Northern Kruger (KNP) and Limpopo National Park (PNL), southern Africa. *The Holocene*, *20*(7), 1063-1077. https://doi.org/10.1177/0959683610369499

Emerson, A. E. (1966). A Revision of the Termite Subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian Region- W. A. Sands. *The Quarterly Review of Biology*, *41*(3), 325-325. https://doi.org/10.1086/405098

Engel, M. S. (2011). Family-group names for termites (Isoptera), redux. *ZooKeys*, *148*, 171-184. https://doi.org/10.3897/zookeys.148.1682

Fairhead, J., & Leach, M. (1996). *Misreading the African Landscape : Society and Ecology in a Forest Savanna Mosaic*. Cambridge University Press.

Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary Production of the Biosphere : Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, *281*(5374), 237-240. https://doi.org/10.1126/science.281.5374.237

Fournier, A., & Lamotte, M. (1983). Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux. *Université d'Abidjan*, *13*, 38.

Fox-Dobbs, K., Doak, D. F., Brody, A. K., & Palmer, T. M. (2010). Termites create spatial structure and govern ecosystem function by affecting N2 fixation in an East African savanna. *Ecology*, *91*(5), 1296-1307. https://doi.org/10.1890/09-0653.1

Freschet, G., Roumet, C., Violle, C., & Garnier, E. (2018). *Interactions entre le sol et la végétation : Structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol* (p. 83-99).

Freschet, G. T., Violle, C., Roumet, C., & Garnier, E. (2018). Interactions between Soil and Vegetation : Structure of Plant Communities and Soil Functioning. *Soils as a Key Component of the Critical Zone 6*, 83-104. https://doi.org/10.1002/9781119438274.ch5

Freymann, B. P., Buitenwerf, R., Desouza, O., & Olff, H. (2008). The importance of termites (Isoptera) for the recycling of herbivore dung in tropical ecosystems : A review. *European Journal of Entomology*, *105*(2), 165-173. https://doi.org/10.14411/eje.2008.025

Froment, A., & Guffroy, J. (2003). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. IRD Editions.

Frost, P., & Robertson, F. (1987). The Ecological Effects of Fire in Savannas. *IUBS Monograph Series*, *3*.

Galili, T. (2015). dendextend : An R package for visualizing, adjusting and comparing trees of hierarchical clustering. *Bioinformatics*, *31*(22), 3718-3720. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btv428

Gardner, C. M. K., Laryea, K. B., & Unger, P. W. (1999). *Soil physical contraints to plant growth and crop production*. 96.

Gathorne-Hardy, F. J., Collins, N. M., Buxton, R. D., & Eggleton, P. (2000). A faunistic review of the termites (Insecta : Isoptera) of Sulawesi, including an updated checklist of the species. *Malayan Nature Journal*, *54*(4), 347-353.

Gathorne-Hardy, F. J., Jones, D. T., & Mawdsley, N. A. (2000). The recolonization of the Krakatau islands by termites (Isoptera), and their biogeographical origins. *Biological Journal of the Linnean Society*, *71*(2), 251-267. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01257.x

Gathorne-Hardy, F. J., Syaukani, Davies, R. G., Eggleton, P., & Jones, D. T. (2002). Quaternary rainforest refugia in south-east Asia : Using termites (Isoptera) as indicators. *Biological Journal of the Linnean Society*, *75*(4), 453-466. https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00031.x

Gathorne-Hardy, F. J., Syaukani, & Eggleton, P. (2001). The effects of altitude and rainfall on the composition of the termites (Isoptera) of the Leuser Ecosystem (Sumatra, Indonesia). *Journal of Tropical Ecology*, *17*(3), 379-393. https://doi.org/10.1017/S0266467401001262

Ghebrehiwot, H. M., Kulkarni, M. G., Light, M. E., Kirkman, K. P., & Van Staden, J. (2011). Germination activity of smoke residues in soils following a fire. *South African Journal of Botany*, *77*(3), 718-724. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.03.006

Gignoux, J., Clobert, J., & Menaut, J.-C. (1997). Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia*, *110*(4), 576-583. https://doi.org/10.1007/s004420050198

Gignoux, J., Mordelet, P., & Menaut, J.-C. (2006). Biomass Cycle and Primary Production. In L. Abbadie, J. Gignoux, X. Le Roux, & M. Lepage (Éds.), *Lamto : Structure, Functioning, and Dynamics of a Savanna Ecosystem* (p. 115-137). Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8_7

Girardin, C. a. J., Aragão, L. E. O. C., Malhi, Y., Huaraca Huasco, W., Metcalfe, D. B., Durand, L., Mamani, M., Silva-Espejo, J. E., & Whittaker, R. J. (2013). Fine root dynamics along an elevational gradient in tropical Amazonian and Andean forests. *Global Biogeochemical Cycles*, *27*(1), 252-264. https://doi.org/10.1029/2011GB004082

Girardin, C. a. J., Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Mamani, M., Huaraca Huasco, W., Durand, L., Feeley, K. J., Rapp, J., Silva-Espejo, J. E., Silman, M., Salinas, N., & Whittaker, R. J. (2010). Net primary productivity allocation and cycling of carbon along a tropical forest elevational transect in the Peruvian Andes. *Global Change Biology*, *16*(12), 3176-3192. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02235.x

Giresse, P., Maley, J., & Chepstow-Lusty, A. (2020a). Understanding the 2500 yr BP rainforest crisis in West and Central Africa in the framework of the Late Holocene : Pluridisciplinary analysis and multi-archive reconstruction. *Global and Planetary Change*, *192*, 103257. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103257

Giresse, P., Maley, J., & Chepstow-Lusty, A. (2020b). Understanding the 2500 yr BP rainforest crisis in West and Central Africa in the framework of the Late Holocene : Pluridisciplinary analysis and multi-archive reconstruction. *Global and Planetary Change*, *192*, 103257. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103257

Gracheva, R. (2011). Formation of soil diversity in the mountainous tropics and subtropics : Rocks, time, and erosion. *Geomorphology*, *135*(3), 224-231. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.02.008

Gray, E. F., & Bond, W. J. (2015). Soil nutrients in an African forest/savanna mosaic : Drivers or driven? *South African Journal of Botany*, *101*, 66-72. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.06.003

Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Evans, T. A., Parr, C. L., & Eggleton, P. (2019). Termites can decompose more than half of deadwood in tropical rainforest. *Current Biology*, *29*(4), R118-R119. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.01.012

Hairston, N. G., Smith, F. E., & Slobodkin, L. B. (1960). Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist*, *94*(879), 421-425. https://doi.org/10.1086/282146

Hardy, O. J., Born, C., Budde, K., Daïnou, K., Dauby, G., Duminil, J., Ewédjé, E.-E. B. K., Gomez, C., Heuertz, M., Koffi, G. K., Lowe, A. J., Micheneau, C., Ndiade-Bourobou, D., Piñeiro, R., & Poncet, V. (2013). Comparative phylogeography of African rain forest trees : A review of genetic signatures of vegetation history in the Guineo-Congolian region. *Comptes Rendus Geoscience*, *345*(7), 284-296. https://doi.org/10.1016/j.crte.2013.05.001

Harry, M. (1998). *Les termites humivores de la Lope.* (p. 16) [Unpublished Report]. Université Paris XII.

Hellemans, S., Deligne, J., Roisin, Y., & Josens, G. (2021). Phylogeny and revision of the 'Cubitermes complex' termites (Termitidae : Cubitermitinae). *Systematic Entomology*, *46*(1), 224-238. https://doi.org/10.1111/syen.12458

Henga, B., K. (2021). *Evolution des écosystèmes dans un contexte de mosaïque de forêt-savane et de présence humaine depuis 9000 ans BP au Parc National de la Lopé (Gabon central) : Approche*

palynologique [Doctoral Thesis, Université Paris Sciences et Lettres]. http://www.theses.fr/s213360

Hiol, F., Kemeuze, V. A., & Konsala, S. (2014). Les espaces forestiers des savanes et steppes d'Afrique centrale. In C. de Wasseige, J. Flynn, D. Louppe, F. Hiol Hiol, & P. Mayaux (Éds.), *Les forêts du bassin du Congo : État des forêts 2013.* (p. 165-183). Weyrich.

