

Sorbonne Université

Université Nangui Abrogoua

ED 227 : Sciences de la Nature et de l'Homme : évolution et écologie
IEES-Paris / EMS: Ecologie intégrative : des mécanismes aux services écosystémiques

Impact du feu sur la démographie des Graminées de savane (Lamto : Côte d'Ivoire)

Par Kouamé Fulgence Koffi

Thèse de doctorat d'écologie

Dirigée par Sébastien Barot et Souleymane Konate

Présentée et soutenue publiquement le 30 janvier 2019

Devant un jury composé de :

Luc ABBADIE, professeur Sorbonne Université, président

Estelle FOREY, maître de conférences HDR Université de Rouen, rapporteur

Armin BISCHOFF, professeur IMBE, rapporteur

Juliette BLOOR, docteur chargée de recherche INRA de Clermont Ferrand, examinatrice

Ludwig JARDILLIER, professeur Université Paris-Sud, examinateur

Sébastien BAROT, directeur de recherche IRD, co-directeur de thèse

Souleymane KONATE, professeur Université Nangui Abrogoua, co-directeur de thèse

Aya Brigitte N'DRI-KONE, maître assistante Université Nangui Abrogoua, encadrante

Remerciements

Cette thèse est le fruit d'une cotutelle internationale entre Sorbonne Université (Paris, France) et l'Université Nangui Abrogoua (Abidjan, Côte-d'Ivoire). Elle a été pour moi l'occasion de vivre une expérience extraordinaire de ma vie qui n'aurait pas été possible sans le soutien physique, moral, matériel et financier d'un certain nombre de personnes et institutions que je me permets de remercier :

Messieurs Jean CHAMBAZ et Yao TANOI, respectivement Présidents de Sorbonne Université à Paris (France) et de l'Université Nangui Abrogoua d'Abidjan (Côte d'Ivoire) pour avoir accepté de créer le cadre officiel dans lequel cette cotutelle s'est déroulée et d'avoir accepté mon inscription dans leurs établissements respectifs.

Je remercie la Directrice de l'Ecole Doctorale Madame Nathalie MACHON pour avoir accepté mon inscription à l'Ecole Doctorale « ED 227 : Sciences de la nature et de l'homme : évolution et écologie », et aussi pour avoir accepté de participer à mon comité de suivi de thèse et apporter sa précieuse contribution à ce travail.

Grand merci à Monsieur Luc ABBADIE, Directeur de l'UMR 7618 : Institut d'Ecologie et des Sciences de l'Environnement (IEES-Paris) à Sorbonne Université-Campus Jussieu, ce grand laboratoire de renommée internationale où j'ai travaillé dans un cadre très agréable durant les trois séjours d'une durée totale d'un an à Paris, et aussi d'avoir accepté d'être le président de mon jury

Je remercie le Professeur Hortense Atta DIALLO, Vice-Présidente de l'Université Nangui Abrogoua Chargée des relations extérieures pour son implication dans la mise en place de la convention de cotutelle internationale entre les deux Universités, et le Professeur Seydou TIHO, Doyen de l'UFR des Sciences de la Nature (SN), pour sa disponibilité et sa prompte réaction à chaque fois que son cachet était sollicitée.

Je dis également merci au Professeur Yéo KOLO, Directeur de la Station d'Écologie de Lamto pour m'avoir permis de séjourner gratuitement à ladite station le temps de mes travaux de terrain.

Cette thèse a été financée par l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) à travers son programme « Allocation de Recherche pour une Thèse au Sud (ARTS) ». Pour

cela, je remercie l'IRD par le biais de son Président-Directeur Général, Monsieur Jean-Paul MOATTI.

Je remercie les autres membres de mon comité de suivi de thèse : M. Bernard RIERA et Mme Isabelle DAJOZ qui ont fait des remarques très importantes pour améliorer et faire avancer la thèse.

Je remercie les membres du jury de soutenance de la thèse : Mme Estelle FOREY, M. Armin BISCHOFF, Mme Juliette BLOOR et M. Ludwig JARDILLIER pour avoir accepté de s'associer à la perfection de ce travail.

Mes plus grands remerciements vont à l'endroit de tous mes encadrants : M. Sébastien BAROT, M. Jean-Christophe LATA, M. Souleymane KONATE et Mme Aya Brigitte N'DRIKONE qui se sont tous impliqués plus ou moins fortement dans la réalisation de ce travail.

Je remercie aussi mes amis Doctorant(e)s à Paris et en Côte d'Ivoire que je préfère ne pas citer au risque d'en oublier et créer des frustrations mais qui se reconnaîtront parfaitement en lisant ces lignes. Merci à toi ami (e)s, de tout cœur, pour ton aide sur le terrain, les moments de partage, les temps inoubliables passés ensemble.

Je remercie mes parents, en particulier mon père Koffi Adrien N'GUESSAN, ma mère Ya EBRIN et mes frères et sœurs pour leur soutien physique, moral et financier et leurs prières.

Je n'oublie pas ma fiancée Aya Charline Géraldine YOBOUET pour avoir accepté de supporter toutes mes longues absences, même quand je suis présent, et de s'occuper toute seule de notre garçon Christian Mienmo Atsel KOFFI en mon absence. Voilà chérie, c'est la récompense à tous ces sacrifices.

Table des matières

Remerciements	1
Table des matières	3
Chapitre 1. Introduction générale : Impact des perturbations sur la démographie des espèces végétales des savanes	10
1.1 Réponses démographiques des plantes aux perturbations.....	10
1.2 Démographie et cycle de vie des plantes	12
1.2.1 Paramètres démographiques mesurés et cycle de vie.....	13
1.2.2 Paramètres démographiques estimés.....	15
1.3 Les savanes.....	16
1.3.1 Végétation des savanes.....	17
1.3.2 Fonctionnement des savanes	19
1.3.3 Feux de savanes.....	19
1.3.3.1 Caractéristiques des feux de savane	20
1.3.3.2 Rôles des feux de savane.....	21
1.3.3.3 Typologie des feux de savane	22
1.4 Impact du feu sur la démographie des plantes de savanes	23
1.4.1 Impact du feu sur la démographie des espèces ligneuses.....	24
1.4.2 Impact du feu sur la démographie des Poacées pérennes de la strate herbacée des savanes	24
Problématique générale de la thèse	25
Chapitre 2. Présentation du site d'étude et matériel et méthodes.....	29
2.1 Présentation du site.....	29
2.1.1 Situation géographique.....	29
2.1.2 Climat de la réserve de lamto	30

2.1.3 Végétation de la savane de Lamto.....	32
2.1.3.1 Strate arbustive et arborée de la savane de Lamto	32
2.1.3.2 Strate herbeuse de la savane de Lamto.....	33
2.1.3.2.1 Les Poacées pérennes de la savane de Lamto	33
2.1.3.2.2 Importance des Poacées pérennes	34
2.2 Feu à Lamto.....	34
2.3 Matériel et méthodes	35
2.3.1 Dispositif expérimental	35
2.3.2 Relevés démographiques.....	37
2.3.2.1 Présence ou l'absence de vide dans la partie centrale de la touffe.....	38
2.3.2.2 Mesure de la circonférence des touffes	38
2.3.2.3 Suivi démographique des touffes de Poacées pérennes	39
2.3.3 Modèle démographique matriciel.....	40
Chapitre 3 Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast	45
3.1 Abstract	46
3.2 Introduction	47
3.3 Study area.....	48
3.4 Methods.....	49
3.3.1 Study plots.....	49
3.3.2 Data collection.....	49
3.3.3 Data analyses.....	49
3.4 Results	50
3.4.1 Relative abundance of grass species	50
3.4.2 Tussock densities.....	52

3.4.3 Tussock circumference.....	52
3.4.4 Tussock with a central die-back	56
3.5 Discussion	58
3.5.1 Tussock density	58
3.5.2 Structure of the grass community.....	59
3.5.3 Impact of fire regimes on tussock circumference	59
3.5.4 Determinants of the occurrence of central die-back in grass tussocks.....	60
Conclusions	61
Acknowledgements	61
Literature cited	62
Chapitre 4 Effect of fire regimes on the demographic parameters of the perennial grasses of a humid savanna.....	68
4.1 Abstract	69
4.2 Introduction	70
4.3 Material and methods	72
4.3.1 Study site description	72
4.3.2 Study plots.....	72
4.3.3 Data collection.....	73
4.3.4 Data analyses.....	74
4.4 Results	74
4.4.1 Mortality of perennial grasses	75
4.4.2 Tussock fragmentation	77
4.4.3 Tussock growth	78
4.4.4 Tussock retrogression.....	80
4.4.5 Grass fecundity.....	82

4.5 Discussion	85
4.5.1 Tussock mortality	85
4.5.2 Tussock fragmentation	87
4.5.3 Tussock growth and retrogression.....	88
4.5.4 Fecundity	90
Conclusion.....	91
Acknowledgments	92
Literature cited	93
Chapitre 5 Demographic response of four humid savanna grasses to fire regimes in Lamto (Ivory Coast)	101
5.1 Abstract	102
5.2 Introduction	103
5.3 Methods.....	105
5.3.1 Study site	105
5.3.2 Study plots.....	105
5.3.3 Data collection.....	106
5.3.4 Matrix models	107
5.4 Results	110
5.4.1 Average matrix model of species in fire treatment	110
5.4.2 Asymptotic growth rate (λ) of grass species in fire treatments.....	112
5.4.3 Sensitivity analysis	113
5.4.4 Elasticity analysis	115
5.4.5 Stable size distribution analysis	117
5.4.6 Mean age in size classes.....	119
5.5 Discussion	120

5.5.1 Demographic differences between grass species	121
5.5.2 General effect of fire regimes on the demography of the four grass species	122
5.5.3 Differences in the responses of grass species to the fire treatments	124
5.5.4 Inter-annual variability of grass demography	124
Conclusion.....	125
Acknowledgments	126
Literature cited	127
Chapitre 6 Discussion générale, conclusions générale et perspectives	137
6.1 Rappel des résultats principaux	137
Chapitre 3 : Effets du régime de feu sur la communauté des Poacées pérennes.....	137
Chapitre 4 : Effets du régime de feu sur les paramètres démographiques des Poacées pérennes.....	138
Chapitre 5 : Réponse démographique de quatre espèces de Poacées pérennes aux régimes de feu	139
6.2 Discussion générale.....	141
6.2.1 Différences de démographie entre espèces de Poacées pérennes.....	141
6.2.1 L'impact des traitements de feu sur la démographie des espèces de Poacées pérennes.....	142
6.2.2 Réponse de chaque espèce aux traitements de feu	143
6.3 Conclusion générale	143
6.4 Perspectives	144
6.4.1 Expérimentations sur le long terme.....	144
6.4.2 Rapport entre la présence de vide au centre de la touffe et la fragmentation.....	144
6.4.3 La fécondité des espèces sur plusieurs années	145

6.4.4 Evolution des communautés de Poacées après 5 ans de régime de feu expérimentaux	145
6.4.5 Effets des paramètres climatiques	146
6.4.6 D'autres analyses à effectuer.....	147
6.4.7 Structure spatiale des touffes de Poacées pérennes.....	147
Bibliographie.....	150
Liste des figures	150
Liste de tableaux.....	154

CHAPITRE 1

Introduction générale: Impact des perturbations sur la démographie des espèces végétales des savanes



Chapitre 1. Introduction générale : Impact des perturbations sur la démographie des espèces végétales des savanes

La gestion efficace d'une population de plantes nécessite des prévisions précises de sa dynamique et de la manière dont elle peut être manipulée afin d'atteindre des objectifs (*e.g.* la gestion d'un écosystème ou de conservation d'une espèce). La démographie, l'étude de la dynamique des populations naturelles végétales ou animales, a justement pour but d'interpréter les variations temporelles et spatiales des effectifs observés au travers de l'analyse du rôle des facteurs abiotiques et biotiques. Cette discipline de l'écologie permet d'analyser quantitativement la structure et la dynamique d'une population en évaluant ses principaux paramètres *i.e.* effectif, densité, natalité, mortalité, migration.

L'étude de la démographie est donc d'importance car elle pourra ensuite être utilisée pour identifier certains problèmes telle que la diminution rapide de la taille de la population, réaliser des prévisions (*e.g.* les risques d'extinction de la population) puis élaborer et mettre en place des solutions pour sa conservation (Brook et al. 2000). **Divers facteurs peuvent impacter positivement ou négativement la démographie des espèces végétales, à travers les paramètres démographiques** (Seastedt & Pyšek 2011; Wallace & Prather 2013). Globalement, des facteurs biotiques telles que les interactions intra-spécifiques et interspécifiques comme la compétition, la prédation ou le mutualisme (Bruna et al. 2014), et abiotiques tels que le climat et le feu (Crawley 1997) jouent un rôle très important dans la démographie des plantes. Par exemple, en savane, le feu réduit la population des espèces ligneuses de forêt tout en maintenant ou en augmentant celle des espèces de savane dites espèces pyrophiles (reconnues pour leur adaptation au feu). Cependant, très peu de données existent pouvant répondre à la question : ont-elles toutes les mêmes réponses démographiques au feu ?

1.1 Réponses démographiques des plantes aux perturbations

De nombreuses études à travers le monde en écologie des populations ont permis de mieux connaître les réactions générales des espèces végétales face aux perturbations (O'Connor 1993; Garnier & Dajoz 2001; Salguero-Gómez et al. 2012). Pourtant, jusqu'à 2009, seulement 9% de ces études se sont intéressées à des populations végétales de savane

soumises au feu et 13% se sont focalisées sur l'impact des conditions climatiques sur des espèces végétales en générale (Crone et al. 2011) (**Figure 1**). Concernant le feu, parmi ces études, certaines ont obtenu une réponse négative de l'espèce étudiée, matérialisée par un plus fort déclin de la population en présence du feu (Garnier & Dajoz 2001) alors que la majorité montrait le contraire (Silva et al. 1990; Silva et al. 1991). Dans d'autres cas, l'herbivorie a réduit la fécondité des plantes en réduisant la production des graines (Wallace & Prather 2013). Aussi, les études de Tenhumberg et al. (2018) dans le Montana aux USA sur l'impact des conditions climatiques sur la démographie d'une espèce de Fabacée ont montré que les conditions climatiques favorables au cours de l'année ont permis d'élever la fécondité, le recrutement et induit une meilleure survie l'année d'après. Les populations d'espèces végétales varient ainsi au cours des années en fonction de la pluviométrie (O'Connor 1993). Par ailleurs, les plantes à courte durée de vie ont tendance à disparaître en premier lorsque la qualité de l'habitat change (Matthies et al. 2004). Pour les plantes à longue durée de vie, la dégradation de l'habitat agirait surtout sur les premières phases du cycle de vie (Colling et al. 2002). Dans tous les cas, la survie des individus est plus forte chez les individus de grande taille tandis que les individus de petite taille, considérés souvent comme les plus jeunes, subissent généralement une forte mortalité (Lauenroth & Adler 2008).

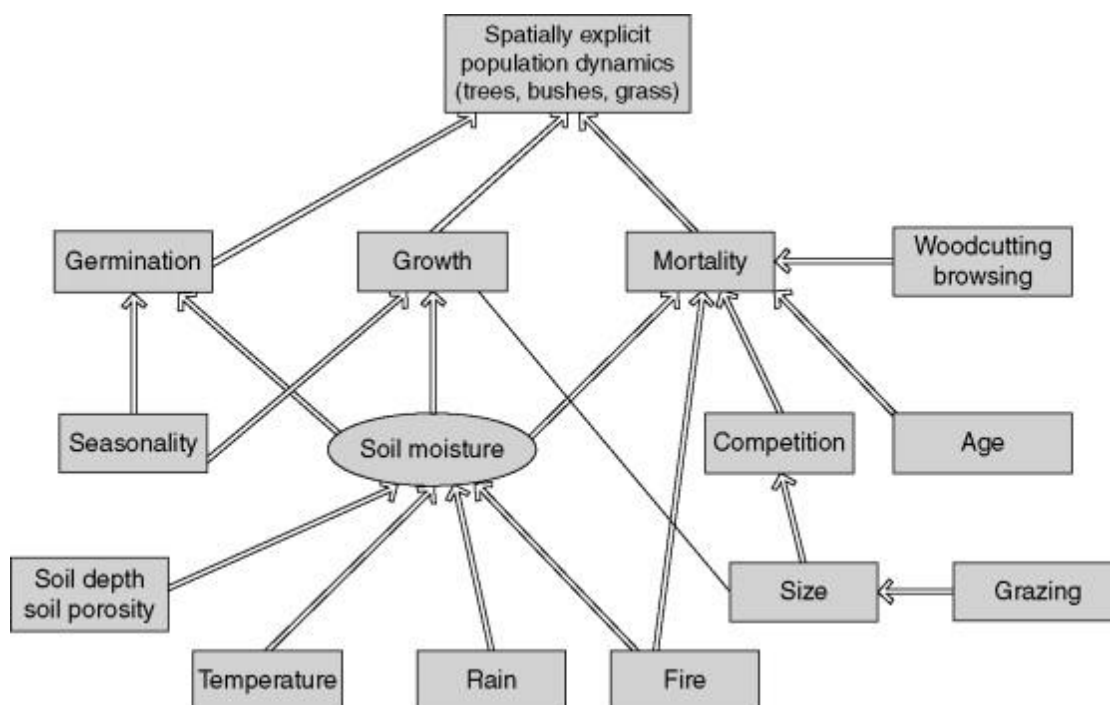


Figure 1. Diagramme conceptuel montrant l'influence globale des facteurs abiotiques sur la dynamique de la végétation d'une savane. Les flèches montrent l'influence du processus initial sur celui qui est connecté (Moustakas et al. 2009).