Hirota, M., Holmgren, M., Van Nes, E. H., & Scheffer, M. (2011). Global Resilience of Tropical Forest and Savanna to Critical Transitions. *Science*, *334*(6053), 232-235. https://doi.org/10.1126/science.1210657

Hoetzel, S., Dupont, L., Schefuß, E., Rommerskirchen, F., & Wefer, G. (2013). The role of fire in Miocene to Pliocene C4 grassland and ecosystem evolution. *Nature Geoscience*, *6*(12), 1027-1030. https://doi.org/10.1038/ngeo1984

Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C. R., Lau, O. L., Haridasan, M., & Franco, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna-forest boundary : How plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, *15*(7), 759-768. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x

Holmgren, G. G. S., Juve, R. L., & Geschwender, R. C. (1977). A Mechanically Controlled Variable Rate Leaching Device. *Soil Science Society of America Journal*, *41*(6), 1207-1208. https://doi.org/10.2136/sssaj1977.03615995004100060041x

Houba, V. J. G., Erp, P. J. van, Fotyma, M., Loch, J., & Baier, J. (1995). *Development and testing of a universal soil extraction method for the evaluation of soil fertility and soil pollution.* https://www.scinapse.io/papers/2797039629

House, J., Archer, S., Breshears, D., & Scholes, R. (2003). Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography*, *30*, 1763-1777. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00873.x

Hu, J., Zhong, J., Guo, M., Li, Q., & Liu, B. (2007). Alate dispersal distances of the black-winged subterranean termite Odontotermesformosanus (Isoptera : Termitidae) in southern China. *Sociobiology*, *50*, 513-520.

Hubau, W., Lewis, S. L., Phillips, O. L., Affum-Baffoe, K., Beeckman, H., Cuní-Sanchez, A., Daniels, A. K., Ewango, C. E. N., Fauset, S., Mukinzi, J. M., Sheil, D., Sonké, B., Sullivan, M. J. P., Sunderland, T. C. H., Taedoumg, H., Thomas, S. C., White, L. J. T., Abernethy, K. A., Adu-Bredu, S., … Zemagho, L. (2020). Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature*, *579*(7797), Article 7797. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0

Huntley, B. J. (1982). Southern African Savannas. In B. J. Huntley & B. H. Walker (Éds.), *Ecology of Tropical Savannas* (ECOLSTUD, Vol. 42, p. 101-119). Springer.

Jeffery, K. J., Korte, L., Palla, F., Walters, G., White, L. J. T., & Abernethy, K. A. (2014). Fire management in a changing landscape : A case study from Lopé national park, Gabon. *PARKS*, *20*(1), 39-52. https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2014.PARKS-20-1.KJJ.en

Jones, D. T., & Eggleton, P. (2000). Sampling termite assemblages in tropical forests : Testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology*, *37*(1), 191-203. https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00464.x

Jones, I., Bunnefeld, N., Jump, A., Peres, C., & Dent, D. (2016). Extinction debt on reservoir land-bridge islands. *Biological Conservation*, *199*, 75-83. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.036

Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlöf, J., Lavelle, P., & Lepage, M. (2006). Soil invertebrates as ecosystem engineers : Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology*, *32*(2), 153-164. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.07.004

Jouquet, P., Traoré, S., Choosai, C., Hartmann, C., & Bignell, D. (2011). Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology*, *47*(4), 215-222.

Kanvaly, D. (2012). *Effets du feu de brousse et de l'hétérogénéité spatiale sur le peuplement des insectes dans une savane humide (Lamto, Côte d'Ivoire) : Les termites comme modèles d'adaptation de la biodiversité dans les milieux régulièrement brûlés* [Doctoral Thesis]. Université Nangui Abrogoua.

Kaspari, M., Yanoviak, S. P., & Dudley, R. (2008). On the biogeography of salt limitation : A study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(46), 17848-17851. https://doi.org/10.1073/pnas.0804528105

Kaspari, M., Yanoviak, S. P., Dudley, R., Yuan, M., & Clay, N. A. (2009). Sodium shortage as a constraint on the carbon cycle in an inland tropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(46), 19405-19409. https://doi.org/10.1073/pnas.0906448106

Keddy, P. (2007). *Plants and Vegetation : Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press.

Keeley, J., & Rundel, P. (2005). Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters*, *8*, 683-690. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00767.x

Kifukieto, C., Deligne, J., Kachaka, C., & Francis, F. (2014). Inventaire préliminaire des termites (Isoptera) du plateau des Batékés en République Démocratique du Congo. *Entomologie Faunistique*, *67*, 49-57.

King, J., Moutsinga, J. B., & Doufoulon, G. (1997). Conversion of anthropogenic savanna to production forest through fire-protection of the forest-savanna edge in Gabon, Central Africa. *Forest Ecology and Management*, *94*(1-3), 233-247.

Kitayama, K., & Mueller-Dombois, D. (1994). An altitudinal transect analysis of the windward vegetation on Haleakala, a Hawaiian island mountain : (2) vegetation zonation. *Phytocoenologia*, 135-154. https://doi.org/10.1127/phyto/24/1994/135

Koch, A. S., & Matzner, E. (1993). Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (Picea abies Karst.) and European beech (Fagus silvatica L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant and Soil*, *151*(2), 227-237. https://doi.org/10.1007/BF00016288

Koechlin, J. (1961). *Végétation des savanes dans le sud de la République du Congo*. https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=ve%CC%81ge%CC%81tation+des+savanes+dans+le+sud+de+la+Re%CC%81publique+du+Congo&author=Koechlin%2C+Jean&publication_year=1961

Koechlin, J. (1962). *Flore du Gabon. No. 5. Famille des Graminées*. Muséum Nat. d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Phanérogamie.

Kouakou, E. (2015). *Etude de l'impact immédiat du feu tardif sur le peuplement des fourmis terricoles et des termites endogés dans une savane guinéenne (Réserve scientifique de Lamto, Côte d'Ivoire)* (p. 51) [Mémoire de Master 1]. Université Nangui Abrogoua.

Krishna, K., Grimaldi, D. A., Krishna, V., & Engel, M. S. (2013). *Treatise on the Isoptera of the world. (Bulletin of the American Museum of Natural History, no. 377)*. https://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/6430

Kwon, T.-S., Kim, S.-S., Lee, C. M., & Jung, S. J. (2013). Changes of butterfly communities after forest fire. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, *16*(4), 361-367. https://doi.org/10.1016/j.aspen.2013.04.010

Labrière, N., Tao, S., Chave, J., Scipal, K., Toan, T. L., Abernethy, K., Alonso, A., Barbier, N., Bissiengou, P., Casal, T., Davies, S. J., Ferraz, A., Hérault, B., Jaouen, G., Jeffery, K. J., Kenfack, D., Korte, L., Lewis, S. L., Malhi, Y., … Saatchi, S. (2018). In Situ Reference Datasets From the TropiSAR and AfriSAR Campaigns in Support of Upcoming Spaceborne Biomass Missions. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, *11*(10), 3617-3627. https://doi.org/10.1109/JSTARS.2018.2851606

Lal, R. (1988). Effects of macrofauna on soil properties in tropical ecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *24*(1), 101-116. https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90059-X

Lal, R. (2015). Restoring Soil Quality to Mitigate Soil Degradation. *Sustainability*, *7*(5), Article 5. https://doi.org/10.3390/su7055875

Lanfranchi, R., & Schwartz, D. (Éds.). (1990). *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*. Editions de l'ORSTOM.

Lanfranchi, R., Schwartz, D., & Mariotti, A. (1990). Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. du Congo) : 1. Apports de la pédologie et de la biogéochimie isotopique (14 C et 13 C). In R. Lanfranchi & D. Schwartz (Éds.), *Paysages quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique* (p. 314-325). ORSTOM.

Lavelle, P., & Spain, A. V. (2001). *Soil ecology*. Kluwer Academic Publishers.

Leal, M. E. (2001). Microrefugia, Small Scale Ice Age Forest Remnants. *Systematics and Geography of Plants*, *71*(2), 1073. https://doi.org/10.2307/3668739

Legros, J.-P. (2007). *Les grands sols du monde*. Presses polytechniques et universitaires romandes.

Lenth, R. V., Buerkner, P., Herve, M., Love, J., Riebl, H., & Singmann, H. (2021). *emmeans : Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* (1.7.0) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=emmeans

Lepage, M., Abbadie, L., Josens, G., & Lavelle, P. (2006). Role of Soil Fauna in Nitrogen Cycling. In L. Abbadie, J. Gignoux, X. Le Roux, & M. Lepage (Éds.), *Lamto : Structure, Functioning, and Dynamics of a Savanna Ecosystem* (p. 299-311). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33857-6_16

Lerdau, M. (2005). Mineral Nutrition of Plants : Principles and Perspectives. Second Edition. By Emanuel Epstein and Arnold J Bloom. *The Quarterly Review of Biology*, *80*(3), 359-359. https://doi.org/10.1086/497210

Letouzey, R.-G., & Aubréville, A. P. (1968). *Etude phytogéographique du Cameroun*. P. Lechevalier.

Leuschner, C., Moser, G., Bertsch, C., Röderstein, M., & Hertel, D. (2007). Large altitudinal increase in tree root/shoot ratio in tropical mountain forests of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, *8*, 219-230. https://doi.org/10.1016/j.baae.2006.02.004

Lewis, S. L., & Labriere, N. (2016). *Report for AfriSAR Gabon in situ field campaign* (p. 20). University College London.

Longino, J. T., Coddington, J., & Colwell, R. K. (2002). The ant fauna of a tropical rainforest : Estimating species richness three different ways. *Ecology*, *83*(3), 689-702. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002) 083 [0689: TAFOAT] 2.0.CO;2

Louppe, D., Oliver, R., Ouattara, N., & Fortier, M. (2001). *Impacts des feux répétés sur les sols de savanes du centre de la Côte d'Ivoire*. 16.

Mächler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2012). Cluster : Cluster Analysis Basics and Extensions. In *R packages* (R package version 2.1.2 — For new features, see the « Changelog » file (in the package source)) [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=cluster.

Maley, J. (1996). The african rain forest- main characteristics of changes in vegetation and climate from the Upper Cretaceous to the Quarternary. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh B*, *104B*, 31-73.

Maley, J., & Brenac, P. (1998). Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of west Cameroon during the last 28,000 years. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *99*(2), 99-188.

Malhi, Y., Aragão, L. E. O. C., Metcalfe, D. B., Paiva, R., Quesada, C. A., Almeida, S., Anderson, L., Brando, P., Chambers, J. Q., Da COSTA, A. C. L., Hutyra, L. R., Oliveira, P., Patiño, S., Pyle, E. H., Robertson, A. L., & Teixeira, L. M. (2009). Comprehensive assessment of carbon productivity, allocation and storage in three Amazonian forests. *Global Change Biology*, *15*(5), 1255-1274. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01780.x

Malhi, Y., Doughty, C., & Galbraith, D. (2011). The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1582), 3225-3245. https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0062

Malhi, Y., & Grace, J. (2000). Tropical Forests and Atmospheric Carbon Dioxide. *Trends in ecology & evolution*, *15*, 332-337. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01906-6

Marthews, T., Riutta, T., Girardin, C., Butt, N., Cain, R., Menor, I. O., Urrutia, R., Moore, S., Metcalfe, D., & Malhi, Y. (2014). *Measuring tropical forest carbon allocation and cycling*.

Mataix-Solera, J., Cerdà, A., Arcenegui, V., Jordán, A., & Zavala, L. M. (2011). Fire effects on soil aggregation : A review. *Earth-Science Reviews*, *109*(1), 44-60. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.08.002

Mathieu, J. (2004). *Etude de la macrofaune du sol dans une zone de déforestation en Amazonie du sud-est, au Brésil, dans le contexte de l'agriculture familiale* [Phdthesis, Université Pierre et Marie Curie]. https://hal.archives-ouvertes.fr/tel-01342197

Mayaux, P., & Lambin, E. F. (1997). Tropical forest area measured from global land-cover classifications : Inverse calibration models based on spatial textures. *Remote Sensing of Environment*, *59*(1), 29-43. https://doi.org/10.1016/S0034-4257(96)00077-6

Menaut, C. J. (1983). The vegetation of African savannas. *Ecosystems of the world*. https://cir.nii.ac.jp/crid/1572543025406207360

Menaut, J. C., & Cesar, J. (1979). Structure and Primary Productivty of Lamto Savannas, Ivory Coast. *Ecology*, *60*(6), 1197-1210. https://doi.org/10.2307/1936967

Metcalfe, D. B., Meir, P., Aragão, L. E. O. C., da Costa, A. C. L., Braga, A. P., Gonçalves, P. H. L., de Athaydes Silva Junior, J., de Almeida, S. S., Dawson, L. A., Malhi, Y., & Williams, M. (2008). The effects of water availability on root growth and morphology in an Amazon rainforest. *Plant and Soil*, *311*(1), 189-199. https://doi.org/10.1007/s11104-008-9670-9

Metcalfe, D. B., Williams, M., Aragão, L. E. O. C., Da Costa, A. C. L., De Almeida, S. S., Braga, A. P., Gonçalves, P. H. L., De Athaydes, J., Junior, S., Malhi, Y., & Meir, P. (2007). A method for extracting plant roots from soil which facilitates rapid sample processing without compromising measurement accuracy. *New Phytologist*, *174*(3), 697-703. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02032.x

Métégué N'Nah, N. (1981). *Domination coloniale au Gabon : La résistance d'un peuple, 1839-1960*. Harmattan.

Michaletz, S. T., Cheng, D., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2014). Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature*, *512*(7512), Article 7512. https://doi.org/10.1038/nature13470

Midgley, J. J., Lawes, M. J., Chamaillé-Jammes, S., Midgley, J. J., Lawes, M. J., & Chamaillé-Jammes, S. (2010). Savanna woody plant dynamics : The role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany*, *58*(1), 1-11. https://doi.org/10.1071/BT09034

Mills, A. J., Strydom, T., Allen, J. L., & Baum, J. (2021). The chemistry of the pedoderm – part 1 : Grasslands and savannas in the central Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Range & Forage Science*, *0*(0), 1-6. https://doi.org/10.2989/10220119.2021.1938222

Ministère de l'Education Nationale de la République Gabonaise, Ministère de l'Éducation Nationale de la République Gabonaise, & Institut Pédagogique National de Libreville. (1983). *Géographie et cartographie du Gabon—Atlas illustré*. EDICEF. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_5/b_fdi_16-17/21243.pdf

Mitchard, E., & Flintrop, C. (2013). Woody encroachment and forest degradation in sub-Saharan Africa's woodlands and savannas 1982–2006. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, *368*. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0406

Mitchard, E., Saatchi, S. S., Gerard, F. F., Lewis, S. L., & Meir, P. (2009). Measuring Woody Encroachment along a Forest–Savanna Boundary in Central Africa. *Earth Interactions*, *13*(8), 1-29. https://doi.org/10.1175/2009EI278.1

Mokany, K., Raison, R. J., & Prokushkin, A. S. (2006). Critical analysis of root : Shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, *12*(1), 84-96. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x

Molloy, L. (1997). *Forest Buffalo, Synercus caffer nanus and burning of savannas at Lopé Reserve, Gabon*. Masters Thesis.

Molto, Q., Rossi, V., & Blanc, L. (2013). Error propagation in biomass estimation in tropical forests. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*(2), 175-183. https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00266.x

Monnier, Y. (1968). Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. In Côte d'Ivoire. Direction de la recherche scientifique (Éd.), *Etudes éburnéennes*. Ministère de l'éducation nationale de la République de Côte-d'Ivoire.