1.2 Démographie et cycle de vie des plantes

Les modèles matriciels démographiques sont utilisés depuis des décennies par les écologistes pour comprendre la dynamique des populations des plantes et orienter la gestion de ces populations (Ehrlén 1995; Crone et al. 2011). Ces modèles sont des outils très importants en écologie pour gérer (Kareiva et al. 2000), comparer (Kouassi et al. 2008; Buckley et al. 2010) et étudier les théories de l'histoire de vie des populations végétales. Cependant, les avis des chercheurs écologistes divergent quant à la robustesse, la fiabilité et la précision des prévisions faites à partir des modèles matriciels. En effet, certains chercheurs trouvent que les modèles matriciels ne permettent pas de faire des prévisions précises (Fieberg & Ellner 2000; Coulson et al. 2001; Ellner et al. 2002) tandis que d'autres les ont reconnus comme étant des outils potentiellement puissants pour l'étude du statut des populations, en particulier l'évaluation de leurs risques d'extinction (Keith et al. 2008) et aussi de l'effet des perturbations sur ces populations (Crone et al. 2011; Crone et al. 2013). **Les modèles démographiques matriciels sont basés sur plusieurs paramètres démographiques regroupés dans un graphe orienté appelé cycle de vie (Figure 2).**

Il existe différents types de modèle matriciel selon que la population étudiée est animale ou végétale (Caswell 1989). Chez les animaux où la survie et la fécondité dépendent de l'âge des individus, la population est structurée en classe d'âge et l'on parle de modèle matriciel en classe d'âge. Par contre, les végétaux sont des organismes modulaires chez qui la survie, la croissance et la fécondité ne dépendent pas forcément de l'âge des individus (Caswell 1989; Harvell et al. 1990) et leur l'âge peut être souvent difficile à déterminer (Hughes & Jackson 1980; Hughes 1984; Crouse et al. 1987). Chez ces organismes, la population est structurée en classe de taille *i.e.* la circonférence ou le diamètre (Werner & Caswell 1977; Kirkpatrick 1984; Caswell 2001; Shaukat et al. 2012; You et al. 2013) ou en stades *i.e.* les espèces présentant des stades de développement clairement définis (Lefkovich 1965; Barot et al. 2000; Kouassi et al. 2008) et le modèle matriciel est dit basé sur ces classes de taille ou stades (Watkinson & White 1986). Les paramètres démographiques pris en compte dans ces modèles peuvent se résumer en deux grands groupes : les **paramètres démographiques mesurés** qui sont utilisés pour construire le cycle de vie de la population, et les **paramètres estimés** qui sont calculés à partir des paramètres mesurés et sur lesquels sont basées les conclusions à l'issue de l'étude de la démographie.

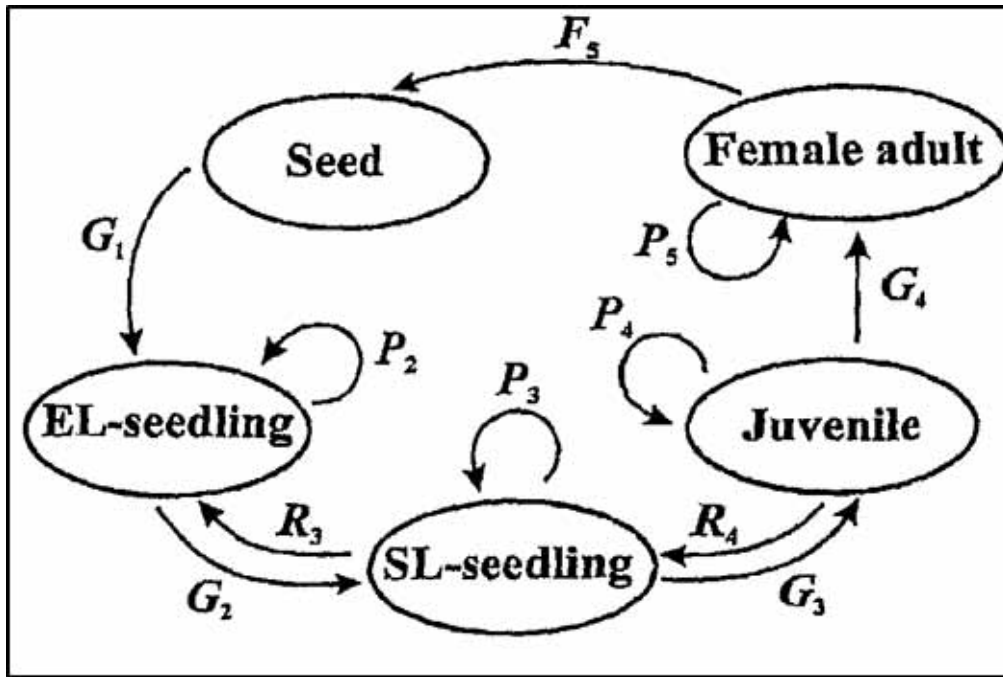


Figure 2. Exemple de cycle de vie montrant des taux de survies (P), de rétrogression (R), de fécondité (F) et de croissances (G) entre les différents stades de développement chez le palmier de savane (*Borassus aethiopum*) selon Barot et al. (2000). Le sens des migrations des individus entre les différents stades de développement est montré par les flèches.

1.2.1 Paramètres démographiques mesurés et cycle de vie

Les paramètres démographiques sont estimés en observant directement sur les individus au cours du temps. Ils sont mesurés suivant un pas de temps bien défini sur une période donnée *i.e.* le temps des études (Caswell 1989). Les individus de la population considérée sont répartis en différentes classes de taille ou en stade, puis leurs passages entre ces classes sont matérialisés sur le cycle de vie par des flèches qui partent d'un stade à un autre. Selon la forme de vie des espèces, certains paramètres peuvent ou non exister (**Table 1**), ce qui crée une diversité de cycles de vie plus ou moins complexes. Par exemple chez le palmier rônier (*Borassus aethiopum*), la rétrogression n'est possible qu'entre les stades plantules et juvénile (Barot et al. 2000). Chez les rotins (*Eremospatha macrocarpa* et *Laccosperma secundiflorum*), la rétrogression est possible entre presque tous les stades de développement des individus (Kouassi et al. 2008), alors que chez les Poacées (Graminées), en plus de la possibilité de rétrogression entre toutes les classes de taille et des paramètres classiques (recrutement à un stade plus avancé, fécondité, survie dans le stade), il y a de la reproduction clonale par fragmentation des touffes (Lewis et al. 2001).

Certains paramètres démographiques sont régulièrement rencontrés dans le cycle de vie de tous les organismes : ce sont la mortalité, la fécondité, la survie, et la croissance des individus. Quelque soit l'organisme étudié, ces paramètres peuvent être mesurés. Par contre, d'autres paramètres démographiques sont spécifiques à certains organismes. C'est par exemple le cas des espèces végétales qui développent un mode de reproduction clonale (Lewis et al. 2001). Chez ces espèces, les clones formés doivent en effet être pris en compte car ils participent à la démographie de la population (Cochran & Ellner 1992). Un autre paramètre démographique, la rétrogression vers un stade moins avancé, est parfois observé chez certaines espèces de plantes. Tous ces paramètres figurent dans le cycle de vie sous forme de probabilités. Analysés conjointement grâce à un modèle matriciel, ces paramètres décrivent le cycle de vie et la démographie de la population étudiée, ce qui permet de calculer des paramètres décrivant d'une manière synthétique l'état de la population et sa démographie.

Table 1. Description succincte des principaux paramètres démographiques mesurés.

Paramètres démographiques	Description	Organisme
La survie	Les individus qui restent en vie entre deux pas de temps consécutifs sans changer de classe de taille ou stade	Les plantes
Le recrutement ou croissance	Le passage d'un individu qui survie entre deux pas de temps consécutifs, de sa classe d'origine à une classe de taille / stade / âge supérieur	Tous les organismes vivants animaux et végétaux
La fécondité	Naissance de nouveaux individus issus d'une fécondation. Généralement dans les classes de grande taille / stade supérieur / individus matures	Chez tous les animaux et chez les plantes angiospermes
La rétrogression	Réduction de la taille d'un individu qui survit entre deux pas de temps consécutifs mais qui passe d'une grande classe de taille / stade à une classe plus petite. Les animaux ne font pas de la rétrogression car leur cycle de vie est basé sur l'âge	Les espèces végétales : le rotin, les Poacées pérennes
La fragmentation	La division d'un individu appartenant à une classe de taille ou stade donnée en plusieurs petites entités de taille / stade plus réduit	Poacées pérennes
La mortalité	Disparition définitive d'un individu de la population	Inévitable chez tout organisme vivant

1.2.2 Paramètres démographiques estimés

Les paramètres démographiques estimés renseignent sur la dynamique (la croissance, la décroissance ou la stabilité) de la population étudiée, sur la durée de vie et l'espérance de vie des individus de la population (Lauenroth & Adler 2008) et aussi sur l'influence des facteurs biotiques ou abiotiques sur la population. **Ces paramètres sont estimés à partir des proportions de transition entre les différents de stade ou classe de taille du cycle de vie que l'on regroupe dans une matrice appelée matrice de transition.** Cette matrice est ensuite multipliée par les effectifs initiaux des individus dans les différents compartiments du cycle de vie pour obtenir une matrice de projection. Le calcul des paramètres démographiques estimés se fait sur cette matrice de projection. La plupart des études démographiques des plantes se concentrent sur l'estimation :

- **Du taux de croissance asymptotique de la population** : il s'agit d'une valeur calculée qui permet de savoir ce qui se passe sur le long terme dans la population. Il permet de prévoir le comportement à long terme de la population. Lorsque la valeur du taux de croissance asymptotique est supérieure à un, la population croît de façon exponentielle, en deçà la population décroît exponentiellement et lorsqu'elle est égale à 1, la population se maintient. Le taux de croissance asymptotique permet ainsi de savoir si la population s'éteint, si elle converge vers un équilibre ou si elle subit des oscillations périodiques (et de quelle période) ou chaotiques.

- **De la sensibilité et l'élasticité du taux d'accroissement asymptotique de la population aux variations des probabilités de transition** : les analyses de sensibilité et d'élasticité permettent de quantifier les effets des perturbations des proportions (les transitions) de la matrice de projection sur l'estimation du taux d'accroissement asymptotique de la population. L'effet de ces perturbations peut être mesuré de façon absolue, c'est l'analyse des sensibilités, ou de manière relative pour tenir compte d'ordres de grandeur différents des coefficients des transitions: c'est l'analyse des élasticités. En d'autres termes, l'élasticité est la mesure des variations relatives des transitions sur le taux d'accroissement asymptotique (De Kroon et al. 1986; Caswell 2001).

- **Des analyses de la distribution stable en stades ou en classe de taille** : c'est l'analyse de la proportion d'individus dans une classe de taille donnée lorsque la structure de la population est à l'équilibre.

Plusieurs autres paramètres liés à l'âge sont aussi importants à déterminer, notamment la durée de vie des individus dans chaque classe de taille, l'espérance de vie de l'espèce et la valeur de reproduction spécifique à chaque stade.

1.3 Les savanes

Les savanes sont des écosystèmes naturels caractérisés par une strate ligneuse discontinue formée par des arbres et des arbustes et d'une strate herbacée de Poacées en C₄ continue (Scholes & Archer 1997). L'origine des savanes est diversement interprétée par les chercheurs. Certains considèrent les savanes comme étant des formations naturelles (Cole 1960; Beerling & Osborne 2006) pendant que d'autres pensent que les savanes sont des formations secondaires résultant d'actions anthropiques sur des formations forestières (Bond 2008). Pour Beerling & Osborne (2006), ces formations végétales sont apparues il y a environ 8 millions d'années, et sont fortement dépendantes du feu qui serait favorable à l'expansion des herbacées et limiterait la densité des ligneux. Les savanes se rencontrent sur tous les continents du monde (**Figure 3**) et occupent plus de surface terrestre que n'importe quel autre écosystème (Scholes & Walker 1993; Scholes & Archer 1997; Blair et al. 2014). **On distingue différents types de savane en fonction de la nature de la végétation qui est elle-même dépendante de la pluviométrie moyenne annuelle** : les savanes guinéennes se rencontrent là où les précipitations annuelles excèdent les 1200 mm de pluie. Pour des précipitations entre 600 et 1200 mm.an⁻¹, on rencontre des savanes soudaniennes et en dessous de 600 mm.an⁻¹, les savanes rencontrées sont dites sahéliennes. Au-dessus de 600 mm de pluie, les savanes sont des écosystèmes instables : des perturbations telles que les herbivores ou le feu doivent empêcher l'installation d'un couvert ligneux complet, sinon la savane se transforme en forêt (Sankaran et al. 2005).

Les savanes sont des écosystèmes très importants dans la mesure où elles couvrent plus de 20% des surfaces continentales terrestres, 40% des terres tropicales et abritent au moins 20% de la population humaine mondiale (Beerling & Osborne 2006b). Ces populations inféodées aux savanes l'utilisent principalement à des fins agricoles et pour l'élevage. En plus de leur importance économique, les savanes constituent, tout comme les forêts, un support important pour une bonne partie de la biodiversité animale et végétale. Du fait de cette grande importance des savanes, des études croissantes sont menées sur leur fonctionnement (Ekblom & Gillson 2010), leur dynamique (Gignoux et al. 1997; Sankaran et

al. 2005; N'Dri et al. 2011; N'Dri et al. 2014) et leur stabilité (Sankaran et al. 2005; Dembelé 2008).

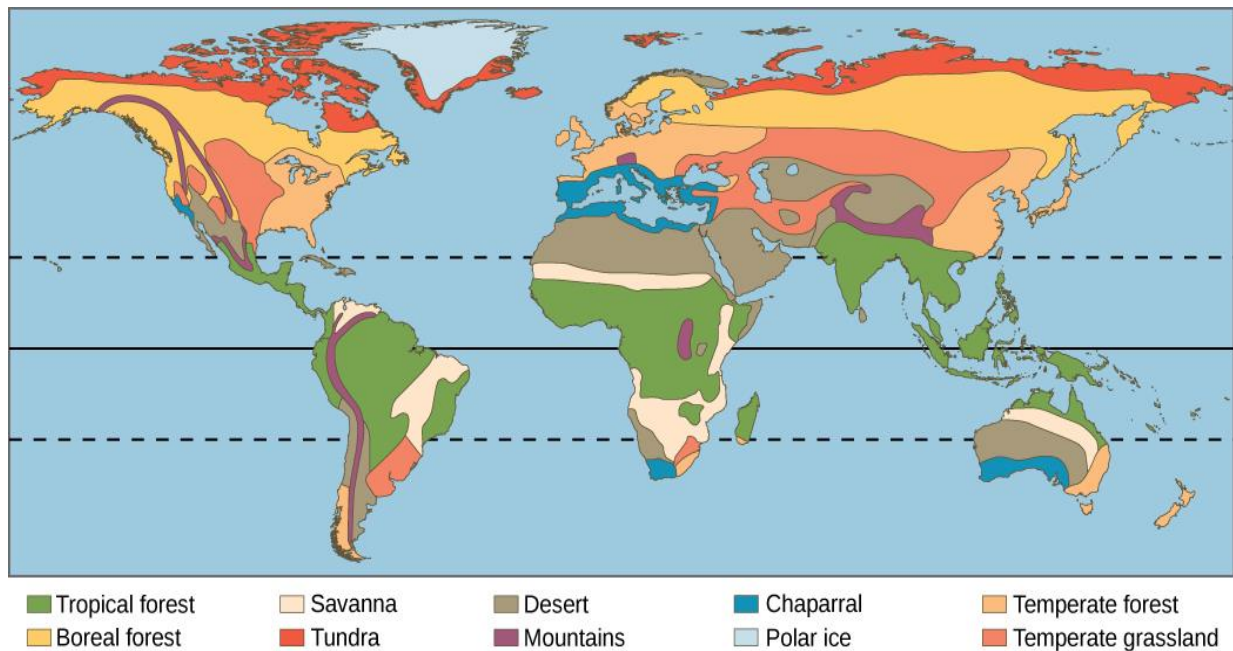


Figure 3. Carte de la répartition globale des biomes terrestres montrant la répartition des savanes dans le monde (Forseth 2010).

1.3.1 Végétation des savanes

La végétation des savanes est composée d'arbres, d'arbustes et de Poacées à des densités variables. Ainsi, les savanes guinéennes se caractérisent en général par la présence d'une dizaine d'espèces d'arbres, d'une dizaine d'espèce de Poacées et d'un certain nombre d'espèces de dicotylédone herbacées. La strate arborée peut être complétée par des palmiers. Dans les savanes soudaniennes, la couverture arborée est composée par un nombre comparable d'espèces d'arbres souvent dominées par des acacias. Les savanes sahéliennes sont nettement plus pauvres en végétaux ligneux constitués pour la plupart d'épineux (**Figure 4**). La strate graminéenne est constituée par une ou deux espèces dominantes de Poacées pérennes, selon le cas des genres *Andropogon*, *Loudetia*, *Themeda*, *Aristida*, *Hyparrhenia* et *Imperata*, ayant environ un mètre de haut à maturité, plus de 2 m dans le cas de l'herbe à éléphant (*Pennisetum purpureum*).