Moore, S., Adu-Bredu, S., Duah-Gyamfi, A., Addo-Danso, S. D., Ibrahim, F., Mbou, A. T., de Grandcourt, A., Valentini, R., Nicolini, G., Djagbletey, G., Owusu-Afriyie, K., Gvozdevaite, A., Oliveras, I., Ruiz-Jaen, M. C., & Malhi, Y. (2018). Forest biomass, productivity and carbon cycling along a rainfall gradient in West Africa. *Global Change Biology*, *24*(2), e496-e510. https://doi.org/10.1111/gcb.13907

Mordelet, P. (1993). Influence of tree shading on carbon assimilation of grass leaves [Hyparrhenia diplandra] in Lamto savanna, Cote d'Ivoire. *Acta Oecologica (France)*. https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Influence+of+tree+shading+on+carbon+assimilation+of+grass+leaves+%5BHyparrhenia+diplandra%5D+in+Lamto+savanna%2C+Cote+d%27Ivoir

e&author=Mordelet%2C+P.+%28Ecole+Normale+Superieure%2C+Paris+%28France%29.+Laboratoire+d%27Ecologie%29&publication_year=1993

Mordelet, P., & Menaut, J.-C. (1995). Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science*, *6*(2), 223-228. https://doi.org/10.2307/3236217

Morley, R. J. (2000). *Origin and evolution of tropical rain forests.* John Wiley & Sons.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, *403*(6772), Article 6772. https://doi.org/10.1038/35002501

Nana, A. (2005). *Apport de la télédétection et du SIG pour le suivi de la dynamique forêt-savane. Cas au Gabon du Parc de la Lopé de 1982 à 1996.* DESS Thesis.

N'Dri, A. B., Gignoux, J., Barot, S., Konaté, S., Dembélé, A., & Werner, P. A. (2014). The dynamics of hollowing in annually burnt savanna trees and its effect on adult tree mortality. *Plant Ecology*, *215*(1), 27-37. https://doi.org/10.1007/s11258-013-0276-9

Nieto-Quintano, P., Mitchard, E. T. A., Odende, R., Batsa Mouwembe, M. A., Rayden, T., & Ryan, C. M. (2018). The mesic savannas of the Batéké Plateaux : Carbon stocks and floristic composition. *Biotropica*, *50*(6), 868-880. https://doi.org/10.1111/btp.12606

Nobre, T., Eggleton, P., & Aanen, D. K. (2010). Vertical transmission as the key to the colonization of Madagascar by fungus-growing termites? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1680), 359-365. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1373

Nutting, W. (1969). Flight and colony foundation. *Biology of Termites*, 233-282.

Nyirambangutse, B. (2016). *Carbon and nutrient cycling in Afromontane tropical forests at different successional stages*. https://gupea.ub.gu.se/handle/2077/47963

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O'Hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, M., Szöcs, E., & Wagner, H. (2020). *Vegan community ecology package version 2.5-7 November 2020* [Logiciel]. https://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Oslisly, R., Doutrelepont, H., Fontugne, M., Forestier, H., Giresse, P., Hatté, C., & White, L. J. T. (2006). Premiers résultats pluridisciplinaires d'une stratigraphie vieille de plus de 40000 ans du site de Maboué 5 dans la réserve de la Lopé au Gabon. *Congrès de l'UISPP. Union Internationale des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques : Session 15. Préhistoire en Afrique = African Prehistory, 14., Liège (BEL), 2001/09/02-08*, 189-198.

Oslisly, R., & Peyrot, B. (1992). L'arrivée des premiers métallurgistes sur l'Ogooué (Gabon). *The African Archaeological Review*, *10*, 129-138.

Oslisly, R., Peyrot, B., Abdessadok, S., & White, L. J. T. (1996). Le site de Lopé 2 : Un indicateur de transition écosystémique ca 10 000 BP dans la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon). *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences.Série 2a : Sciences de la Terre et des Planètes*, *325*(11), 393-395.

Oslisly, R., & White, L. J. T. (2000). La relation homme/milieu dans la Réserve de la Lopé (Gabon) au cours de l'Holocène; les implications sur l'environnement. In M. Servant & S. Servant-Vildary (Éds.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, CNRS/ORSTROM* (p. 241-250). UNESCO.

Oslisly, R., White, L. J. T., Bentaleb, I., Favier, C., Fontugne, M., Gillet, J.-F., & Sebag, D. (2013). Climatic and cultural changes in the west Congo Basin forests over the past 5000 years. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1625), 20120304. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0304

Palmer, M. W. (1993). Putting Things in Even Better Order : The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology*, *74*(8), 2215-2230. https://doi.org/10.2307/1939575

Pan, Y., Birdsey, R., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P., Kurz, W., Phillips, O., Shvidenko, A., Lewis, S., Canadell, J., Ciais, P., Jackson, R., Pacala, S., McGuire, A., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., & Hayes, D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science (New York, N.Y.)*, *333*, 988-993. https://doi.org/10.1126/science.1201609

Paoli, G. D., & Curran, L. M. (2007). Soil Nutrients Limit Fine Litter Production and Tree Growth in Mature Lowland Forest of Southwestern Borneo. *Ecosystems*, *10*(3), 503-518. https://doi.org/10.1007/s10021-007-9042-y

Pausas, J. G., & Bond, W. J. (2019). Humboldt and the reinvention of nature. *Journal of Ecology*, *107*(3), 1031-1037. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13109

Pearson, T., & Rosenberg, R. (1977). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology*, *16*, 229-311.

Peterson, D. W., & Reich, P. B. (2001). Prescribed Fire in Oak Savanna : Fire Frequency Effects on Stand Structure and Dynamics. *Ecological Applications*, *11*(3), 914-927. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[0914:PFIOSF]2.0.CO;2

Peyrot, B., Oslisly, R., Abdessadok, S., Fontugne, M., Hatte, C., & White, L. J. T. (2003). Les paléoenvironnements de la fin du Pléistocène et de l'Holocène dans la réserve de la Lopé (Gabon) : Approche par les indicateurs géomorphologiques, sédimentologiques, phytologiques, géochimiques et anthropogènes des milieux enregistreurs de la dépression de la Lopé. *L'Anthropologie*, *107*(2), 291-307. https://doi.org/10.1016/S0003-5521(03)00011-6

Quesada, C. A., Lloyd, J., Schwarz, M., Baker, T. R., Phillips, O. L., Patiño, S., Czimczik, C., Hodnett, M. G., Herrera, R., Arneth, A., Lloyd, G., Malhi, Y., Dezzeo, N., Luizão, F. J., Santos, A. J. B., Schmerier, J., Arroyo, L., Silveira, M., Priante Filho, N., … Ramírez, H. (2009). Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussion*, *6*, 3993-4057. https://doi.org/10.5194/bgd-6-3993-2009

R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/

Reich, P. B., Peterson, D. W., Wedin, D. A., & Wrage, K. (2001). Fire and Vegetation Effects on Productivity and Nitrogen Cycling Across a Forest–Grassland Continuum. *Ecology*, *82*(6), 1703-1719. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1703:FAVEOP]2.0.CO;2

Riou, G. (1995). *Savanes : L'herbe, l'arbre et l'homme en terres tropicales*. Armand Colin.

Roisin, Y., & Korb, J. (2011). Social Organisation and the Status of Workers in Termites. In D. E. Bignell, Y. Roisin, & N. Lo (Éds.), *Biology of Termites : A Modern Synthesis* (p. 133-164). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3977-4_6

Roisin, Y., & Leponce, M. (2004). Characterizing termite assemblages in fragmented forests : A test case in the Argentinian Chaco. *Austral Ecology*, *29*(6), 637-646. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01403.x

Roy, J., Saugier, B., & Mooney, H. A. (2001). *Terrestrial Global Productivity*. Academic Press.

Roy-Noel, J. (1971). *Recherches sur l'écologie et l'éthologie des isoptères de la Presqu'ile du Cap-Vert.* Université Paris.

Sagang, L. B. (2022). *Monitoring Forest-Savanna Dynamics in the Guineo-Congolian Transition Area of the Centre Region of Cameroon* [Université de Yaoundé 1]. https://hal.inrae.fr/tel-03528875

Sanders, H. L. (1968). Marine Benthic Diversity : A Comparative Study. *The American Naturalist*, *102*(925), 243-282. https://doi.org/10.1086/282541

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., … Zambatis, N. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, *438*(7069), 846-849. https://doi.org/10.1038/nature04070

Sannier, C., McRoberts, R. E., Fichet, L.-V., & Makaga, E. M. K. (2014). Using the regression estimator with Landsat data to estimate proportion forest cover and net proportion deforestation in Gabon. *Remote Sensing of Environment*, *151*, 138-148. https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.09.015

Saugier, B., Roy, J., & Mooney, H. (2001). Estimations of global terrestrial productivity : Converging toward a single number? *Terrestrial Global Productivity*, 543-557.

Schnell, R. (1976). Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. *Annales de Géographie*, *81*(448), 744-745.

Scholes, R. J., & Walker, B. H. (1993). An African savanna : Synthesis of the Nylsvley study. *An African Savanna: Synthesis of the Nylsvley Study.* https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19950606856

Scholtz, O. I. (2010). *Inter-continental patterns in the fine-scale spatial ecology of rainforest termites* [Doctoral Thesis (PhD)]. University of Plymouth.

Schwartz, D., de Foresta, H., Marriotti, A., Balesdent, J., Massimba, J. P., & Girardin, C. (1996). Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe : A pedological, botanical and isotopic (13C and 14C) study. *Oecologia*, *106*, 516-524.

Schwartz, D., Elenga, H., Vincens, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Achoundong, G., Alexandre, Belingard, C., Girardin, C., Gillet, B., Maley, J., De Namur, G., Reynaud-Farrera, C., & Youta Happi, J. (2000). Origine et évolution des savanes d s marges forestières en Afrique centrale Atlantique (Cameroun, Gabon, Congo) :approche aux échelles millénaires et séculaires. In M. Servant & S. Servant-Vildary (Éds.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux* (p. 325-338). IRD; UNESCO.

Schwartz-Dominique. (1988). *Livre : Histoire d'un paysage, le Lousséké, paléoenvironnements quaternaires et podzolisation sur sables Batéké : quarante derniers millénaires, région de Brazzaville, R.P. du Congo écrit par Dominique Schwartz - ORSTOM* (OSTROM). Institut français

de recherche scientifique pour le dévéloppement en coopération. https://www.lalibrairie.com/livres/histoire-d-un-paysage-le-lousseke-paleoenvironnements-quaternaires-et-podzolisation-sur-sables-bateke--quarante-derniers-millenaires-region-de-brazzaville-r-p--du-congo_0-748786_9782709908849.html

Shugart, H. H., & Woodward, F. I. (2011). *Global Change and the Terrestrial Biosphere : Achievements and Challenges*. John Wiley & Sons.

Similä, M., Kouki, J., Monkkonen, M., & Ylisirniö, A.-L. (2002). Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. *Ecography*, *25*, 42-52. https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250106.x

Smit, I. P. J., Asner, G. P., Govender, N., Kennedy-Bowdoin, T., Knapp, D. E., & Jacobson, J. (2010). Effects of fire on woody vegetation structure in African savanna. *Ecological Applications*, *20*(7), 1865-1875. https://doi.org/10.1890/09-0929.1

Soki, K., Josens, G., & Loreau, M. (1996). Growth and demography ofCubitermes speciosus mounds (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, *43*(2), 189-200. https://doi.org/10.1007/BF01242570

Solbrig, O. T., Menaut, J.-C., Mentis, M., Shugart, H., H., Stott, P., & Wigston, D. (1990). *Savanna modelling for global change* (Biology International, special issue 24, 47 p.-IUBS. Report of a workshop held at the Harvard forest, Petersham, Mass. USA, 15-20 Octobre 1990.).

Sosef, M., Issembe, Y., Bourobou, H. P., & Koopman, W. J. M. (2004). To delete. *Monts Doudou, Gabon: A floral and faunal inventory with references to elevational variation.*

Spriggs, E. L., Christin, P.-A., & Edwards, E. J. (2014). C4 Photosynthesis Promoted Species Diversification during the Miocene Grassland Expansion. *PLOS ONE*, *9*(5), e97722. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097722

Staver, A. C., Archibald, S., & Levin, S. (2011). Tree cover in sub-Saharan Africa : Rainfall and fire constrain forest and savanna as alternative stable states. *Ecology*, *92*(5), 1063-1072. https://doi.org/10.1890/10-1684.1

Tano, Y., & Lepage, M. (1990). Les termites : Dynamique des nids épigés et interactions avec les composantes du milieu- fdi:30559- Horizon. In *Structure et fonctionnement hydropédologique d'un petit bassin versant de savane humide* (ORSTOM, p. 105-116). https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:30559

Texier, N. (2021). *Texier 2021 - Biogéographie des plantes vasculaires endémiques d'Afrique centrale occidentale : Des mécanismes passés aux stratégies de conservation futures*. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.10924.13448

Thiéblemont, D., C., C., Billa, M., Bouton, P., Préat, A., & Collaborateurs, E. (2009). *Notice explicative de la carte géologique et des Ressources minérales de la République gabonaise à 1/1 000 000* (DGMG). Ministère des Mines, du Pétrole, des Hydrocarbures.

Thioulouse, J., Chessel, D., Dole´dec, S., & Olivier, J.-M. (1997). ADE-4 : A multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, *7*(1), 75-83. https://doi.org/10.1023/A:1018513530268

Tilman, D. (1994). Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, *75*(1), 2-16. https://doi.org/10.2307/1939377

Turner, C. L., Blair, J. M., Schartz, R. J., & Neel, J. C. (1997). Soil N and Plant Responses to Fire, Topography, and Supplemental N in Tallgrass Prairie. *Ecology*, *78*(6), 1832-1843. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1832:SNAPRT]2.0.CO;2

Ukizintambara, T., White, L., Abernethy, K., & Thébaud, C. (2007). Gallery forests versus bosquets : Conservation of natural fragments at Lopé National Park in central Gabon. *African Journal of Ecology*, *45*(4), 476-482. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00757.x

Van der Kaars, W. A., & Dam, M. A. C. (1995). A 135,000-year record of vegetational and climatic change from the Bandung area, West-Java, Indonesia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *117*(1), 55-72. https://doi.org/10.1016/0031-0182(94)00121-N

Vande Weghe, J. P. (2008). *Les Parcs Nationaux du Gabon : Plateau Batéké*. Wildlife Conservation Society.

Vande Weghe, J. P. (2011). *Les Parcs Nationaux du Gabon : Lopé, Waka et Monts Birougou*. Agence Nationale des Parcs Nationaux and Wildlife Conservation Society.

Vande Weghe, J. P. (2012). *Les Parcs Nationaux du Gabon : Moukalaba-Doudou*. Agence Nationale des Parcs Nationaux.

Vande Weghe, J-P., Christy, P., Ducroq, M., Lee, M., Vande Weghe, G., & Pauwels, O.S.G. (2016). *Biodiversité des parcs nationaux et réserves du Gabon. 2. Especes, écosystemes et populations*. Agence Nationale des Parcs Nationaux.

van Wilgen, B. W., Everson, C. S., & Trollope, W. S. W. (1990). Fire Management in Southern Africa : Some Examples of Current Objectives, Practices, and Problems. In J. G. Goldammer (Éd.), *Fire in the Tropical Biota : Ecosystem Processes and Global Challenges* (p. 179-215). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75395-4_11

Veenendaal, E. M., Torello-Raventos, M., Miranda, H. S., Sato, N. M., Oliveras, I., van Langevelde, F., Asner, G. P., & Lloyd, J. (2018). On the relationship between fire regime and vegetation structure in the tropics. *New Phytologist*, *218*(1), 153-166. https://doi.org/10.1111/nph.14940

Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S.* (Fourth Edition.). Springer.

Vincens, A., Schwartz, D., Elenga, H., Reynaud-Farrera, I., Alexandre, A., Bertaux, J., Mariotti, A., Martin, L., Meunier, J.-D., Nguetsop, F., Servant, M., Servant-Vildary, S., & Wirrmann, D. (1999). Forest response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years BP and

inheritance on the modern landscapes. *Journal of Biogeography*, *26*(4), 879-885. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00333.x

Volney, W. J. A., & Fleming, R. A. (2000). Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *82*(1), 283-294. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(00)00232-2

Walker, B. H. (1985). Structure and function of savannas : An overview. In J. C. Tothill & J. J. Mott (Éds.), *Ecology and management of the world's savannas*. Commonwealth Agricultural Bureaux.

Walters, G. M. (2015). Changing Fire Governance in Gabon's Plateaux Batéké Savanna Landscape. *Conservation and Society*, *13*(3), 275. https://doi.org/10.4103/0972-4923.170404

Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., van der Putten, W. H., & Wall, D. H. (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, *304*(5677), 1629-1633. https://doi.org/10.1126/science.1094875

Watt, A. D., Stork, N. E., McBeath, C., & Lawson, G. L. (1997). Impact of Forest Management on Insect Abundance and Damage in a Lowland Tropical Forest in Southern Cameroon. *Journal of Applied Ecology*, *34*(4), 985-998. https://doi.org/10.2307/2405288

White, F. (1983). *The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the unesco / aetfat / unso vegetation map of Africa*. UNESCO.