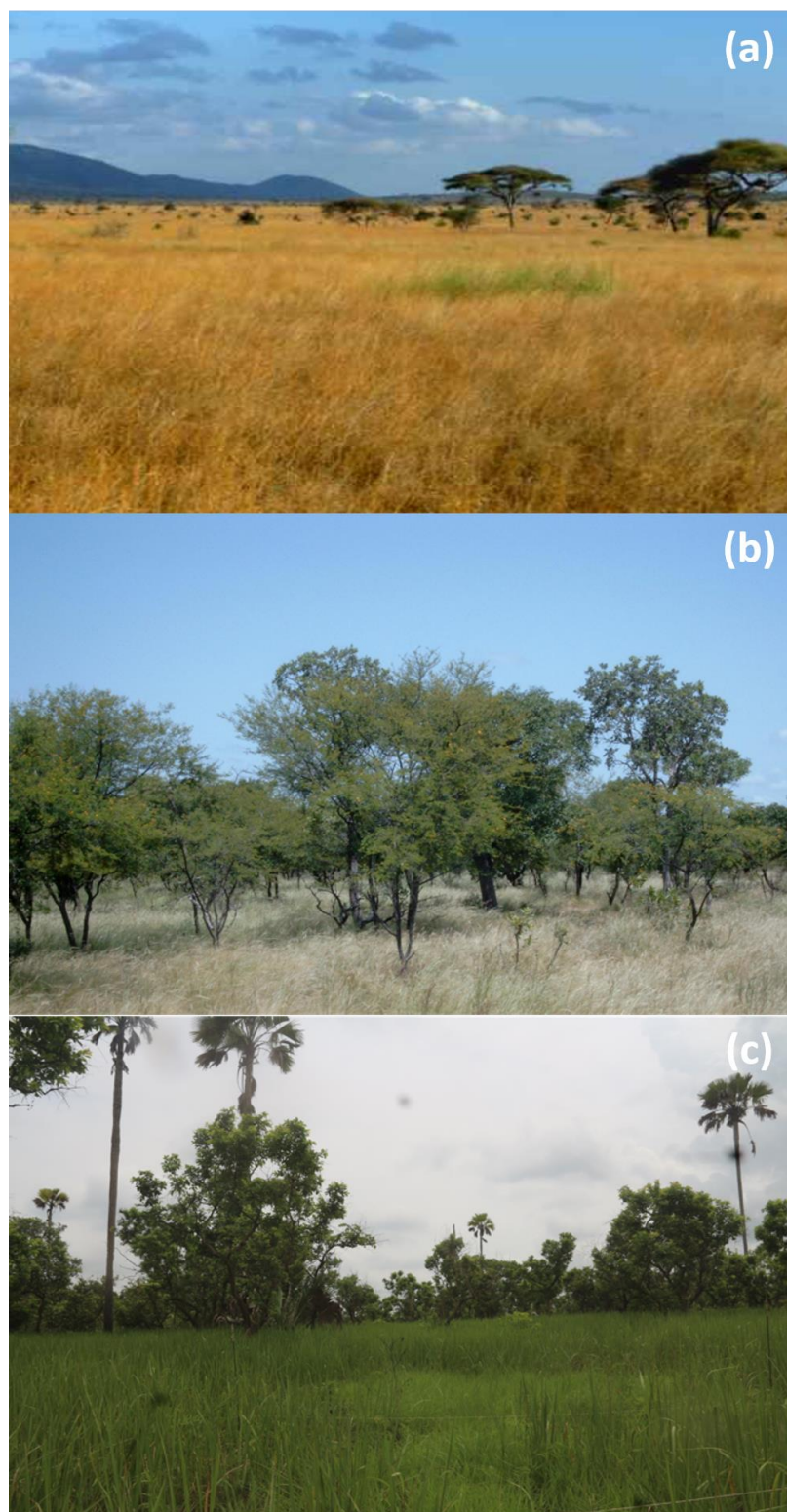


Figure 4. Différents types de savanes correspondant à une savane sahélienne (a) une savane soudanienne (b) et une savane guinéenne (c) (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

1.3.2 Fonctionnement des savanes

La diversité, la structure et le fonctionnement des savanes dépendent de la variation spatio-temporelle du type de sol, de la topographie et du climat (César 1992), à laquelle il faut ajouter les effets de perturbations comme le feu, la pâture animale, les prélèvements humains et les défrichements agricoles (Scholes & Walker 1993; Staver et al. 2009). Cependant, ces perturbations faisant partie intégrante du fonctionnement des savanes (Allen & Starr 1983) exercent sur elles un certain contrôle permettant sa régulation et la stabilisation de l'ensemble. Ces perturbations régulières incorporées ainsi au système deviennent nécessaires à son fonctionnement (**Figure 5**). Ces perturbations sont des processus aléatoires pouvant se traduire par une perte soudaine de la biomasse au sein d'une communauté sur un laps de temps significativement plus court que celui nécessaire à l'accumulation de cette biomasse (Huston & De Angelis 1994). Cette perte de biomasse peut libérer de l'espace et donc des ressources pour de nouveaux organismes (Roxburgh et al. 2004).

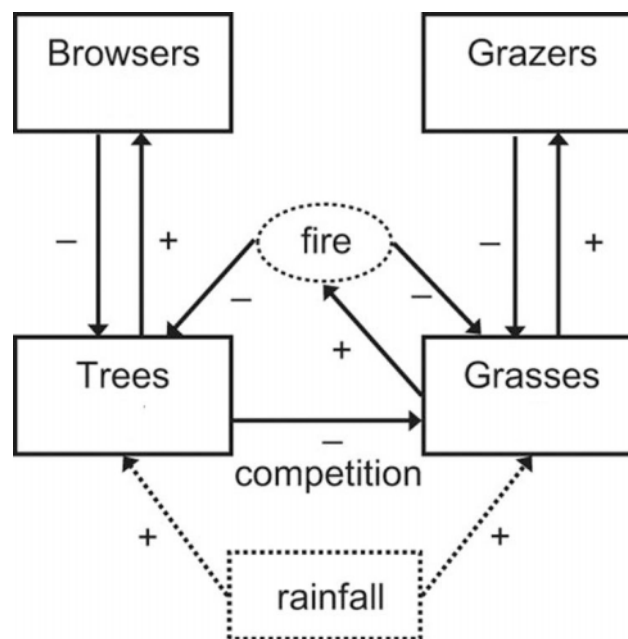


Figure 5. Schéma simplifié du fonctionnement global d'un écosystème de savane (Holdo et al. 2013).

1.3.3 Feux de savanes

Les savanes humides doivent leur maintien au passage annuel du feu (Scholes & Walker 1993)(**Figure 6**). **La protection contre les feux dans ces savanes a pour conséquence un boisement naturel** (César 1994). Le feu apparaît comme un des facteurs les

plus influant rythmant l'évolution annuelle des savanes humides (Gillon 1970). **Les feux peuvent avoir plusieurs origines** selon Monnier (1968): ils sont soit provoqués par la foudre et aussi par l'échauffement dû à la fermentation de la litière des herbes denses et sèches, soit déclenchés accidentellement (*i.e.* le feu échappe au contrôle de l'homme) ou volontairement (*i.e.* utilisation pour gérer des savanes).

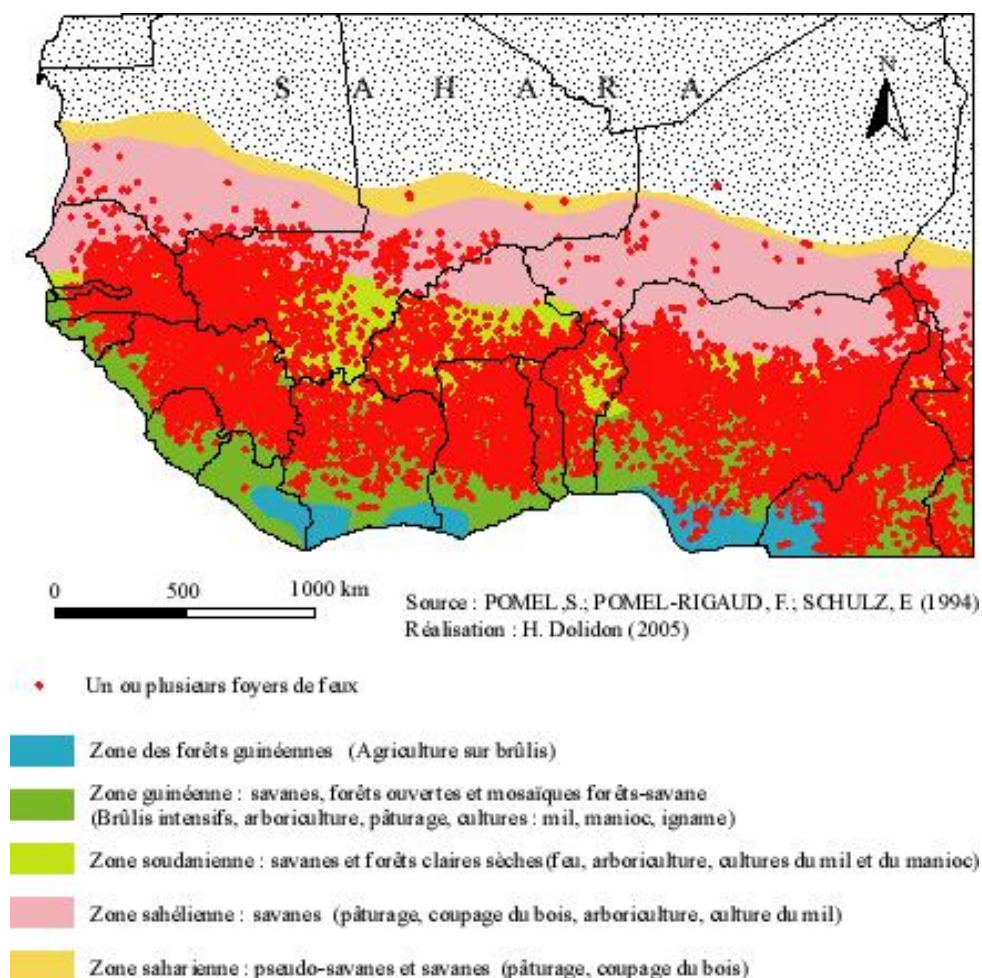


Figure 6. Carte de l'Afrique de l'Ouest montrant la répartition des foyers de feu de savanes (Pomel et al. 1994).

1.3.3.1 Caractéristiques des feux de savane

Selon Gillon (1970), les caractéristiques d'un feu dépendent d'un certain nombre de facteurs qui varient d'un feu à l'autre et au cours d'un même feu. Ce sont : la vitesse de propagation, l'intensité et la sévérité qui sont fonction d'un grand nombre de facteurs climatiques tels que le vent, la température, la pluviométrie de la semaine ou du mois précédent, et de facteurs locaux, notamment la pente du terrain et la quantité de combustible.

Ces facteurs varient selon les espèces végétales en présence et la date du feu précédent (Simpson et al. 2016).

1.3.3.2 Rôles des feux de savane

Le feu brûle les écosystèmes de savane depuis des centaines de millions d'années, aidant à façonner la distribution globale des biomes et à maintenir la structure et le fonctionnement des communautés inféodées au feu (Bond & Keeley 2005). Il aide au maintien de la biodiversité des espèces savaniques en les protégeant de la concurrence des espèces forestières (Menaut & César 1979). Les feux sont en grande partie responsables de la répartition des différents faciès savaniens (**Figure 7**) à l'exception des savanes herbeuses édaphiques (Bonvallet & Dugerdil 1970). Le feu joue donc un rôle très important dans le maintien des écosystèmes de savane surtout en zone tropicale où il constitue le repère capital du cycle saisonnier (Lamotte 1981). A Lamto en Côte d'Ivoire, le feu modifie l'abondance et la distribution des plantes, crée une hétérogénéité spatiale et maintient ainsi une mosaïque de végétation (Dosso et al. 2011). Le feu est très souvent utilisé par les paysans pour défricher les plantations et les préparer à la culture dans le cadre de l'agriculture sur brûlis (Andersen et al. 2003; Ekblom & Gillson 2010). Le feu est également utilisé par les éleveurs dans le but de stimuler la repousse des Poacées afin de produire du nouveau fourrage bien frais pour leurs animaux (Sawadogo et al. 2005). Le feu rend disponible, dans la cendre qu'il laisse après son passage, les éléments minéraux contenus dans la biomasse du combustible, contribuant ainsi à augmenter la production primaire des écosystèmes (Abbadie et al. 2006). La germination de certaines espèces végétales tel que *Dicrostachys cinerea* (un arbuste) est souvent déclenchée par le feu tout comme la floraison de quelques espèces végétales (Zida et al. 2007). Le feu par contre peut présenter des aspects négatifs qui se résument essentiellement aux dégâts causés sur l'homme ou sur ses biens. En effet, lorsque le feu est incontrôlé, il peut causer d'énormes dégâts tels que la destruction complète des plantations, des incendies de village et la déforestation, et même des pertes en vie humaine.

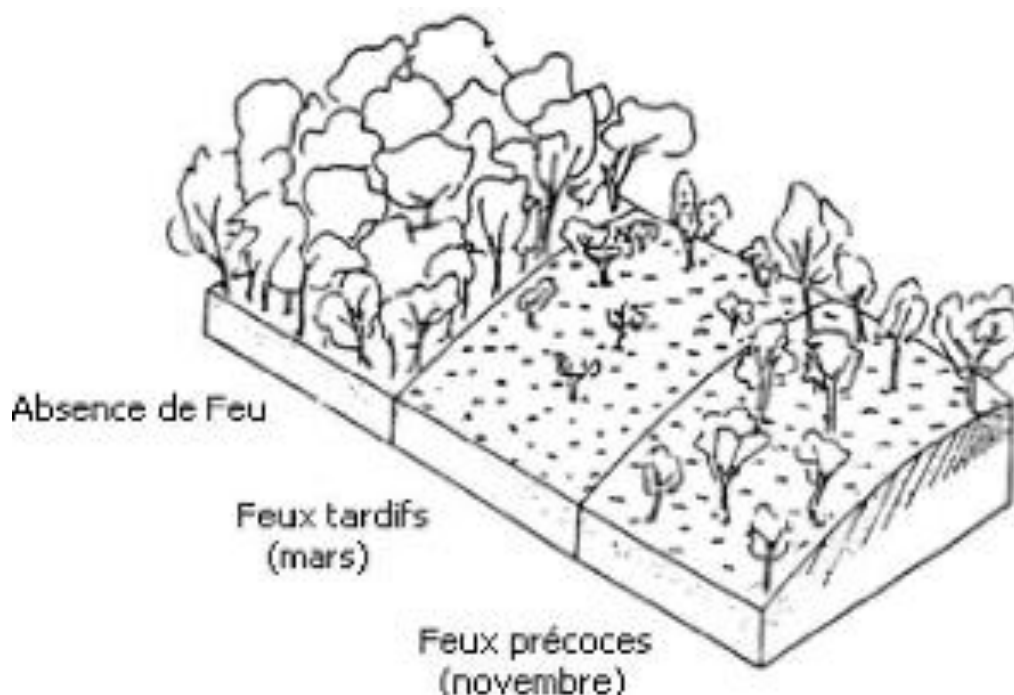


Figure 7. Rôle du feu dans le maintien des savanes. En l'absence de feu, la végétation de savane évolue vers la forêt dense. Les feux précoces permettent l'installation de savanes arborées ou boisées, tandis que les feux tardifs produisent une forte réduction de la couverture ligneuse (César 1994).

1.3.3.3 Typologie des feux de savane

En fonction des auteurs et de différents facteurs tels que les milieux dans lesquels le feu intervient, la nature du combustible, la vitesse de propagation du feu ou des dates d'application du feu, différents auteurs ont décrit différents types de feu. **En Afrique de l'ouest, trois types de feu sont généralement décrits (Bruzon 1994) en fonction des dates d'application (Figure 8).** Il s'agit notamment du :

- **feu précoce** qui est allumé au début de la saison sèche. Il a une faible intensité et s'attaque à une phytomasse encore verte mais en début de sénescence (Liedloff et al. 2001). Ces types de feux progressent difficilement et la plupart des organes des végétaux y survivent, provoquant une reprise très rapide;

- **feu de mi-saison sèche** encore appelé **feu de saison**. Il intervient au milieu de la saison sèche. C'est ce type de feu qui est pratiqué à Lamto depuis sa création ;

- **feu tardif** qui est allumé par accident ou volontairement, brûlant tout sur son passage car trouvant une matière végétale totalement desséchée mélangée à quelques feuilles vertes issues de la repousse de la végétation. C'est un feu destructeur, qui intervient au moment où les végétaux ont repris leurs cycle de développement; ce qui provoque une perturbation physiologique (César 1992).



Figure 8. Photo des trois régimes de feu à Lamto (Côte d' Ivoire) : le feu précoce (a) brûle lentement avec des flammes basses, une biomasse encore fraîche et une faible intensité. Le feu de mi-saison (b) et le feu tardif (c) de forte intensité brûlent une biomasse bien sèche et produit des flammes hautes et spectaculaires (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

1.4 Impact du feu sur la démographie des plantes de savanes

Dans les savanes humides, la perturbation majeure reste le feu annuel qui est incontournable pour la gestion et le maintien des savanes, surtout dans les zones concernées par un degré d'herbivorie très faible du fait du nombre réduit des gros herbivores (Sankaran et al. 2005). L'expérimentation de plusieurs régimes de feux a montré de nombreux impacts sur la structure de la végétation de savane en général (Higgins et al. 2007; Furley et al. 2008).

Étudier la réponse des paramètres démographiques d'une population végétale au feu permet donc d'avoir une description générale de la dynamique de cette population. Ainsi l'impact du feu sur la démographie des plantes de savane diffère entre les espèces ligneuses et les herbacées.

1.4.1 Impact du feu sur la démographie des espèces ligneuses

Chez les espèces ligneuses, les individus de moins de 3 m de hauteur sont piégés dans la masse du combustible où ils sont chaque année soumis à un incendie mortel (Hoffmann et al. 2009). Pour cela, la plupart des espèces investissent massivement dans la fabrication d'écorce isolante et dans les vastes réserves de racines souterraines (Mistry 1998; Hoffmann & Solbrig 2003). Au-dessus de 3 m de hauteur, la mortalité totale des plantes ligneuses est rare (Warner & Chesson 1985) car les bourgeons sont hors de portée des flammes des feux de savane qui se propagent généralement à travers la couche herbacée semi-continue. Par ailleurs, la mortalité par la chute des grands arbres peut être accrue par des fréquences de feux plus élevées (Levick et al. 2015).

1.4.2 Impact du feu sur la démographie des Poacées pérennes de la strate herbacée des savanes

Le feu agit différemment sur les Poacées et les arbres de savane. Les feux se produisent principalement pendant la saison sèche, lorsque les Poacées pérennes sont en dormance. Ils consomment les feuilles des herbes qui servent de combustible, mais ne détruit généralement pas les bourgeons dormants au niveau de la surface du sol. Selon Garnier & Dajoz (2001), l'absence du feu est très avantageuse pour la démographie de Poacées pérennes tandis que le feu diminue le taux de croissance de leur population. Pour certains auteurs, les taux de croissance et de survie des petites touffes des Poacées pérennes sont drastiquement réduits par le feu (Silva et al. 1990; Garnier & Dajoz 2001) ; pour d'autres, par contre, la croissance des touffes est avantagée par les perturbations tel que le feu (O'Connor 1993; Yuan et al. 2016). **Le feu agit sur le taux de mortalité des touffes de Poacées pérennes en fonction de la taille.** En effet, le feu cause une grande mortalité chez les petites touffes tandis qu'il aurait un impact pratiquement nul sur les touffes de grande taille. Par ailleurs, le feu impacte la démographie des Poacées pérennes en réduisant la taille des grandes touffes ou en fragmentant les grosses touffes en plusieurs petites touffes indépendantes (Butler & Briske 1988; Oliva et al. 2005).

Problématique générale de la thèse

Il existe une abondance de littérature sur l'origine et la nature des formations savaniques du fait de leur grande importance économique et sociale (Fournier 1991; César 1992; Breman & Kessler 1995), sur la démographie des espèces de ces formations végétales (Silvertown et al. 1993; Wallace & Prather 2013) dont la plus part concerne la démographie des espèces ligneuses (Valverde & Silvertown 1998; Crone et al. 2011) et moins de la moitié s'intéresse à la démographie des espèces de Poacées pérennes (Crone et al. 2011). D'autre part, parmi ces dernières, très peu ont étudié l'impact du feu sur la démographie des Poacées pérennes (Schleuning & Matthies 2009). Quelques très rares publications ont tenté de comparer la démographie de ce groupe végétal sous l'influence du feu et en absence du feu (Garnier & Dajoz 2001).