White, L. J. T. (2001). Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae forest in central Gabon. In B. Weber, L. J. T. White, A. Vedder, & L. Naughton (Éds.), *African Rain Forest Ecology and Conservation* (p. 165-182). Yale University Press.

White, L. J. T., & Abernathy, K. (1996). *Guide de la végétation de la Réserve de la Lopé (Gabon)*. ECOFAC-Multipress Gabon.

White, L. J. T., Rogers, M. E., Tutin, C. E. G., Williamson, E. A., & Fernandez, M. (1995). Herbaceous vegetation in different forest types in the Lopé Reserve, Gabon : Implications for keystone food

availability. *African Journal of Ecology*, *33*(2), 124-141. https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1995.tb00788.x

Wigley, B. J., Coetsee, C., Hartshorn, A. S., & Bond, W. J. (2013). What do ecologists miss by not digging deep enough? Insights and methodological guidelines for assessing soil fertility status in ecological studies. *Acta Oecologica*, *51*, 17-27. https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.05.007

Wood, T. G. (1988). Termites and the soil environment. *Biology and Fertility of Soils*, *6*(3), 228-236. https://doi.org/10.1007/BF00260819

Wood, T. G., & Sands, W. A. (Éds.). (1978). The role of termites in ecosystems. In *Production ecology of ants and termites* (M. V. Brian, p. 245-292). Cambridge University Press.

Yerima, B. P. K., & Ranst, E. V. (2005). *Introduction to Soil Science : Soils of the Tropics*. Trafford Publishing.

Zaremski, A., Fouquet, D., & Louppe, D. (2009). *Les termites dans le monde*. Editions Quae.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, *1*(1), 3-14. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x

ANNEXES

Annexe 2.1 *: Sampling site locations for termites in Gabon.*

Sampling Area	Habitat Type	Transect Code	Latitude	Longitude
Mayombe North (MN)	Burned Savanna	MN1	-2.20016351	11.1269723
	Burned Savanna	MN2	-2.1295953	11.1747363
	Burned Savanna	MN3	-2.17269393	11.1546222
Mayombe South (MS)	Burned Savanna	MS1	-2.83344988	10.9322794
	Burned Savanna	MS2	-2.91582255	10.9682375
	Burned Savanna	MS3	-2.58846181	10.7566524
Batéké (B)	Burned Savanna	B1	-1.61418317	13.6643891
	Burned Savanna	B2	-1.60830756	13.9643781
	Burned Savanna	B3	-1.617406	13.677525
Lopé (L)	Forest (continuous)	LF1	-0.1745714	11.5736815
	Forest (continuous)	LF2	-0.18929207	11.5899331
	Forest (fragment)	LF3	-0.16289768	11.6161346
	Burned Savanna	LBS1	-0.19528326	11.5964786
	Burned Savanna	LBS2	-0.12627744	11.6061745
	Burned Savanna	LBS3	-0.20163587	11.6031319
	Burned Savanna	LBS4	-0.21382172	11.5870641
	Unburned Savanna (13	LIBS.1	-0.16705935	11.5840587
	Unburned Savanna (13	LIBS.2	-0.16546942	11.578241
	Unburned Savanna (20	LUS.1	-0.17066334	11.6002277
	Unburned Savanna (20	LUS.2	-0.17396302	11.5942132

***Annexe 2.2**: Termite Species occurrence per Sampling site, Gabon*

			Transect Code																			
Family	**Sub Family**	**Species**	MN1	MN2	MN3	MS1	MS2	MS3	B2	B1	B3	LF1	LF2	LF3	LBS1	LBS2	LBS3	LBS4	LIBS1	LIBS2	LUS1	LUS2
Termitidae	Macrotermitinae	*Acanthotermes aca.*										1		7								
Termitidae	Apicotermitinae	*Acholotermes sp 1*	1				1	1			7	5	3						1			
Termitidae	Apicotermitinae	*Acholotermes sp 2*											16						2			
Termitidae	Apicotermitinae	*Adaiphrotermes sp 1*							3													
Termitidae	Apicotermitinae	*Adaiphrotermes sp 2*												4								
Termitidae	Apicotermitinae	*Adaiphrotermes sp 3*		4	1		7	2	1		5		3								1	
Termitidae	Apicotermitinae	*Aderitotermes sp 1*	4	4	1		2	1	2		2	1										
Termitidae	Apicotermitinae	*Aderitotermes sp 1a*									1											
Termitidae	Apicotermitinae	*Aderitotermes sp 2*											3									
Termitidae	Apicotermitinae	*Aderitotermes sp 3*												1								
Termitidae	Apicotermitinae	*Aderitotermes sp 4*											4	6								
Termitidae	Apicotermitinae	*Aderitotermes sp 5*											4				2		6			
Termitidae	Apicotermitinae	*Alyscotermes kilim.*									3											
Termitidae	Apicotermitinae	*Alyscotermes sp 2*	3	4																		
Termitidae	Apicotermitinae	*Alyscotermes sp 3*							1													
Termitidae	Apicotermitinae	*Amalotermes phae.*											12									
Termitidae	Termitinae	*Amitermes evuncifer*							1	4												
Termitidae	Apicotermitinae	*Anenteotermes poly.*		3	4			1							10	9	14	8	5			2
Termitidae	Apicotermitinae	*Anenteotermes sp 1*			1																	
Termitidae	Apicotermitinae	*Anenteotermes sp 2*											1			3	4					
Termitidae	Apicotermitinae	*Anenteotermes sp 6*	1																			
Termitidae	Apicotermitinae	*Anenteotermes sp 7*							1				1	1							1	
Termitidae	Apicotermitinae	*Apicotermes-gp sp 1*										1										
Termitidae	Apicotermitinae	*Apicotermes-gp sp 2*										1										
Termitidae	Apicotermitinae	*Apico sp 3*										1		2								1
Termitidae	Apicotermitinae	*Apico sp 4*										3										
Termitidae	Cubitermitinae	*Apilitermes longi.*										6	3	1							2	
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes cf qui.*												1								
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 1*												1								2
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 10*		1					5		2											
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 11*	1	4	1																	
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 12*																		4		1
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 14*											1									
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 15*											5									
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 16*										1		2								1
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 17*			4						1			4								1

Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 19*		3		2	3			2	2											
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 2*									1			1					1		4	
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 20*																				1
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 21*													10	5	12	3	11	10	1	3
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 3*		2																		
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 3b*												1								
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 4*			1									2								
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 5*																			6	
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 6*										1										
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 7*		2		1		3														
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 8*																				1
Termitidae	Apicotermitinae	*Astalotermes sp 9*		1										1								
Termitidae	Apicotermitinae	*Atalotermes sp 3a*																				1
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 1*				1																
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 2*																	1		1	
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 3*							4													
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 4*	1		2																	
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 5*		4							1											
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 6*												5								
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 7*															1					
Termitidae	Apicotermitinae	*Ateuchotermes sp 8*																		3		2
Termitidae	Cubitermitinae	*Basidentitermes sp 1*	2	1	2																	4
Termitidae	Cubitermitinae	*Basidentitermes sp 2*							3						11		10	3		1		
Termitidae	Termitinae	*Cephalotermes rect.*										1										
Termitidae	Cubitermitinae	*Crenetermes albot.*										2		1								
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes gp 1*			1									1								
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes gp 2*			1										2	1	7	2				
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes gp sp 3*							1													
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes gp sp 5*										2	1	8								
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes gp sp 6*																	1	2		
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes gp sp 9*	3		1			1					3	1						1		
Termitidae	Cubitermitinae	*Cubitermes sulcifrons*												1								
Termitidae	Apicotermitinae	*Duplidentitermes sp 1*									1											
Termitidae	Cubitermitinae	*Euchilotermes sp 2*											1							1		
Termitidae	Cubitermitinae	*Fastigitermes jucundus*											3						3	1		
Termitidae	Foraminitermitinae	*Foraminitermes valen.*							7													
Termitidae	Cubitermitinae	*Isognathotermes plan.*										1	1	2								
Termitidae	Apicotermitinae	*Jugositermes tuber.*									1	11		24							1	6
Termitidae	Nasutitermitinae	*Leptomyxotermes do.*										1										
Termitidae	Apicotermitinae	*Machadotermes sp 1*					1					11		3								

Termitidae	Termitinae	*Microcerotermes fusc.*										1		7								
Termitidae	Termitinae	*Microcerotermes par.*					4					56	12	11					1		2	9
Termitidae	Termitinae	*Microcerotermes prog.*									3	3										
Termitidae	Termitinae	*Microcerotermes sp 3*			2		1	1														
Termitidae	Termitinae	*Microcerotermes sp 4*	2	2		5	6	4			4											4
Termitidae	Termitinae	*Microcerotermes sp 5*				1							3	2								
Termitidae	Macrotermitinae	*Microtermes sp 1*																	1		7	
Termitidae	Macrotermitinae	*Microtermes sp 2*				2	1	1			1											
Termitidae	Macrotermitinae	*Microtermes sp 3*												3					3			
Termitidae	Nasutitermitinae	*Nasutitermes sp 1*										8		9								
Termitidae	Cubitermitinae	*Nititidermes sank.*	13	7	1	19	18	19		16			1									
Termitidae	Cubitermitinae	*Noditermes sp 1*											1							2		1
Termitidae	Macrotermitinae	*Odontotermes sp 1*																				1
Termitidae	Macrotermitinae	*Odontotermes sp 2*									1		7				1					1
Termitidae	Macrotermitinae	*Odontotermes sp 3*											1									
Termitidae	Cubitermitinae	*Orthotermes sp 1*							1													
Termitidae	Cubitermitinae	*Orthotermes sp 2*											1									
Termitidae	Termitinae	*Pericapritermes sp 1*										1	1						1			
Termitidae	Termitinae	*Pericapritermes sp 2*												3								
Termitidae	Termitinae	*Pericapritermes sp 3*										3									2	
Termitidae	Termitinae	*Pericapritermes sp 4*										1		1								
Termitidae	Termitinae	*Pericapritermes sp 5*										7		28								
Termitidae	Nasutitermitinae	*Postsubulitermes par.*												1								1
Termitidae	Cubitermitinae	*Probicitermes sp 1*											1									
Termitidae	Termitinae	*Promirotermes red.*									2			1								
Termitidae	Macrotermitinae	*Pseudacanthoter. m.*										1	1	6						1		
Termitidae	Macrotermitinae	*Pseudacanthoter. sp1*	3	10	5		8															4
Rhinotermit.	Rhinotermitinae	*Schedorhinoter.put.*												2							1	
Termitidae	Sphaerotermitinae	*Sphaerotermes sp 1*										2		1								1
Termitidae	Sphaerotermitinae	*Sphaerotermes spha.*										1	11	14						2		2
Termitidae	Termitinae	*Termes hospes*																				1
Termitidae	Nasutitermitinae	*Trinervitermes sp 1*	20	7	12	6	13	11														

Annexe 2.3 *: Post-hoc pairwaise comparisons of mean abundance (estimated from a negative binomial GLM) between the burned savannas. Estimates (mean difference) and standard errors (SE) are on the log-link scale. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating* z *statistics and* p *values, see Lenth (2021).*

Contrast	**Estimate**	**SE**	**df**	***z***	***p***
B - LBS	0.217	0.196	Inf	1.107	0.685
B - MN	-0.479	0.197	Inf	-2.430	0.072
B - MS	-0.308	0.200	Inf	-1.543	0.412
LBS - MN	-0.696	0.187	Inf	-3.712	0.001
LBS - MS	-0.524	0.190	Inf	-2.761	0.029
MN - MS	0.171	0.192	Inf	0.894	0.808

Annexe 2.4 *: Post-hoc pairwise comparisons of mean rarefied species richness (estimated from a Gaussian GLM) between the burned savannas. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating* z *statistics and* p *values, see Lenth (2021).*

Contrast	**Estimate**	**SE**	**df**	***z***	***p***
B - LBS	3.030	1.627	Inf	1.863	0.244
B - MN	-1.288	1.739	Inf	-0.741	0.881
B - MS	1.011	1.739	Inf	0.581	0.938
LBS - MN	-4.318	1.627	Inf	-2.655	0.040
LBS - MS	-2.019	1.627	Inf	-1.241	0.601
MN - MS	2.299	1.739	Inf	1.322	0.549

Annexe 2.5 *: Post-hoc pairwise comparisons of mean abundance (estimated from a negative binomial GLM) between the Lopé habitats. Estimates (mean difference) and standard errors (SE) are on the log-link scale. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating* z *statistics and* p *values, see Lenth (2021).*

Contrast	**Estimate**	**SE**	**df**	***z***	***p***
LBS - LF	-1.749	0.205	Inf	-8.546	< 0.001
LBS – (LUS+LIBS)	-0.168	0.205	Inf	-0.821	0.690
LF – (LUS+LIBS)	1.581	0.202	Inf	7.836	< 0.001

Annexe 2.6*: Post-hoc pairwaise comparisons of mean rarefied species richness between the Lopé habitats. Note that the emmeans uses infinite degrees of freedom when calculating z statistics and p values, see Lenth (2021).*

Contrast	Estimate	SE	df	*z*	*p*
LBS - LF	-5.477	0.966	Inf	-5.670	< 0.001
LBS – (LUS+LIBS)	-4.723	0.894	Inf	-5.282	< 0.001
LF – (LUS+LIBS)	0.753	0.966	Inf	0.780	0.715

Annexe 3.1 *: Tableau des effectifs observées (les effectifs nuls dans une cellule taxons x sites ne sont pas représentés pour la lisibilité)*

Taxons	LF3	LF1	LF2	LUS1	LUS2	LIBS2	LIBS1	LBS3	LBS2	LBS1	LBS4
Adaiphrotermes sp 2	4										
Aderitotermes sp 3	1										
Astalotermes cf. quietus	1										
Astalotermes sp 3b	1										
Astalotermes sp 4	2										
Astalotermes sp 9	1										
Ateuchotermes sp 6	5										
Cubitermes gp-sp 5	1										
Cubitermes-gp sp 9	1										
Pericapritermes sp 2	3										
Promirotermes redundans	1										
Acanthotermes acanthothorax	7	1									
Microcerotermes fuscotibialis	7	1									
Pericapritermes sp 5	28	7									
Nasutitermes sp 1	9	8									
Pericapritermes sp 4	1	1									
Crenetermes albotarsalis	1	2									
Machadotermes sp1	3	11									
Aderitotermes sp 1		1									
Apico sp 2		3									
Apico sp 3		1									
Apico sp 4		1									
Astalotermes sp 6		1									
Cephalotermes rectangularis		1									
Leptomyxotermes doriae		1									
Microcerotermes progrediens		3									
Cubitermes sulcifrons	8	2	1								
Jugositermes tuberculatus	24	11		1	6						
Isognathotermes planifrons	2	1	1								

Astalotermes sp 17	4				1						
Apico sp 1	2	1			1						
Astalotermes sp 16	2	1			1						
Sphaerotermes sp 1	1	2			1						
Microcerotermes parvus	11	56	12	2	9		1				
Schedorhinotermes putorius	2			1							
Aderitotermes sp 4	6		4								
Pericapritermes sp 3		3		2							
Apilitermes longiceps	1	6	3	2							
Pseudacanthotermes militaris	6	1	1			1					
Microcerotermes sp 5	2		3								
Postsubulitermes parviconstrictus	1				1						
Anenteotermes sp 7	1		1	1							
Sphaerotermes sphaerotermes	14	1	11		2	2					
Acholotermes sp 1		5	3				1				
Astalotermes sp 1	1				2						
Aderitotermes sp 2			3								
Amalotermes phaeocephalus			12								
Astalotermes sp 14			1								
Astalotermes sp 15			5								
Nititidermes sankurensis			1								
Odontotermes sp 3			1								
Orthotermes sp 2			1								
Probicitermes sp 1			1								
Adaiphrotermes sp 3			3	1							
Astalotermes sp 5				6							
Astalotermes sp 2	1			4			1				
Astalotermes sp 2					1						
Astalotermes sp 8					1						
Atalotermes sp 3a					1						
Basidentitermes sp 1					4						
Microcerotermes sp 4					4						
Odontotermes sp 1					1						
Pseudacanthotermes sp 1					4						
Termes hospes					1						
Acholotermes sp 2			16				2				
Cubitermes-gp 2	1		3			1					
Microtermes sp 1				7			1				
Pericapritermes sp 1		1	1				1				
Odontotermes sp 2			7		1			1			
Microtermes sp3	3						3				
Euchilotermes sp 2			1			1					