Au vu de tout cela, le constat est que trop peu d'informations existent à ce jour sur l'impact du feu sur la démographie des Poacées pérennes des savanes, qui paradoxalement sont essentielles pour l'étude de l'impact du feu sur tous les autres organismes vivants de la savane car constituant l'essentiel du combustible. Il y a également une rareté des connaissances générales sur leur démographie (*i.e.* la mortalité de touffe de différentes tailles, la croissance, la fécondité, le mode de reproduction par fragmentation des touffes). Par exemple, leur durée de vie est quasiment inconnue. On a tendance à dire généralement que le feu stimule la croissance des Poacées pérennes car en effet, les Poacées repoussent très rapidement après les feux (de l'ordre de quelques jours). Cependant, on s'intéresse très rarement à l'impact réel des feux sur les paramètres démographiques des espèces de Poacées et sur la dynamique de leurs communautés.

Dans la savane, comme décrit plus haut, il existe différents régimes de feu en fonction de la période d'application. On peut donc se demander si tous ces régimes de feu ont les mêmes impacts et quel est dans le cas contraire l'impact de chaque régime de feu sur la démographie de ces espèces végétales, qui sont de plus variées puisque plusieurs espèces de Poacées pérennes coexistent dans les savanes. Non seulement les mécanismes de cette coexistence sont complètement inconnus (à notre connaissance), mais on ne connaît également pas la sensibilité respectives des espèces de Poacées pérennes aux régimes de feu. En clair, un trop grand nombre d'informations très importantes manquent encore si on veut réellement connaître le fonctionnement des écosystèmes de savanes soumises (ou non) au feu.

Ces différents régimes de feu (feu précoce, feu de mi-saison et feu tardif ainsi que l'absence de feu) sont expérimentés à Lamto (en Côte d'Ivoire) depuis 2013 par la jeune équipe associée internationale (JEAI) dans un projet dénommé **Gestion Intégrée et Durable des Ecosystèmes de Savane (GIDES)** pour tenter de trouver des régimes de feux alternatifs au feu de mi-saison. Dans les travaux de recherche de ce projet, les paramètres du feu (intensité, vitesse) sont mesurés chaque année ce qui permet de connaître les caractéristiques des différents régimes de feu en expérimentation. **L'objectif général de cette thèse est, en profitant de cette expérimentation à long terme, d'aider à combler le manque d'information constaté sur la démographie des Poacées pérennes sous l'influence des régimes de feu en expérimentation à Lamto.** Cela permettra de savoir comment chaque régime de feu agit sur les populations de Poacées pérennes et de prendre en compte cette information dans le choix du régime de feu idéal pour la gestion des écosystèmes de savane, et ainsi de contribuer à terme à la maîtrise de la culture sur brûlis chez les populations environnantes (centre Côte d'Ivoire). **Il s'agit de manière spécifique de :**

1. **Décrire la communauté des Poacées pérennes de la savane sous différents régimes de feu et en absence de feu.** Cela nous permettra de connaître la richesse spécifique et l'abondance relative de chaque espèce sous chaque traitement de feu, et de savoir si certains paramètres telles que la densité et la circonférence des individus sont spécifiques à l'espèce ou sont impactés par le feu.

2. **Décrire les paramètres démographiques (mortalité, recrutement, rétrogression, fécondité et fragmentation) des touffes de Poacées pérennes et les variations de ces paramètres en fonction de l'espèce, le traitement de feu et la circonférence.** Ceci nous permettra de répondre aux questions suivantes : *Les espèces diffèrent-elles par leurs paramètres démographiques? Quel est l'impact global de la circonférence des touffes de Poacées et des régimes de feux sur les paramètres démographiques des Poacées? Les espèces de Poacées diffèrent-elles par la sensibilité de leurs paramètres démographiques aux régimes de feu et à la circonférence ?*

3. **Etudier l'impact des trois régimes de feux et l'absence de feu sur la démographie des Poacées pérennes de la savane à l'aide de modèles démographiques matriciels qui permettent de décrire globalement la démographie en estimant différents paramètres (taux de croissance asymptotique, distribution stable en classe de taille et l'âge moyen dans les classes de taille).** Cela me permettra de comparer le cycle de vie et la démographie

des quatre espèces dominantes et d'aider à choisir un régime de feu prescrit pour préserver la diversité de ces Poacées.

Cette thèse comprend, mis à part cette partie introductive, un Chapitre intitulé « *Présentation du site d'étude et matériel et méthodes* » juste après cette Introduction et dans lequel le site d'étude est présenté ainsi que les méthodes utilisées sur le terrain et la technique des modèles démographiques matriciels. Ce chapitre est suivi d'un autre Chapitre intitulé « *Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast* ». Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans *Journal of Tropical Ecology*. Il est entièrement rédigé sous forme d'article scientifique et décrit la population des Poacées pérennes de la savane de Lamto sous les différents régimes de feu et en absence de feu. Le Chapitre suivant a également été rédigé sous forme d'article et est prêt à être soumis à *Journal of Vegetation Science*. Il est intitulé « *Effect of fire regimes on the demographic parameters of the perennial grasses of a humid savanna* » et décrit les variations des paramètres démographiques en fonction des espèces, des traitements de feu et de la circonférence des touffes d'herbe. Dans le dernier Chapitre « *Demographic response of four humid savanna grasses to fire regimes in Lamto (Ivory Coast)* », je présente les résultats des modèles matriciels paramétrés à partir des données du chapitre précédent. Il est également écrit sous forme d'article mais encore en cours d'amélioration. La thèse se finit par un Chapitre de synthèse en français qui discute de l'ensemble des résultats et présente les perspectives de mon travail de thèse en termes d'analyses complémentaires et de nouvelles collectes de données.

Chapitre 2

Présentation du site et matériel et méthodes



Chapitre 2. Présentation du site d'étude et matériel et méthodes

2.1 Présentation du site

2.1.1 Situation géographique

Cette étude s'est déroulée au centre de la Côte d'Ivoire, dans la savane de la réserve scientifique de Lamto ($6^{\circ}9$ à $6^{\circ}18$ N; $5^{\circ}15$ à $4^{\circ}57$ E ; <http://lamto.free.fr/>), une zone de transition dite du "V-Baoulé" avec la forêt au sud et la savane au nord (**Figure 9**). La réserve de Lamto s'étend sur une superficie de 2500 ha et abrite deux stations de recherche dont une d'écologie tropicale où nous étions logés.

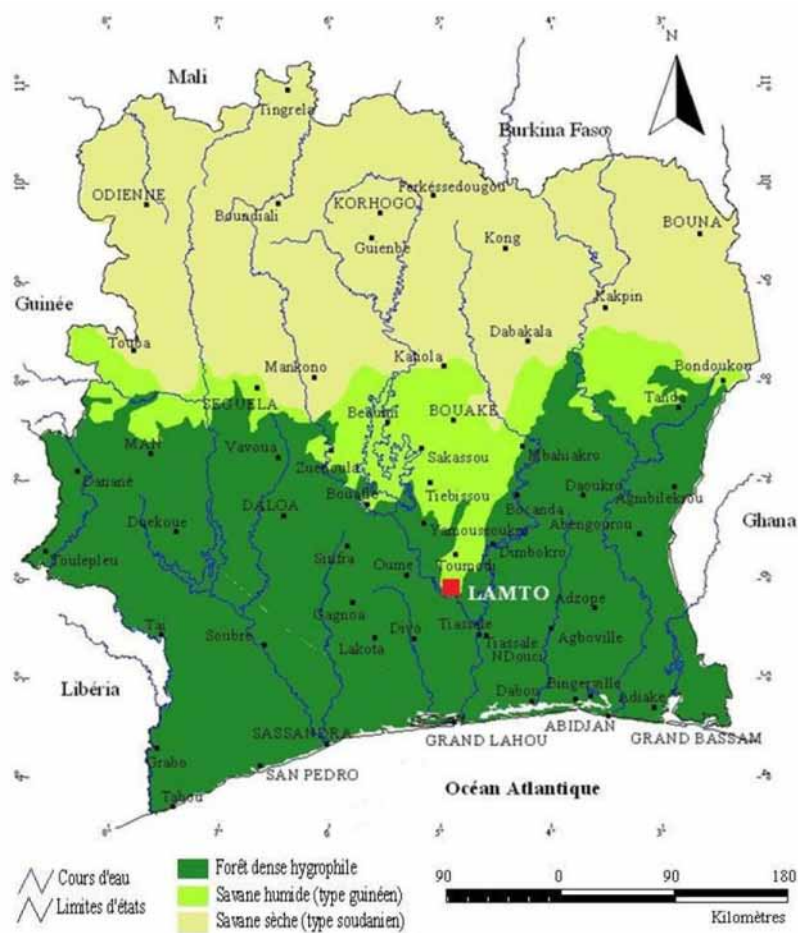


Figure 9. Carte de la Côte d'Ivoire montrant la situation géographique de la réserve de Lamto (Vennetier et Laclavère, 1978)

2.1.2 Climat de la réserve de lamto

A Lamto, une station de Géophysique est associée à la Station d'Ecologie, permettant un suivi météorologique constant. Deux facteurs essentiels déterminent les conditions climatiques dans la savane de Lamto : la température et les pluies (Lamotte, 1967). La **température** est constamment élevée et les variations saisonnières sont faibles avec des moyennes journalières de 24 à 30°C en saison sèche, et de 25 à 28°C en saison humide (Lamotte, 1967). Les **précipitations** atteignent en moyenne 1200 mm de pluie par an (Le Roux et al. 1997; Abbadie et al. 2006). Elles varient selon la période de l'année et déterminent les cycles saisonniers (Lamote, 1967).

On distingue quatre saisons à Lamto : une grande saison sèche allant de décembre à février, une grande saison des pluies de mars à juillet, une petite saison sèche en août et une petite saison des pluies de septembre à novembre (Le Roux et al. 1997). Cette répartition des saisons peut cependant connaître de fortes modifications dans le temps. Les paramètres climatiques étant importants dans cette étude car pouvant agir sur les paramètres démographiques, nous nous sommes intéressé à la pluviométrie et à la température au cours des trois années de cette étude (**Figure 10**). Ainsi la température moyenne annuelle de 2015 à 2017 était de 28.9 pour une pluviométrie moyenne de 1169 mm de pluie par an. L'année 2015 a été la plus arrosée avec 1478 mm de pluie contre 1077 mm en 2017 et 951 mm de pluie en 2016.

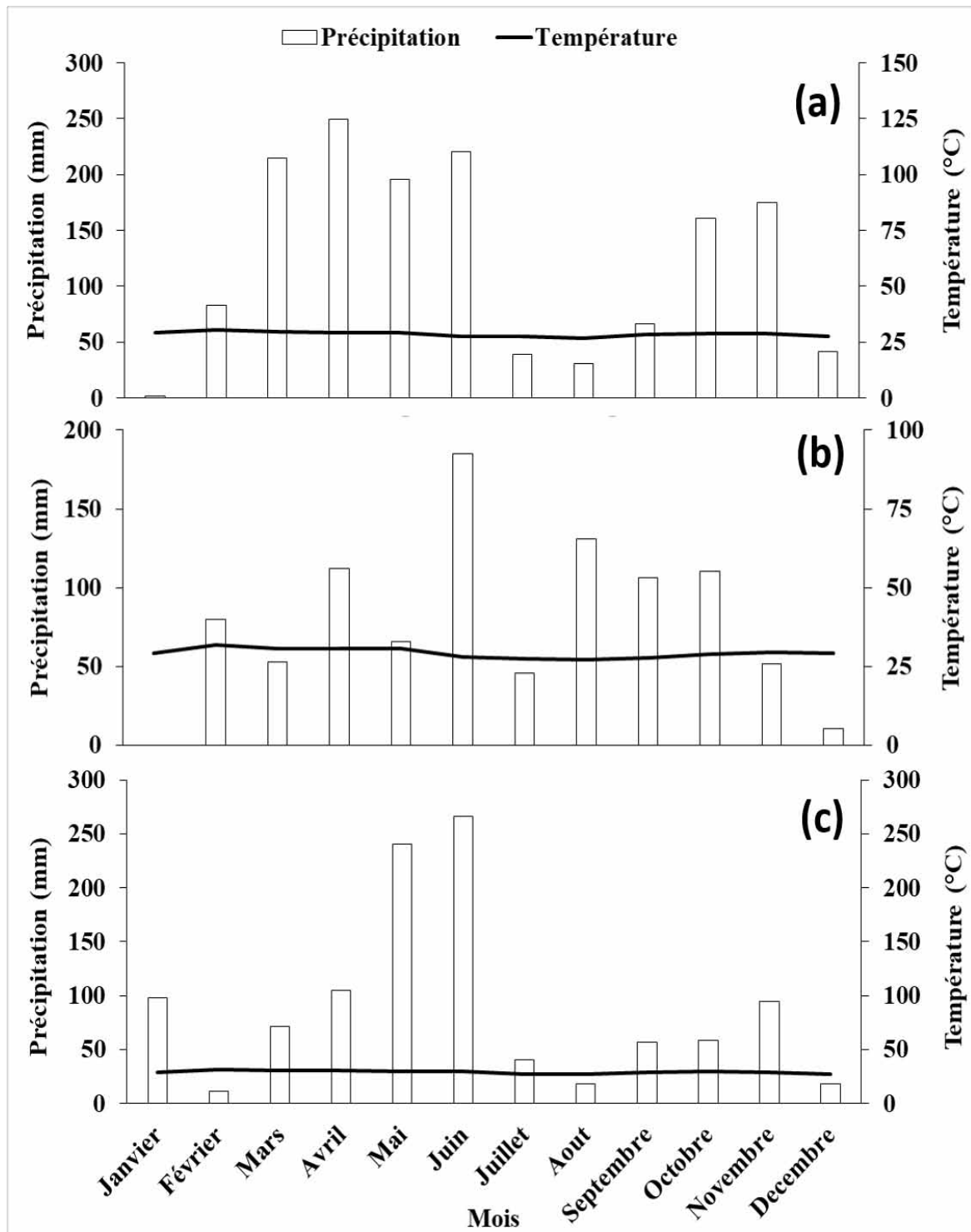


Figure 10. Diagrammes ombrothermiques de la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire) montrant les précipitations et températures moyennes annuelles en 2015 (a), 2016 (b) et 2017 (b). Données fournies par la Station de Géophysique de Lamto

2.1.3 Végétation de la savane de Lamto

La végétation de Lamto est une mosaïque de forêt et de savane composée de forêts galeries le long des cours d'eau temporaires qui parcourent toute la réserve, de forêts denses le long du fleuve Bandama et de forêts semi-décidues sur les plateaux (Menaut & Abbadie 2006)(Figure 11). Le reste de la végétation se décrit comme une savane à Poacées (Graminées) parsemée de rôniers et de nombreux arbres et arbustes (Lamotte, 1967). Les Poacées et arbres coexistent sous l'effet de différentes contraintes telles que le feu, la disponibilité en eau et en nutriments, et les herbivores. **La savane de Lamto est constituée de trois strates : la strate herbacée, la strate arbustive et la strate arborée** (Monnier 1968; Menaut & Abbadie 2006).

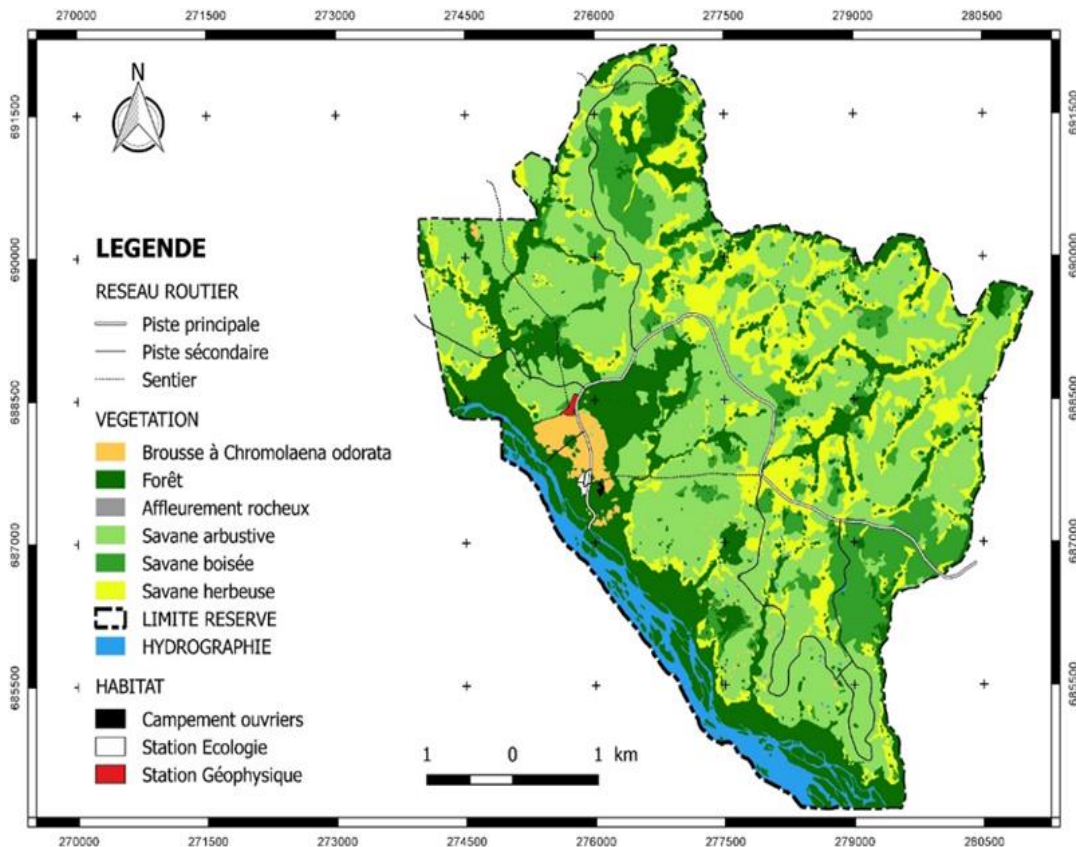


Figure 11. Carte de la végétation de la réserve scientifique de Lamto, Côte d'Ivoire (Source : Gautier (1990) digitalisé par Ouattara (2016))

2.1.3.1 Strate arbustive et arborée de la savane de Lamto

La strate arbustive comprend une quarantaine d'espèces dont les plus abondantes sont: *Crossopteryx febrifuga* (Afzel. ex G.Don) Benth. (Rubiaceae), *Piliostigma thonningii*

(Schumach.) Milne-redhead (Césalpiniacée), *Bridelia ferruginea* Benth. (Euphorbiacée), *Cussonia barteri* A. Rich. (Araliacée), *Annona senegalensis* Pers. (Annonacée), *Terminalia glaucescens* Planch. (Combrétacées), *Ficus capensis* Thunb. (Moracées) et *Vitex doniana* (Menaut & Abbadie 2006). Elle constitue le type de végétation caractéristique de la réserve (Bonvallet & Dugerdil 1970), avec une taille comprise entre 2 et 8 m de hauteur. Quant à la strate arborée, elle dépasse les 8 m de hauteur et est constituée principalement du rônier *Borassus aethiopum* Mart. (Arecacée). Le recouvrement ligneux peut passer de 62% en haut de savane boisée à 7% de la surface totale en savane herbeuse.

2.1.3.2 Strate herbeuse de la savane de Lamto

Le tapis herbacé avec 0-2 m de hauteur, est constitué essentiellement de Poacées (75 à 99% de la biomasse totale) et de petites Cypéracées (Lamotte, 1967). Sur les sols bien drainés, les espèces dominantes sont *Andropogon schirensis* Hochst. ex A.Rich., *Hyparrhenia diplandra* Stapf., *H. smithiana* Stapf. et *Imperata cylindrica* appartenant toutes à la famille des Andropogonées (Menaut & Abbadie 2006). Dans les bas-fonds sont rencontrées des formations à *Loudetia simplex* répandues surtout sur les sols les plus pauvres (Monnier, 1968; Lamote, 1967). Chaque année, la strate herbacée de la savane est détruite par le feu, mais elle se reconstitue rapidement et le taux de couverture du sol passe de 10% au début de la reprise à 90% en fin de cycle (Gillon 1970). A cette période, la charge de biomasse peut atteindre les 2 kg.m⁻² (Roland, 1967).

2.1.3.2.1 Les Poacées pérennes de la savane de Lamto

Comme dans presque toutes les savanes du monde, les Poacées pérennes dominent largement la strate herbacée (Williams et al. 2003). Ce sont des espèces de Poacées cespiteuses parce qu'elles poussent en touffes compactes, et les organes qui assurent leur survie pendant la mauvaise saison sont disposés à la base des chaumes sous la masse de feuilles mortes (**Figure 12a**). Ces touffes sont séparées par de larges zones de sol nu, où les densités racinaires sont beaucoup plus faibles (**Figure 12b**). Les Poacées pérennes sont des plantes apomictiques mais qui arrivent quand même à produire des graines viables issues de la fécondation (Garnier et al. 2002). **Les modes de reproduction clonale les plus observés sont la fragmentation des touffes** *i.e.* la touffe se divisant en plusieurs nouvelles touffes indépendantes (Lewis et al. 2001) **et la reproduction à partir de graines produites sans événements sexuels** (Garnier et al. 2002).

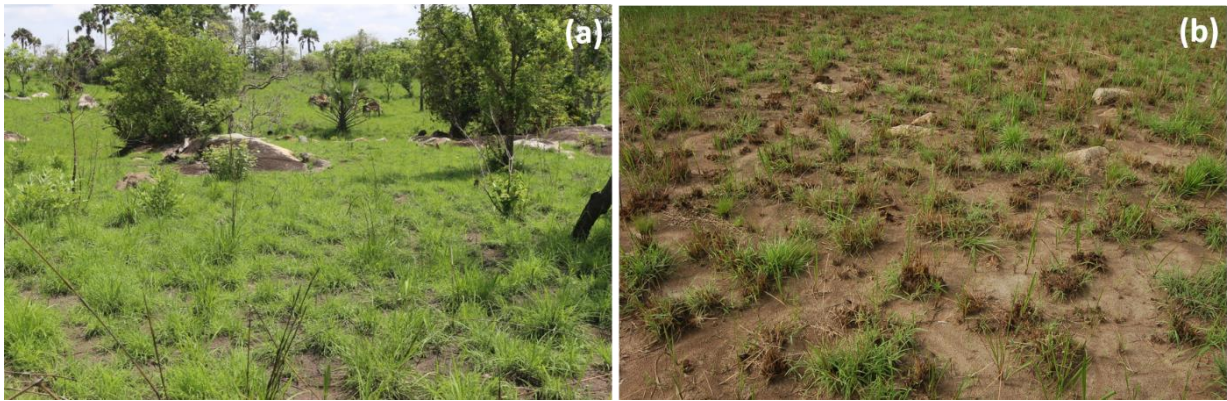


Figure 12. Touffes de Poacées pérennes de la savane de Lamto au début du cycle 2 mois (a) et 1 mois (b) après le feu de janvier 2016 (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

2.1.3.2.2 Importance des Poacées pérennes

Les Poacées pérennes sont très importantes pour plusieurs raisons : elles constituent une source presque inépuisable d'aliment pour le bétail (Some et al. 2007; Cruz et al. 2010). Elles sont aussi utilisées pour lutter contre l'érosion hydrique (Dugue 1997). Elles constituent la plus grande partie de la biomasse aérienne totale des savanes (Walker et al. 1981; Long et al. 1989; Menaut & Abbadie 2006; Saatchi et al. 2007) et contribuent très fortement à la forte production primaire des savanes (Long et al. 1989; Menaut & Abbadie 2006; Titlyanova 2008; Boudsocq et al. 2009) en bloquant le cycle de l'azote par l'inhibition biologique de la nitrification, ce qui rend l'azote sous forme ammonium plus disponible (Lata et al. 2000; Lata et al. 2004; Srikanthasamy et al. 2018) et en recyclant les éléments minéraux issus de la décomposition des racines mortes (Yé et al. 2015). Les Poacées pérennes constituent la principale source de combustible durant les feux (Shea et al. 1996; Williams et al. 1998; Fournier & Yameogo 2009). Les caractéristiques du feu, telles que la vitesse de propagation des flammes, l'intensité et la hauteur des flammes, dépendent de la quantité et la qualité de la biomasse (Williams et al. 1998; Rissi et al. 2017; N'Dri et al. 2018). De par leur inflammabilité qui varie en fonction de l'espèce, les Poacées pérennes influencent la sévérité et l'intensité du feu (Simpson et al. 2016).

2.2 Feu à Lamto

A Lamto, le feu est mis chaque année par les chercheurs à la mi-saison sèche en janvier (**Figure 13**) afin de préserver et standardiser ce facteur écologique qui joue un rôle important dans l'équilibre de la savane (Lamotte 1981). En dehors de la réserve de Lamto,

l'homme allume le feu pour diverses raisons dont le nettoyage des voies pour faciliter les communications entre villages, la protection des villages (pare-feux) contre les feux accidentels, l'élevage, l'exploitation des rôniers pour le vin, la chasse et les activités agricoles (Andersen et al. 2003; Goldammer & De Ronde 2004; Ekblom & Gillson 2010).



Figure 13. Feu de mi-saison à Lamto en janvier 2018 (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

2.3 Matériel et méthodes

2.3.1 Dispositif expérimental

Dans le cadre du projet Gestion Intégrée et Durable des Ecosystèmes de Savane (GIDES) de la Jeune Equipe Associée Internationale (JEAI), trois sites d'étude ont été choisis en savane arbustive afin d'expérimenter différents régimes de feu. Sur chaque site, quatre parcelles ont été délimitées à raison d'une parcelle par régime de feu en 2013. **Ces régimes de feu sont le feu précoce, le feu de mi-saison, le feu tardif et l'absence de feu (Figure 14).** En 2015, après deux cycles de feu, des sous-parcelles de 5×5 m ont été installées en feu précoce, feu tardif et sur les parcelles non brûlées, et une sous-parcelle de 5×10 m a été installée sur chaque parcelle soumise au feu de mi-saison (**Figure 15**).

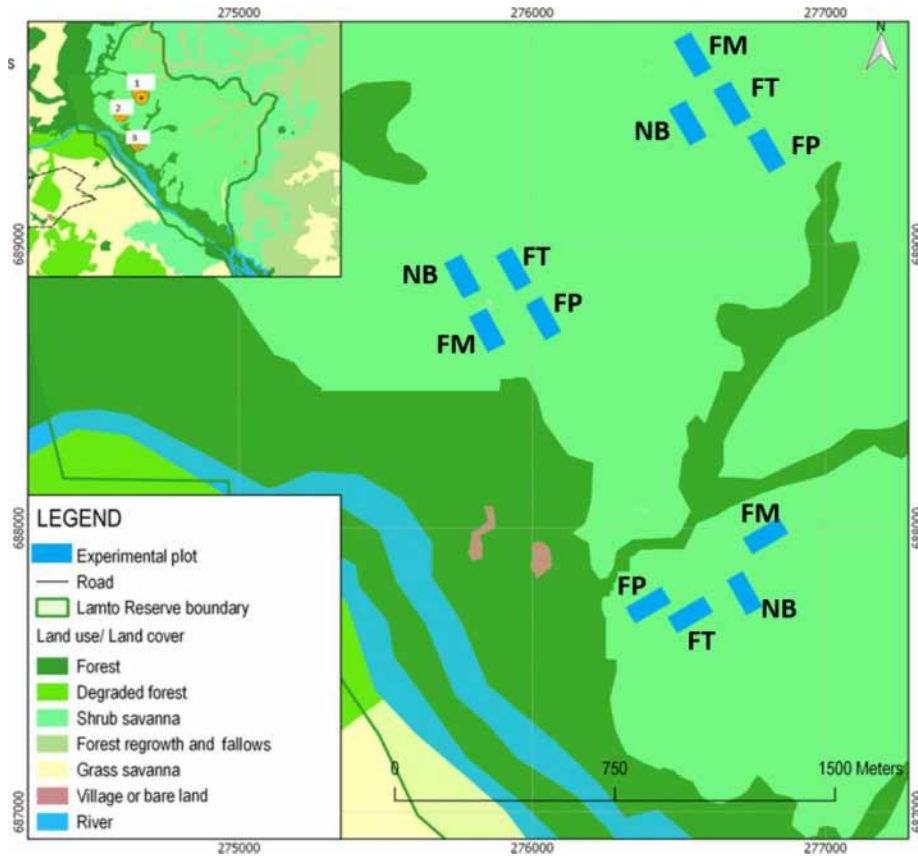


Figure 14. Localisation des parcelles d'étude (feu précoce : FP, feu de mi-saison : FM, feu tardif : FT et les parcelles non brûlées : NB) dans les trois sites de savane arbustive sur la réserve de Lamto (N'Dri et al. 2018)

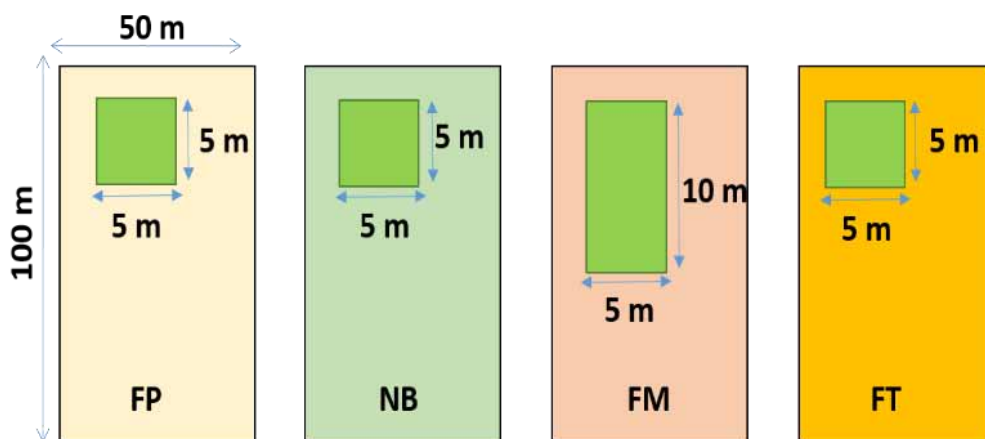


Figure 15. Dispositif expérimental (FP : Feu précoce en Novembre ; FM : Feu de mi-saison en Janvier ; FT : Feu tardif en Mars ; NB: Non brûlée)

2.3.2 Relevés démographiques

Le recensement initial des Poacées pérennes sur les parcelles du dispositif a eu lieu en juin 2015. Il a consisté en un marquage systématique de chaque touffe présente sur les sous-parcelles et ayant au moins 5 chaumes sur leur plateau de tallage. Les touffes ont été marquées de manière permanente à l'aide d'étiquettes en lame d'acier attachées à l'aide de fil de fer à des piquets métalliques de 15 cm. Ces étiquettes (résistantes au feu) portent ainsi chacune un numéro placé au pied de la touffe à environ 10 cm dans un même sens choisi arbitrairement sur chaque parcelle (**Figure 16**). Sur ces touffes marquées de Poacées pérennes, diverses caractéristiques démographiques ont ensuite été mesurées ainsi que l'espèce. La détermination de l'espèce a été possible grâce à l'herbier de la station d'écologie de la réserve de Lamto



Figure 16. Marquage des touffes d'herbe à l'aide de piquets métalliques muni d'une étiquette en lame d'acier. (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

2.3.2.1 Présence ou l'absence de vide dans la partie centrale de la touffe

Certaines touffes de Poacée (généralement de gros individus) ont leur partie centrale morte et dépourvue de végétation. Le sol est complètement nu dans cette partie de la touffe (**Figure 17a**) alors que les autres touffes sont pleines (**Figure 17b**). Cette caractéristique est importante dans l'étude de la démographie des Poacées, car la présence de vide à l'intérieur de la touffe pourrait être le début du processus de fragmentation des touffes en plusieurs nouvelles touffes (Lewis et al. 2001) lors de la reproduction clonale par fragmentation.

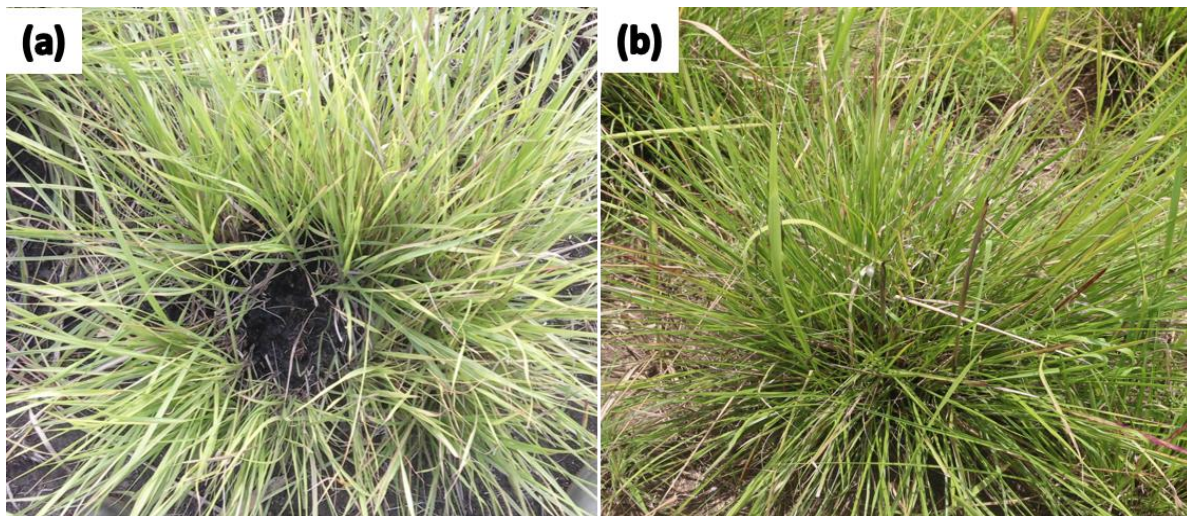


Figure 17. Différence entre une touffe d'herbe vide dans la partie centrale (a) et une touffe d'herbe pleine (b) (photos © Koffi Kouamé Fulgence)

2.3.2.2 Mesure de la circonférence des touffes

L'étude de la démographie des espèces végétales est basée sur la taille plutôt que l'âge (Caswell 1989). En plus, chez les Poacées pérennes, la circonférence des touffes est le paramètre qui permettrait de mieux apprécier l'âge des individus (Garnier & Dajoz 2001; Oliva et al. 2005). La circonférence de chaque touffe étiquetée a ainsi été mesurée à l'aide d'un mètre ruban gradué en centimètres. Cette mesure s'est faite à la base de la touffe, juste à la surface du sol (**Figure 18**).



Figure 18. Mesure de la circonférence d'une touffe de Poacée pérenne à l'aide d'un mètre ruban à (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

2.3.2.3 Suivi démographique des touffes de Poacées pérennes

Les années suivantes, en mai et juin après que tous les traitements de feu soient appliqués aux parcelles, toutes les touffes étiquetées ont été suivies pour observer certains paramètres démographiques. Ainsi pour chaque individu, **l'état (mort / vivant ; Figure 19a)** est constaté. Lorsque la touffe est vivante, **la présence ou non de vide dans la partie centrale** est vérifiée, la circonférence est à nouveau mesurée, et la touffe est vérifiée pour savoir si elle a subi ou non une fragmentation (*i.e.* fission d'une touffe en plusieurs petites touffes individuelles). En cas de fragmentation (**Figure 19b**), chaque fragment d'au moins cinq chaumes est considéré comme une nouvelle touffe, puis sa circonférence est mesurée et il est étiqueté avec une nouvelle étiquette, l'ancienne étiquette étant attribuée au plus gros fragment considérée comme la touffe mère. Les **nouvelles touffes d'herbe issus de la germination des graines** sont elles aussi étiquetées et mesurée. Ces dernières se distinguent très clairement des fragments des anciennes touffes par le fait qu'elles sont plus petites et qu'elles ne présentent aucune trace du feu : en effet, lorsqu'une touffe d'herbe a connu le feu précédent, elle présente encore au moment de notre passage annuel des bouts de chaume brûlés. Ceci permet donc de distinguer les touffes de l'année des anciennes touffes. Enfin, une autre catégorie de touffe a été prise en compte au cours de ces relevés : celle des **touffes omises**. Il s'agit des individus qui étaient trop petits au moment du précédent relevé

démographique (moins de 5 chaumes) et qui n'ont pas été pris en compte, mais qui ont survécu au feu suivant. Ces individus sont semblables aux fragments mais se trouvent à distance respectable des touffes voisines. Parce que la fécondité est un paramètre très important à prendre en compte dans les études démographiques, nous avons procédé à un comptage des graines de chaque espèce sur des touffes de taille différente (15 touffes par espèce dont 3 par catégorie de circonférence). Les nouvelles touffes et le nombre de graines ont permis ensuite de calculer la fécondité des différentes espèces. L'espèce des anciennes touffes est vérifiée à chacun de nos passages pour les relevés démographiques afin de savoir s'il s'agit de la même espèce ou si une nouvelle espèce a poussé à la place de l'ancienne qui serait peut-être morte.