Ateuchotermes sp 2				1			1				
Noditermes sp 1			1		1	2					
Fastigitermes jucundus			3			1	3				
Ateuchotermes sp 8					2	3					
Aderitotermes sp 5			4				6	2			
Astalotermes sp 12					1	4					
Cubitermes-gp 1						2	1				
Astalotermes sp 21				1	3	1	11	12	5	1	3
Anenteotermes sp 2			1					4	3		
Anenteotermes polyscolus					2		5	14	9	1	8
Ateuchotermes sp 7								1			
Basidentitermes sp 2						1		1		11	3
Cubitermes gp-sp 6								7	1	2	2

Annexe 3.2 *: Tableau « indicés » : Probabilité et sens de l'écart observé à l'hypothèse nulle (H0).*

	Sites										
Taxons	**LF3**	**LF1**	**LF2**	**LUS1**	**LUS2**	**LIBS2**	**LIBS1**	**LBS3**	**LBS2**	**LBS1**	**LBS4**
Adaiphrotermes sp 2	'+										
Aderitotermes sp 3											
Astalotermes cf. quietus											
Astalotermes sp 3b											
Astalotermes sp 4											
Astalotermes sp 9											
Ateuchotermes sp 6	'+ +										
Cubitermes gp-sp 5											
Cubitermes-gp sp 9											
Pericapritermes sp 2											
Promirotermes redundans											
Acanthotermes acanthothorax	'+ +										
Microcerotermes fuscotibialis	'+ +										
Pericapritermes sp 5	'+ + +		'-								
Nasutitermes sp 1		'+									
Pericapritermes sp 4											
Crenetermes albotarsalis											
Machadotermes sp1		'+ + +									
Aderitotermes sp 1											
Apico sp 2		'+									
Apico sp 3											
Apico sp 4											
Astalotermes sp 6											
Cephalotermes rectangularis											
Leptomyxotermes doriae											
Microcerotermes progrediens		'+									
Cubitermes sulcifrons	'+										
Jugositermes tuberculatus	'+ + +		'-								
Isognathotermes planifrons											

Astalotermes sp 17											
Apico sp 1											
Astalotermes sp 16											
Sphaerotermes sp 1											
Microcerotermes parvus		'+ + +						'-			
Schedorhinotermes putorius											
Aderitotermes sp 4											
Pericapritermes sp 3											
Apilitermes longiceps											
Pseudacanthotermes militaris	'+										
Microcerotermes sp 5											
Postsubulitermes parviconst.											
Anenteotermes sp 7											
Sphaerotermes sphaerot.	'+		'+								
Acholotermes sp 1											
Astalotermes sp 1											
Aderitotermes sp 2			'+								
Amalotermes phaeocephalus			'+ + +								
Astalotermes sp 14											
Astalotermes sp 15			'+ + +								
Nitiditermes sankurensis											
Odontotermes sp 3											
Orthotermes sp 2											
Probicitermes sp 1											
Adaiphrotermes sp 3											
Astalotermes sp 5				'+ + +							
Astalotermes sp 2				'+ + +							
Astalotermes sp 2											
Astalotermes sp 8											
Atalotermes sp 3a											
Basidentitermes sp 1					'+ + +						
Microcerotermes sp 4					'+ + +						
Odontotermes sp 1											
Pseudacanthotermes sp 1					'+ + +						
Termes hospes											
Acholotermes sp 2			'+ + +								
Cubitermes-gp 2											
Microtermes sp 1				'+ + +							
Pericapritermes sp 1											
Odontotermes sp 2			'+ + +								
Microtermes sp3							'+				
Euchilotermes sp 2											
Ateuchotermes sp 2											
Noditermes sp 1						'+					
Fastigitermes jucundus							'+				
Ateuchotermes sp 8						'+ +					
Aderitotermes sp 5							'+ + +				
Astalotermes sp 12						'+ + +					
Cubitermes-gp 1						'+					

Astalotermes sp 21	'- - -	'- - -	'- -			'+ + +	'+ + +	'+ +	'+	'+ + +	
Anenteotermes sp 2								'+	'+ +		
Anenteotermes polyscolus	'- - -	'- - -	'- -					'+ + +	'+ + +	'+ + +	'+ + +
Ateuchotermes sp 7											
Basidentitermes sp 2	'-	'-						'+ + +		'+ + +	
Cubitermes gp-sp 6								'+ + +			

Ecarts positifs par rapport à H0	**Ecarts négatifs par rapport à H0**
'+ : p<0,01 ; '+ + : p<0,001 ; '+ + + : p<0,0001	- - - : p<0,01 ; '- - : p<0,001 ; '- - - : p<0,0001

Annexe 4.1 *: Liste des espèces d'arbres présentes dans l'habitat forêt (LF1)*

Espèce	***Familles***
Aucoumea klaineana	Burseraceae
Baillonella toxisperma	Sapotaceae
Barteria fistulosa	Passifloraceae
Beilschmiedia fulva	lauraceae
Camptostylus mannii	Flacourtiaceae
Carapa procera	Meliaceae
Celtis tessmanii	Ulmaceae
Centroplacus glaucinus	Pandacea
Coryanthe mayumbensis	Rubiaceae
Dacryodes buettneri	Burceraceae
Dacryodes normandii	Burceraceae
Dialium dinklagei	Caesalpiniaceae
Dialium lopense	Caesalpiniaceae
Dialium sp	Caesalpiniaceae
Diospyros dendo	Ebenaceae
Diospyros soyauxii	Ebenaceae
Diospyros viridicans	Ebenaceae
Enantia chlorantha	Annonaceae
Eriocoelum sp	Sapindaceae
Euonymus congolensis	Celastraceae
Fillaeopsis discophora	Sapindaceae
Gambeya africana	Sapotaceae
Garcinia afzeli	Guttiferae
Heisteria parvifolia	Olacaceae
Klainedoxa trillesii	Irvingiaceae
Lophira alata	Ochnaceae
Maranthes gabonensis	Chrysobalanaceae
Miletia sp	Papilionaceae
Ouratea flava	Ochnaceae
Paropsia grewioides	Passifloraceae
Pentaclethra macrophilla	Mimosaceae
Plagiostyles africana	Euphorbiaceae
Polyalthia suaveolens	Annonaceae
Pseudospondias anthrocarion	Anacardiaceae
Pterocarpus soyauxii	Papilionaceae
Santiria trimera	Burceraceae
Sapium ellipticum	Euphorbiaceae

Scyphocephalium ochocoa	Myristicaceae
Staudtia gabonensis	Myristicaceae
Strombosia zenkeri	Olacaceae
Strombosiopsis tetrandra	Olacaceae
Symphonia globulifera	Guttiferae
Testulea gabonensis	Luxemburgiaceae
Tricoscypha acuminata	Anacardiaceae
Uapaca eudoloti	Euphorbiaceae
Xylopia aethiopica	Annonaceae
Inconnu	Inconnu

Annexe 4.2 *: Liste des espèces d'arbres présentes dans l'habitat savane non brûlée (LUS.2)*

Espèces	***Famille***
Crossopteryx febrifuga	Rubiaceae
Aucoumea klaineana	Burseraceae
Aidia ochroleuca	Rubiaceae
Tetracera Podotricha	Dilleniaceae
Acioa Pallescens	Chrysobalanaceae
Rothmannia Whitfieldii	Rubiaceae
Barteria fistulosa	Passifloraceae
Maprounea Membranacea	Euphorbiaceae
Lophira alata	Ochnaceae
Cnestis ferruginea	Connaraceae
Saccoglotis gabonensis	Humiriaceae
Pauridiantha Efferata	Rubiaceae
Uapaca guineensis	Euphorbiaceae
Nauclea latifolia	Rubiaceae
Inconnu	Inconnu