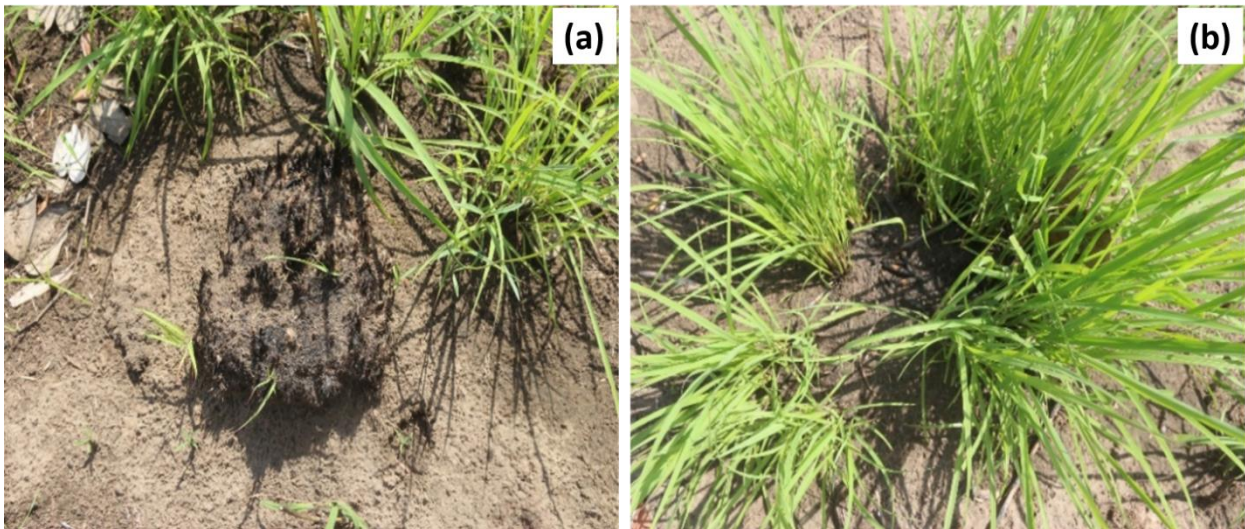


Figure 19. Photo d'une touffe de Poacée pérenne morte (a) et fragmentée (b) donnant une touffe mère en haut à droite de la photo et trois fragments (photo © Koffi Kouamé Fulgence)

2.3.3 Modèle démographique matriciel

Nous avons paramétré les modèles en nous basant sur la taille des touffes. Ainsi, les touffes sont réparties dans 5 classes selon leur circonférence. Ces classes sont :

- la classe 1 qui regroupe les individus de taille comprise entre 3 et 10 cm parce que les plus petites touffes mesurées avaient 3 cm de circonférence et la plupart des plantules que nous avons obtenues avaient une taille maximale de 10 cm.
- la classe 2 pour les individus de taille comprise entre 10 et 20 cm,
- la classe 3 pour ceux dont la circonférence est comprise entre 20 et 35 cm,

- la classe 4 pour les individus de taille comprise entre 35 et 50 cm et
- la classe 5 pour les individus de circonférence supérieure à 50 cm.

Ces classes ont été choisies ainsi pour avoir un nombre suffisamment grand d'individus par classe et pour plus de précision dans la description de la dynamique de la population des Poacées pérennes. Les transitions annuelles entre ces classes de circonférence sont ensuite appréciées en comparant les circonférences de l'année à celle de l'année précédente. Ainsi on obtient le nombre d'individu qui passent d'une classe de circonférence plus grande à une classe plus (**la rétrogression**) et le nombre d'individus qui passent d'une classe d'individus plus petits à une classe d'individus plus grands (**le recrutement**). Certaines touffes déjà recensées restent vivantes mais ne changent pas de classe de circonférence par rapport à l'année précédente (**la survie**). En comparant la taille des fragments à la taille de la touffe mère avant sa fragmentation, on obtient le nombre d'individu qui participe à la rétrogression des individus vers les petites classes de taille (**fragmentation**). Le nombre de nouvelles touffes issues de la germination des graines dans chaque classe de circonférence au cours de l'année est calculé à l'aide de la formule $Nbr = N_{seedlings} \times S_{mean(i)} / S$ où $N_{seedlings}$ représente le nombre nouvelles touffes recensées au cours de l'année, $S_{mean(i)}$ représente le nombre de graine produite par les individus de la classe i et S le nombre total de graine produites dans toutes les classes de circonférence. Nous avons procédé par calcul pour dénombrer ces nouvelles touffes parce qu'il est impossible de savoir directement sur le terrain, l'origine de ces dernières. Tous ces effectifs sont enfin divisés par le nombre d'individu de l'année précédente dans les 5 classes de circonférence pour trouver les probabilités de réalisation de chaque transition et le **taux de fécondité** (en utilisant le nombre de nouvelle touffe dans chaque classe de circonférence). Ces probabilités ont finalement permis de construire le cycle de vie de chaque espèce pour chaque traitement (**Figure 20**).

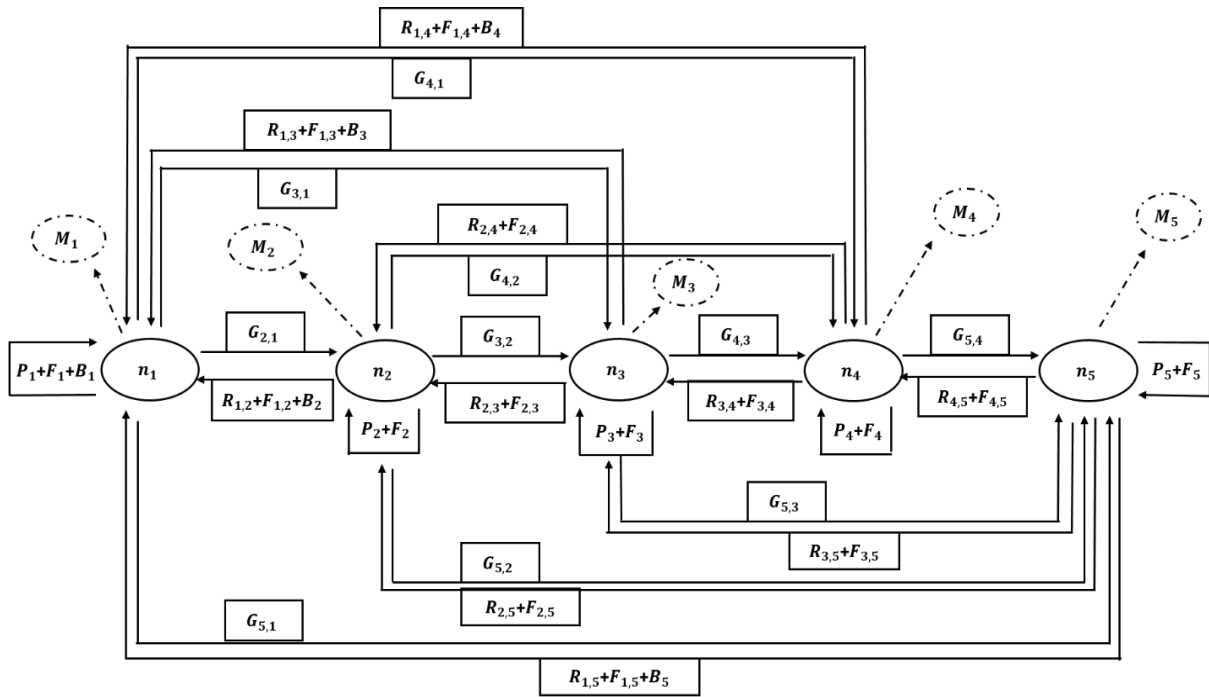


Figure 20. Modèle de cycle de vie des Poacées pérennes comportant toutes les probabilités de réalisation des différentes transitions. Les lettres indiquent: (n) le nombre d'individus dans chaque classe, (M) la mortalité de l'année dans chaque classe, (G) la probabilité de rester en vie et d'atteindre une classe de taille plus grande, (P) la probabilité de survivre et de rester dans la même classe de taille, (R) la probabilité de survivre et passer à une classe de taille plus petite, (F) la probabilité d'apparition de nouvelles touffes par fragmentation et (B) la production de nouvelles touffes dans la première classe de taille par les touffes des autres classes de taille. Les indices (i, j) dénotent un passage de la classe de taille j à la classe de taille i.

Toutes ces probabilités ont servi à construire des matrices de survie (P) qui contiennent toutes les probabilités de croissance, de rétrogression et de survie, de fragmentation (F), de fécondité (B) et un vecteur des effectifs initiaux dans chaque classe de circonférence.

$$P = \begin{bmatrix} P_1 & R_{1,2} & R_{1,3} & R_{1,4} & R_{1,5} \\ G_{2,1} & P_2 & R_{2,3} & R_{2,4} & R_{2,5} \\ G_{3,1} & G_{3,2} & P_3 & R_{3,4} & R_{3,5} \\ G_{4,1} & G_{4,2} & G_{4,3} & P_4 & R_{4,5} \\ G_{5,1} & G_{5,2} & G_{5,3} & G_{5,4} & P_5 \end{bmatrix}$$

$$F = \begin{bmatrix} F_1 & F_{1,2} & F_{1,3} & F_{1,4} & F_{1,5} \\ 0 & F_2 & F_{2,3} & F_{2,4} & F_{2,5} \\ 0 & 0 & F_3 & F_{3,4} & F_{3,5} \\ 0 & 0 & 0 & F_4 & F_{4,5} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & F_5 \end{bmatrix}$$

$$B = \begin{bmatrix} B_1 & B_2 & B_3 & B_4 & B_5 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$N = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{bmatrix}$$

A partir de ces matrices, nous avons estimé l'aide du logiciel R, certains paramètres démographiques que sont :

- Le taux de croissance asymptotique (λ) de la population qui a été effectué pour chaque espèce et pour chaque traitement sur une matrice (A) représentant la somme des matrices P, F et B (i.e. $A = P + F + B$). Cette matrice est appelée matrice de transition.
- La sensibilité et l'élasticité de λ aux changements dans les probabilités de la matrice de projection
- La distribution des touffes dans les classes de taille stable.

Nous avons également calculé l'âge moyen des individus dans chaque classe de taille grâce à la méthode de Cochran et Ellner à l'aide du programme stagecoach (Cochran & Ellner 1992). Cette méthode est la mieux adaptée pour calculer ces paramètres pour les Poacées pérennes, car elle prend en compte la fragmentation des touffes, c'est-à-dire la reproduction clonale.

Chapitre 3

Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast



Chapitre 3 Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast

Kouamé Fulgence Koffi^{1,2}, Aya Brigitte N'Dri¹, Jean-Christophe Lata^{2,3}, Souleymane Konaté¹, Tharaniya Srikanthasamy², Marcel Konan¹, Sébastien Barot²

¹ UFR des Sciences de la Nature, Station d'Ecologie de Lamto/CRE, Pôle de Recherche Environnement et Développement Durable, Université Nangui Abrogoua, 02 BP 801 Abidjan 02, Côte d'Ivoire.

² Sorbonne Universités, UMR 7618 IEES-Paris (IRD, CNRS, Université Paris Diderot, UPEC, INRA), 6 Place Jussieu, 75005 Paris, France

³ Department of Geocology and Geochemistry, Institute of Natural Resources, Tomsk Polytechnic University, 30, Lenin Street, Tomsk 634050, Russia

Correspondence: E-mail: kouame.koffi1@etu.upmc.fr Tel : +33 1 44 27 47 30 / +225 57 85 67 35

3.1 Abstract

This study assesses the impact of four fire treatments applied yearly over 3 y, i.e. early fire, mid-season fire, late fire and no fire treatments, on the grass communities of Lamto savanna, Ivory Coast. We describe communities of perennial tussock grasses on three replicated 5×5 -m or 10×5 -m plots of each fire treatment. Tussock density did not vary with fire treatment. The relative abundance of grass species, the circumference of grass tussocks and the probability of having a tussock with a central die-back, varied with fire treatment. Mid-season fire had the highest proportion of tussocks with a central die-back while the late fire had the smallest tussocks. Tussock density, circumference, relative abundance and probability of having a central die-back varied with species. *Andropogon canaliculatus* and *Hyparrhenia diplandra* were the most abundant of the nine grass species. They had the largest tussocks and the highest proportion of tussock with a central die-back. *Loudetia simplex* was the third most abundant species but was very rare in no fire plots. The distribution of tussock circumferences was right skewed and dominated by small tussocks. The proportion of the tussocks with a central die-back strongly increased with circumference, which could lead to tussock fragmentation. Taken together, this study suggests that fire regimes impact grass demography and that this impact depends on grass species and tussock size.

key words: fire regimes, humid savanna, perennial grass, savanna fire, tussock circumference, tussock density

3.2 Introduction

Savannas are characterized by the coexistence of two major life forms, grasses and trees (Bond 2008). In undisturbed African humid savannas, the grass stratum is largely dominated by perennial tussock grasses (Williams *et al.* 2003). During wildfires, the fuel is mainly composed of their biomass (Williams *et al.* 1998). Fire usually occurs at different times during the dry season, which leads to different fire regimes (Bruzon 1995). These fire regimes are used by local people as an ecosystem management strategy (Andersen *et al.* 2003, Ekblom & Gillson 2010).

Savanna perennial grasses are adapted to fire (Keeley *et al.* 2011). Fires stimulate their resprout from their basal buds protected in the tillers (Monnier 1968). These buds start growing using the reserves of photosynthetates accumulated in their roots. Grass phenological status and the state of its biomass at the moment of burning depend on the date of burning. Fire intensity and the effect of fire on grasses (e.g. growth and mortality) are thus likely to depend on this date (Govender *et al.* 2006, Platt *et al.* 2015). Fire regimes could thus impact all characteristics of perennial grass communities, e.g. the size distribution of tussocks, tussock density and the relative frequency of grass species, through their effects on grass growth and mortality. Taken together, while the impact of fires and fire regimes on trees is fairly well understood (Gignoux *et al.* 2009, Williams *et al.* 2003), much remains to be known about the impact of fire and fire regimes on savanna perennial grasses (but see Brys *et al.* 2005, Garnier & Dajoz 2001, Morgan & Lunt 1999).

The goal of our study was to start to tackle this broad issue using the Lamto savanna (Abbadie *et al.* 2006a) in Ivory Coast as a model ecosystem. Data were collected after 3 y of fire treatments. We compared the effect of four fire treatments i.e. early fire at the beginning of the dry season in November, mid-season fire in January, late fire at the end of the dry season in March and no fire, on the communities of perennial tussock grasses. For each grass species we described the tussock density, the relative abundance of the species, tussock circumference and the occurrence of a dead center within a tussock. As plant demographic parameters generally depend more on plant size than plant age (Caswell 1989), the tussock circumference of the perennial grasses is probably a relevant proxy of size and is likely influential for grass demography.

Some grass tussocks are composed of a ring of living tillers with a dead center resulting from the death of tillers in the middle of the tussocks. These tussocks have been referred to as tussocks with a central die-back (Adachi *et al.* 1996, Wan & Sosebee 2000). The occurrence of this phenomenon is important because it could be the first step of the fragmentation of large tussocks into smaller tussocks, as hypothesized by Gignoux *et al.* (2006). This could be a mechanism leading to vegetative reproduction in perennial grasses (Durand *et al.* 2000, Yuan *et al.* 2016).

We tested the following hypotheses: (1) Tussock density and the relative abundance of each species depend on the fire regime. (2) Fire regimes have different effects on the survival and growth of grass tussocks according to their circumference. This could subsequently modify the size distribution of grass tussocks. (3) The occurrence of the central die-back phenomenon depends on the grass species, tussock circumference and the fire regime.

3.3 Study area

This study was conducted in the Lamto Reserve, located in the wettest end of the Guinean savanna domain, in the centre of Ivory Coast (6°9'-6°18' N; 5°15'-4°57' E). This region constitutes a transition zone between semi-deciduous forests and humid savannas (Lamotte & Tireford 1988). It is characterized by a four-season cycle composed of a long rainy season from March to July, a short dry season in August, a short rainy season from September to November, and a long dry season from December to February. The mean annual rainfall reaches 1200 mm and the mean annual temperature is about 27°C. The vegetation is a forest-savanna mosaic. The grass stratum consists of perennial grasses that contribute up to 95% of the total above-ground grass biomass (Menaut & Abbadie 2006). About 10 perennial grass species, mostly of the tribe Andropogoneae coexist in this savanna (Abbadie *et al.* 2006a). The dominant species of perennial grasses are: *Andropogon ascinodis* C.B.Cl., *Andropogon canaliculatus* Schumach., *Andropogon schirensis* Hochst. ex A. Rich., *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf, *Hyparrhenia smithiana* (Hook.f.) Stapf and *Loudetia simplex* (Nees) C.E. Hubbard (Menaut & Abbadie 2006). While the mean annual rainfall should lead to the establishment of a tropical forest (Monnier 1968), fire prevents the formation of a continuous tree cover and maintains a savanna vegetation (Abbadie *et al.* 2006b).

3.4 Methods

3.3.1 Study plots

This work is part of a fire experiment designed to assess the ecological impacts of four fire treatments that have been implemented annually since September 2013. Fire was manipulated on three replicated blocks of 3.72 ha each, divided into four plots. Each plot was subjected to one of the four fire treatments (early fire, mid-season fire, late fire and no fire). Grass communities were described on a 5×5 -m subplot for early fire, late fire and no fire plots, and on a 10×5 -m subplot for mid-season fire plots. Subplots were chosen to be as far as possible from trees and shrubs to avoid biases linked to interactions between perennial grasses and trees. Subplots have also been chosen to be as far as possible from termite mounds. The data presented here were gathered in May and June 2016 after 3 y of implementation of the fire treatments.

3.3.2 Data collection

We conducted a systematic sampling of perennial grasses on all subplots. Each subplot was subdivided into strips of 1×5 -m and all grass tussocks having more than five tillers were sampled in April and May 2016. Each tussock was labelled to achieve the systematic sampling of grass individuals without skipping a tussock or repeatedly counting the same tussock. Identification of grass species benefited from the herbarium of the Ecology Station of the Lamto Reserve. The circumference of each tussock was measured at the soil surface using a measuring tape. Each individual was checked to see if the centre of the tussock was dead (tussocks with a central die-back). The density of tussocks was calculated for each fire treatment and for each species by dividing the number of tussocks of each subplot by the area of the subplot.

3.3.3 Data analyses

Statistical analyses were conducted using the 3.1.1 version of the R software. To describe community structure, the diversity index of Simpson and the equitability index of Pielou were calculated for each plot and the effect of the fire treatment was tested on these indices using ANOVAs. To test for a major compositional change in the grass community due to fire treatments, a non-parametric test (Kruskal-Wallis) was carried out on the rank order of species abundances in the community. ANOVA (using `lm` procedure) was used to analyse the

effect of fire treatments and grass species on tussock density and circumference. Mixed-effects models with the block as random effect were used to analyze measurements that are repeated within plots, i.e. circumference, to account for the dependence of measurements within the same block. To test for a general effect of fire treatments on tussock circumference, whatever the species, a linear model with species as random effect was implemented (lme procedure of the *nlme* package). To test for the effect of fire treatment and species on the probability of tussocks to have a central die-back, the relative abundance of each species and the distribution of tussocks in circumference classes, general linear models were used (glmer procedure of the *lme4* package). We used a binomial error for the probability of tussocks to have a central die-back and a Poisson error for the relative abundance of each species and the distribution of the tussocks in each circumference class (log-linear model for contingency tables). The Tukey Honest Significant Differences (HSD) post hoc test was used to compare the different modalities of factors (fire treatments and species) with a significant effect, using the *glht* procedure of the *multcomp* package. The *cld* procedure was used following Tukey HSD post hoc tests to group non-significantly different modalities and to describe these groups with letters in the figures. Finally, the impact of tussock circumference on tussock probability of having a central die-back was analyzed using a logistic regression. All tests were achieved with a significance level $\alpha = 0.05$.

3.4 Results

A total of 5355 ± 137 tussocks were found on all subplots. These tussocks belonged to nine species: *Andropogon canaliculatus* Schumach. (1842 tussocks, i.e. 34.4% of the total), *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf (1326 tussocks, i.e. 24.8%), *Loudetia simplex* (Nees) C.E. Hubbard (823 tussocks, i.e. 15.4%), *Andropogon schirensis* Hochst. ex A. Rich (494 tussocks, i.e. 9.2%), *Sorghastrum bipennatum* (Hack.) Pilg. (282 tussocks, i.e. 5.3%), *Hyparrhenia smithiana* (Hook.f.) Stapf (176 tussocks, i.e. 3.3%), *Schizachyrium platyphyllum* (Franch.) Stapf (169 tussocks, i.e. 3.1%), *Brachiaria brachylopha* Stapf (now *Urochloa serrata* (Thunb.) Sosef (Sosef 2016)), and *Andropogon ascinodis* C.B.Clarke. (116 tussocks, i.e. 2.2%).

3.4.1 Relative abundance of grass species

The Simpson diversity index and Pielou equitability index did not vary significantly between fire treatments ($F_{3,8} = 1.8$, $df = 3$, $P = 0.22$; $F_{3,8} = 1.7$, $df = 3$, $P = 0.25$ respectively).

There was no significant change in the rank order of the grass species abundances between the fire treatments ($\chi^2 = 2.3$, $df = 3$, $P = 0.51$), i.e. there was no major change in the composition of the grass communities. However, the relative abundance of the grasses varied significantly with the species for each fire treatment ($\chi^2 = 730$, $df = 24$, $P < 0.05$, **Figure 21**). *Andropogon canaliculatus* was significantly more abundant than any other species (Tukey HSD test, $P < 0.001$). This species was followed by *H. diplandra* and *L. simplex* that had significantly higher relative abundances than the other species (Tukey HSD test, $P < 0.001$). *Brachiaria brachylopha*, *H. smithiana* and *S. bipennatum* were significantly less abundant than all other species (Tukey HSD test, $P < 0.001$). The last three species, *A. ascinodis*, *H. smithiana* and *S. platyphyllum* had intermediate relative abundance.

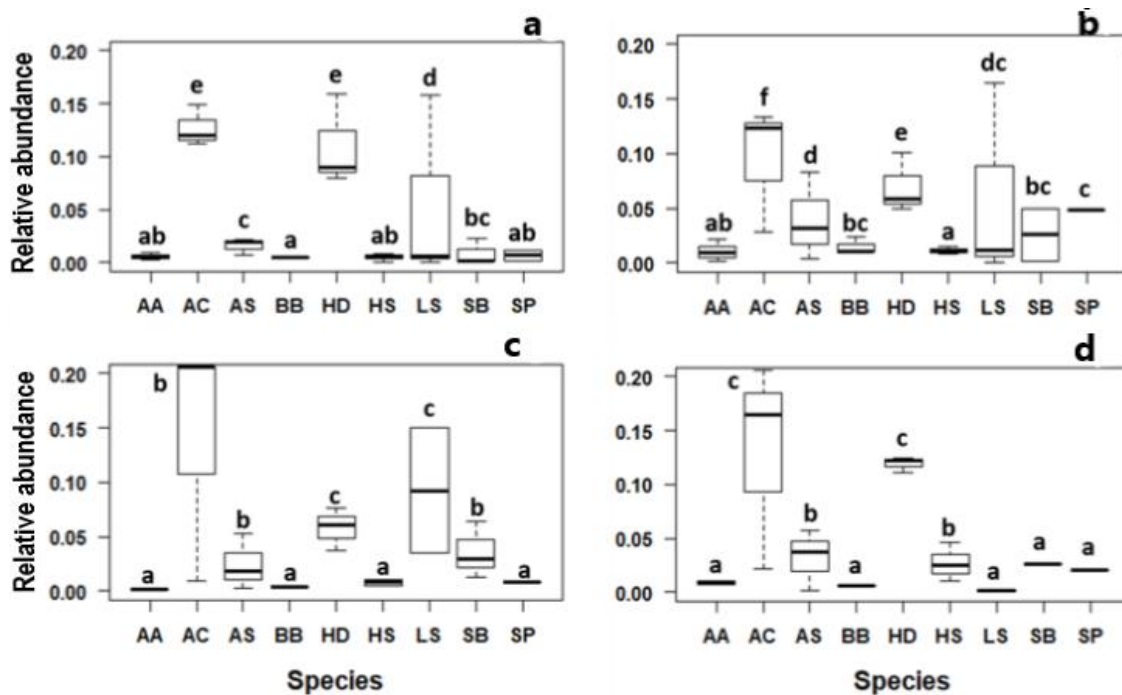


Figure 21. Relative abundances of grass species in each fire treatment in the Lamto savanna, Ivory Coast. Boxplot: horizontal bold lines of the boxes indicate the median, the lower and upper bounds of the box represent the 25th and 75th percentiles respectively. The vertical dotted bars include all values. Significant differences between proportions of species are indicated by different letters. Each graph represents a fire treatment: early fire (a); mid-season fire (b); late fire (c); no fire (d). Species: AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platyphyllum*.

3.4.2 Tussock densities

The average density of perennial grasses was 14 ± 2.3 tussocks m^{-2} . This density did not vary significantly with the fire treatment ($F_{3,72} = 0.9$; $P = 0.46$) or with the interaction between the fire treatment and the species ($F_{24,72} = 0.5$; $P = 0.97$) but it did vary significantly with the species ($F_{8,72} = 10.5$, $P < 0.001$). *Andropogon canaliculatus* (4.9 ± 1.6 tussocks m^{-2}) and *H. diplandra* (3.5 ± 0.6 tussocks m^{-2}) were denser than all other species except *L. simplex* (2 ± 1.7 tussocks m^{-2}).

3.4.3 Tussock circumference

The circumference of tussocks varied between 3 and 157 cm with *A. canaliculatus*, *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* having the largest tussocks. While the average tussock circumference was always below 40 cm, there were quite a few outlying tussocks with circumferences greater than 80 cm (**Figure 22, Table 2**). Overall, the circumference of grass tussocks varied with the fire treatments ($F_{3,5325} = 53.3$, $P < 0.001$; lme procedure with species as random effect). This circumference was smaller for the late fire treatments than for the other fire treatments (Tukey HSD test, $P < 0.001$). Specifically, this result was observed in *A. canaliculatus*, *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* (**Table 2**). Overall, the distribution of perennial grass tussocks in circumference classes had a right-skewed bell structure with a peak for individuals of the class 11-20 cm (**Figure 23**). Beyond this size class, the percentages of individual continually decreased in the larger tussock classes. At least 87% of the tussocks had a circumference ≤ 50 cm, all fire treatments and species combined (**Figure 23**). The proportion of tussocks that were large (circumference > 50 cm, on the average 13% of the tussocks) varied significantly with the fire treatment ($\chi^2 = 134$, $df = 24$, $P < 0.05$). The proportion of tussocks that were large was higher for the mid-season fire plots than for the early fire, the late fire and the no fire plots (Tukey HSD test, $P < 0.05$ respectively). The proportion of tussocks that were large was significantly higher for the early fire than for the late fire and no fire treatments (Tukey HSD test, $P < 0.05$ and $P = 0.001$, respectively). Finally, the late fire had fewer large tussock than the no fire treatment (Tukey HSD test, $P < 0.05$). These large tussocks were dominated by *A. canaliculatus* and *H. diplandra* (Tukey HSD test, $P < 0.01$ with 44% and 28% respectively). *Andropogon ascinodis*, *B. brachylopha*, *H. smithiana*, *S. bipennatum* and *S. platyphyllum* (with about 2%) had fewer large tussock than *A. schirensis* and *L. simplex* (Tukey HSD test, $P < 0.01$ about 10%).

Table 2. Mean tussock circumference \pm standard error (cm) for each grass species and fire treatment in Lamto savanna in Ivory Coast. For each species, different letters denote significantly different means between fire treatments. These letters (a, b, c) were obtained using Tukey HSD post hoc test.

Species	Circumference of tussocks: mean \pm SE (cm)			
	Early fire	Mid-season fire	Late fire	No fire
<i>Andropogon ascinodis</i>	39.3 \pm 16 ^a	24.4 \pm 9.9 ^b	24 \pm 9 ^{ab}	25.3 \pm 8.3 ^{ab}
<i>Andropogon canaliculatus</i>	35.7 \pm 13.3 ^a	32.6 \pm 13.3 ^{ab}	21.6 \pm 9.5 ^c	29.7 \pm 11.2 ^b
<i>Andropogon schirensis</i>	27 \pm 10.3 ^{ab}	33.2 \pm 12.6 ^a	21.8 \pm 8.1 ^b	31.7 \pm 13 ^a
<i>Brachiaria brachylopha</i>	22.5 \pm 4 ^a	20.9 \pm 10.1 ^a	20.5 \pm 3.7 ^a	9.5 \pm 2.9 ^a
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	32.7 \pm 11.1 ^a	31 \pm 12 ^a	19.5 \pm 6 ^b	33.4 \pm 11.8 ^a
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	23.2 \pm 7.3 ^a	30 \pm 11.9 ^a	19.1 \pm 4 ^a	31.9 \pm 8.6 ^a
<i>Loudetia simplex</i>	23.7 \pm 6.5 ^{ab}	26.7 \pm 9.7 ^a	22.4 \pm 6.5 ^b	11 \pm NA ^{ab}
<i>Schizachyrium platyphyllum</i>	10.8 \pm 3.2 ^b	18.2 \pm 5.4 ^a	17.5 \pm 5.3 ^{ab}	18.6 \pm 6.1 ^{ab}
<i>Sorghastrum bipennatum</i>	22.8 \pm 9.9 ^{ab}	27.3 \pm 9.2 ^a	19.6 \pm 6.9 ^b	23.5 \pm 6.7 ^{ab}

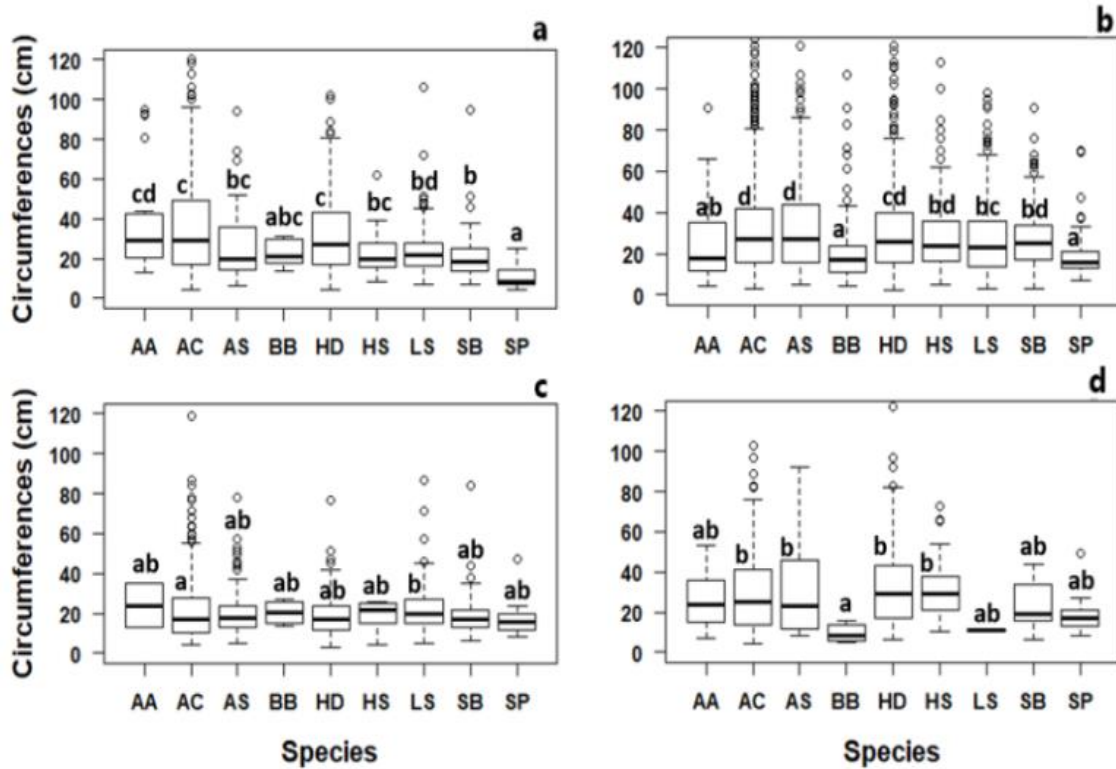


Figure 22. Tussock circumference according to grass species for each fire treatment in the Lamto savanna, Ivory Coast. Boxplot: horizontal bold lines of the boxes indicate the median, the lower and upper bounds of the box represent the 25th and 75th percentiles respectively.

The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between means are indicated by different letters. Each graph represent a fire treatment: early fire (a); mid-season fire (b); late fire (c); no fire (d). AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platyphyllum*.

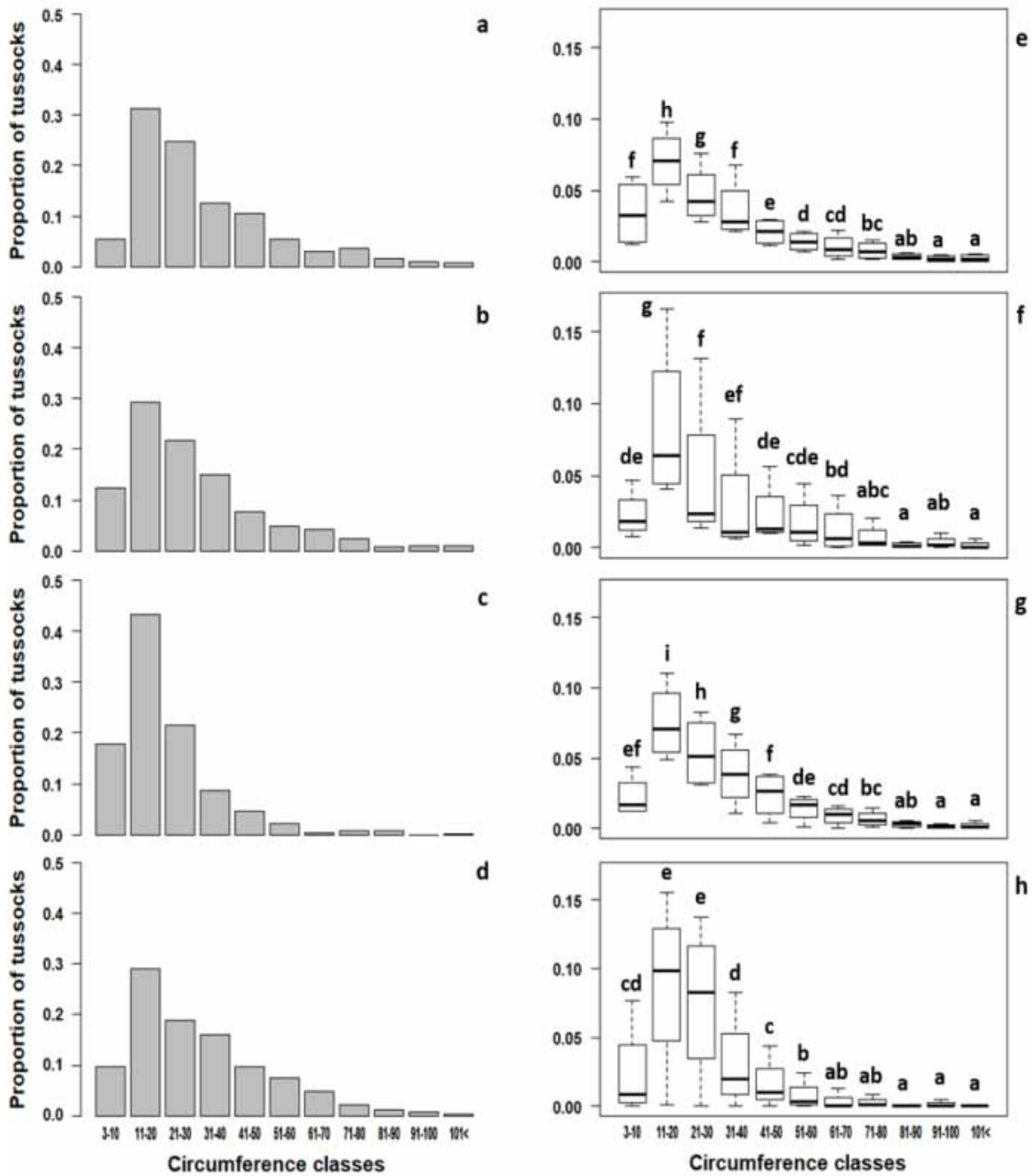


Figure 23. Overall relative abundance of grass tussocks in circumference classes for the four fire treatments and the four dominant grass species of the Lamto savanna, Ivory Coast. Different letters indicate significant differences. Boxplot: horizontal bold lines of the box indicate the median, the lower and upper bounds of the box represent the 25th and 75th percentiles respectively. The vertical dotted bars include all values. Fire treatments: early fire (a); mid-season fire (b); late fire (c); no fire (d). The four dominant grass species: *Andropogon canaliculatus* (e); *Andropogon schirensis* (f); *Hyparrhenia diplandra* (g); *Loudetia simplex* (h).

3.4.4 Tussock with a central die-back

A total of 609 tussocks (11%) of the 5355 observed tussocks had a dead centre. Both the fire treatment ($\chi^2 = 37$, $df = 3$, $P < 0.05$) and the species ($\chi^2 = 58$, $df = 8$, $P < 0.05$) impacted the probability of having a central die-back but not the fire treatment \times species interaction ($\chi^2 = 26.2$, $df = 24$, $P = 0.34$). The percentage of tussocks with central die-back was higher for the mid-season fire (66% of tussocks with a central die-back) than for all other treatments (Tukey HSD test, $P < 0.001$). The late fire had a higher percentage of tussocks with a central die-back (15% of tussocks with a central die-back) than the no fire treatment (7% of tussocks with a central die-back, Tukey HSD test, $P < 0.001$). *Andropogon canaliculatus* (42% of tussocks with a central die-back) had a higher percentage of tussocks with a central die-back than all the other species (Tukey HSD test, $P < 0.001$). *Loudetia simplex* (23% of tussocks with a central die-back) and *H. diplandra* (17% of tussocks with a central die-back) had a higher percentage of tussocks with central die-back than the other species (percentage of tussocks with central die-back between 0% and 5%, Tukey HSD test, $P = 0.41$). There was only a trend for *A. canaliculatus*, for the mid-season fire to have a higher percentage of tussocks with central die-back (**Figure 24**). The probability of a tussock suffering central die-back significantly increased with tussock circumference (logistic regression, $P < 0.001$, **Figure 25**) from 0.9% for the 3–10 cm circumference class to 62% for the 101–157-cm circumference class.

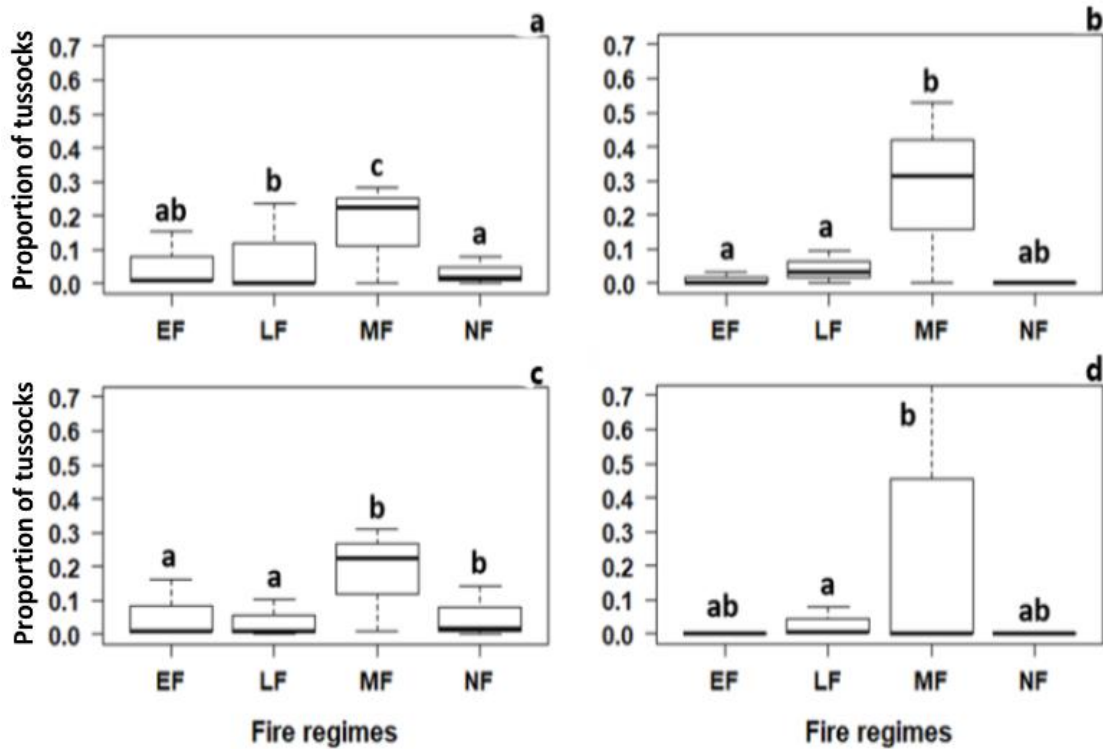


Figure 24. Proportion of tussocks with a central die-back for the four dominant grass species, according to fire treatments in Lamto, Ivory Coast. Significant differences are indicated by different letters. Boxplot: horizontal bold lines of the boxes indicate the median, the lower and upper bounds of the box represent the 25th and 75th percentiles respectively. The vertical dotted bars include all values. Fire treatments: MF, mid-season fire; EF, early fire; LF, late fire; NF: no fire. The four dominant grass species: *Andropogon canaliculatus* (a); *Andropogon schirensis* (b); *Hyparrhenia diplandra* (c); *Loudetia simplex* (d).

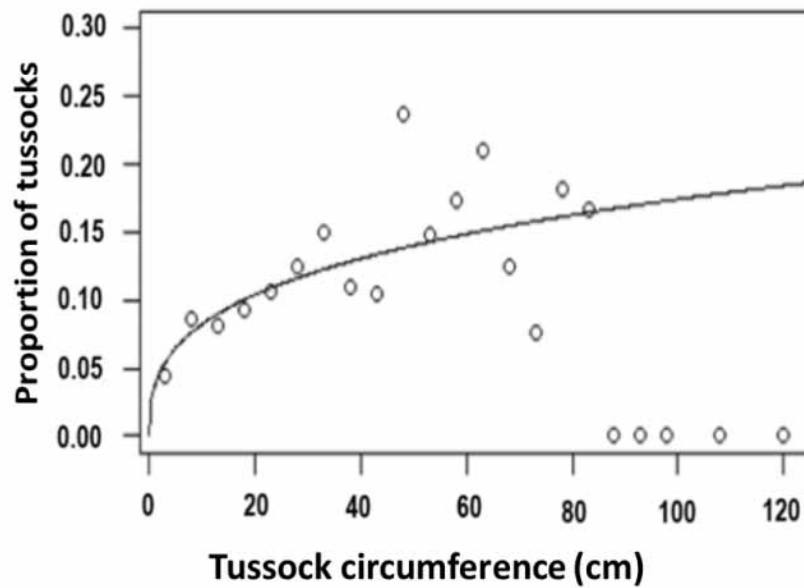


Figure 25. Proportion of tussocks with a central die-back as a function of tussock circumference for the nine grass species of the Lamto savanna, Ivory Coast. The solid line indicates the relationship predicted by a logistic regression. Each circle corresponds to the observed proportion of tussocks with a central die-back for 5-cm circumference classes.

3.5 Discussion

3.5.1 Tussock density

Overall, tussock density did not vary with the fire treatment. However, the accidental burning of two no fire treatment plots (one during the second year and another during the third year of experiment) might have blurred our results. Morgan & Lunt (1999) obtained similar results with a perennial grass species in Australia after less than 5 y of fire application but obtained a significant fire effect after 11 y. Thus, the short duration of our fire experimentation (3 y) could also explain the lack of significant effect of the fire treatment on tussock density. Moreover, fire treatments were repeated on only three subplots, so that there were only three independent values for variables measured at the subplot scale, such as tussock density. Thus, implementing the fire treatments on more subplots may help in the identification of a significant effect of the fire treatment (Mbatha & Ward 2010).

3.5.2 Structure of the grass community

Nine species of perennial grasses were identified on all the subplots. This is consistent with the results of Abbadie *et al.* (2006a) who observed that about 10 species of perennial grasses coexist in the Lamto savanna. As found by Menaut & Abbadie (2006), the most abundant species in the savanna were *A. canaliculatus* (34%), *H. diplandra* (25%) and *L. simplex* (15%). Though fire treatments did not significantly impact the structure of the community (no effect on diversity indices and no effect on the rank order of species abundances), fire treatments had small but significant effects on the relative abundance of each species. For example, *L. simplex* that was the third most abundant species was very rare on the no fire plot where only one individual was observed. This suggests that, on the long term, the fire regime could affect the structure of the grass communities.

3.5.3 Impact of fire regimes on tussock circumference

Tussock circumference depended on the species and the interaction between the species and the fire treatment. This implies that species respond differently to fire treatments. Indeed, *A. canaliculatus* and *H. diplandra* were particularly sensitive to late fire where their mean size was significantly smaller than in other fire treatments. The generally small size of the tussocks observed for the late fire regime (the linear model with species as random effect) may be due to the phenological state of grasses when the late fire occurs. Indeed, in March, most grass tussocks have already started their annual development and have already produced new green leaves. In comparison, mid-season fires and early fires tend to burn only dead leaves or still-green leaves (Bruzon 1994, N'Dri *et al.* 2018) that will soon die during the dry season. Late fire could thus be more severe than the other fire regimes (N'Dri *et al.* 2018), which could result in the retrogression of tussocks to smaller sizes, increase tussock fragmentation (which leads to smaller tussocks) or impede their growth in circumference.

The distribution of tussock circumferences for all species and regardless of the fire treatment, presents a classical unimodal right-skewed distribution dominated by small tussocks as seen by Gignoux *et al.* (2006). Such a distribution is standard in plant populations (Hutchings 1996) and is likely due to the fact that (1) young individuals are abundantly produced (2) mortality decreases with size, (3) the larger the individual, the more competitive they are, which leads to increasing growth rates with size. The lower number of tussocks in the 3-10 cm class than in the 10-20 cm class is likely due to a combination of higher mortality

for the smallest tussocks and to the rapid growth of the surviving tussocks of this circumference class. Overall, our results on the distribution of circumference classes also confirm that tussock circumference is a good measure of the size of perennial grasses.

According to their mean tussock circumferences, three distinct groups of perennial grass species were distinguished: the group of large size species (*A. canaliculatus* and *H. diplandra* species), the group of medium size species (*A. schirensis* and *L. simplex*) and the group of small size species (*A. ascinodis*, *B. brachylopha*, *H. smithiana*, *S. bipennatum* and *S. platyphyllum*). This result suggests that the tussocks of *A. canaliculatus* and *H. diplandra* could have a higher growth rate and / or survival rate, which could lead to a competitive advantage and the observed higher tussock densities of these species.

The proportion of tussocks that were large (circumference higher than 50 cm) were significantly higher for the mid-season fire and were lower for the late fire. This confirms that fire treatments impact tussock growth and that late fire is detrimental to tussock growth or increase tussock fragmentation, as observed by Gittins *et al.* (2011).

3.5.4 Determinants of the occurrence of central die-back in grass tussocks

The percentage of the tussocks with a central die-back was fairly low (11% on the average, regardless of the species and fire treatment) and was higher for the mid-season fire than for all other treatments, and for the late fire than for the no fire treatment. In addition, the probability of a tussock having a central die-back increased with tussock circumference. This suggests that the fire, especially the mid-season treatment, affected the largest tussocks causing the death of their centres (Lewis *et al.* 2001). Even though the tussocks with a central die-back are observed worldwide (Ravi *et al.* 2008, Sheffer *et al.* 2007, Wikberg & Mucina 2002), a comprehensive understanding of the processes that lead to the formation of this pattern is still not clear. Danin & Orshan (1995) thought that this is due to changes in the grass growth architecture or developmental morphology while Cartenì *et al.* (2012) pointed out a possible negative soil-plant feedback. In the case of Lamto savanna, different non-exclusive hypotheses can be proposed: (1) The inner tillers may die just because of senescence. Indeed, inner tillers are the oldest of each tussock and the larger tussocks are on average older. (2) Competition, especially for light, between grass tillers may become stronger when the tussock circumference and the total number of tillers increase. (3) The

accumulation of biomass inside tussocks could increase fire intensity inside the larger tussocks so that the inner tillers of these tussocks could die.

Conclusions

Taken together, tussock and population characteristics differed between perennial grass species and fire treatments. However, the only way to test the hypotheses derived from our results would be to follow the grass communities over several years with an individual labelling to monitor the fate of individuals. This would, for example, allow testing of whether tussocks with a central die-back become fragmented or whether fire treatments do impact tussock survival and growth. Finally, explaining the coexistence of species having broadly the same strategy such as the nine grass species we are studying, i.e. they are perennial and adapted to fire, have the same growth form and at least some of them inhibit nitrification (Lata *et al.* 2000, Srikanthasamy *et al.* 2018), is not obvious (Barot & Gignoux 2004). Gathering data on the demography and life histories of these species and on their response to fire will on the long term help understanding the mechanisms behind their coexistence and their relative abundances.

Acknowledgements

This publication was made possible thanks to a PhD grant attributed to the first author by the Direction of Research and Training in the South of the Institute of Research for Development (IRD-DPF). This study was conducted within the project “Integrated and Sustainable Management of Savannah Ecosystems” financed by IRD within the “Young Associated Team” program (JIAI-GIDES). We thank all students (particularly Koffi Prospère Kpangba and Konan Louis N’Guessan) who helped during data collection. We thank Emma Rochelle-Newall who has corrected the writing of the article.

Literature cited

- ABBADIE, L., GIGNOUX, J., LE ROUX, X. & LEPAGE, M. (eds.). 2006a. *Lamto : structure, functioning and dynamics of a savanna ecosystem*. Springer, New York. 422 pp.
- ABBADIE, L., GIGNOUX, J., LEPAGE, M. & ROUX, X. L. 2006b. Environmental constraints on living organisms. Pp. 45–61 in Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X. L. & Lepage, M. (eds.). *Lamto*. Springer, New York.
- ADACHI, N., TERASHIMA, I. & TAKAHASHI, M. 1996. Mechanisms of central die-back of *Reynoutria japonica* in the volcanic desert on Mt. Fuji. a stochastic model analysis of rhizome growth. *Annals of Botany* 78:169–179.
- ANDERSEN, A. N., COOK, G. D. & WILLIAMS, R. J. 2003. Synthesis: fire ecology and adaptive conservation management. Pp. 153–164 in Andersen, A. N., Cook, G. D. & Williams, R. J. (eds.). *Fire in tropical savannas*. Springer, New York.
- BAROT, S. & GIGNOUX, J. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106:185–192.
- BOND, W. J. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:641–659.
- BRUZON, V. 1994. Les pratiques du feu en Afrique subhumide, exemples des milieux savaniques de la Centrafrique et de la Côte d’Ivoire. Pp. 147–163 in Blanc-Pamard, C. & Boutrais, J. (eds.). *Dynamique des systèmes agraires: à la croisée des parcours pasteurs, éleveurs, cultivateurs*. ORSTOM, Paris.
- BRUZON, V. 1995. Les feux de brousse dans les savanes africaines. Pp. 269–282 in Daget, P. & Godron, M. (eds.). *Pastoralisme : troupeaux, espaces et sociétés*. HATIER-AUPELF, UREF, Paris.
- BRYS, R., JACQUEMYN, H. & DE BLUST, G. 2005. Fire increases aboveground biomass, seed production and recruitment success of *Molinia caerulea* in dry heathland. *Acta Oecologica* 28:299–305.

- CARTENÌ, F., MARASCO, A., BONANOMI, G., MAZZOLENI, S., RIETKERK, M. & GIANNINO, F. 2012. Negative plant soil feedback explaining ring formation in clonal plants. *Journal of Theoretical Biology* 313:153–161.
- CASWELL, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 328 pp.
- DANIN, A. & ORSHAN, G. 1995. Circular arrangement of *Stipagrostis ciliata* clumps in the Negev, Israel and near Gokaeb, Namibia. *Journal of Arid Environments* 30:307–313.
- DURAND, J., GARNIER, L., DAJOZ, I., MOUSSET, S. & VEUILLE, M. 2000. Gene flow in a facultative apomictic Poacea, the savanna grass *Hyparrhenia diplandra*. *Genetics* 156:823–831.
- EKBLOM, A. & GILLSON, L. 2010. Fire history and fire ecology of Northern Kruger (KNP) and Limpopo National Park (PNL), Southern Africa. *The Holocene* 20:1063–1077.
- GARNIER, L. K. M. & DAJOZ, I. 2001. The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas, *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology* 89:200–208.
- GIGNOUX, J., DAJOZ, I., DURAND, J., GARNIER, L. & VEUILLE, M. 2006. Spatial pattern, dynamics, and reproductive biology of the grass community. Pp. 315–334 in Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X. & Lepage, M. (eds.). *Lamto*. Springer, New York.
- GIGNOUX, J., LAHOREAU, G., JULLIARD, R. & BAROT, S. 2009. Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology* 97:484–495.
- GITTINS, C., GHERMANDI, L. & BRAN, D. 2011. Studying the post-fire performance of tussock grasses in Patagonia: survival, biomass production and early competition. *Journal of Arid Environments* 75:986–990.
- GOVENDER, N., TROLLOPE, W. S. W. & VAN WILGEN, B. W. 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa: fire intensity in savanna. *Journal of Applied Ecology* 43:748–758.

- HUTCHINGS, M. J. 1996. The structure of plant populations. Pp. 325–358 in Crawley, M. J. (ed.). *Plant ecology*. Blackwell Publishing Ltd., Oxford.
- KEELEY, J. E., PAUSAS, J. G., RUNDEL, P. W., BOND, W. J. & BRADSTOCK, R. A. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16:406–411.
- LAMOTTE, M. & TIREFORD, J. L. 1988. *Le climat de savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest Africain*. Travaux des chercheurs de Lamto, Côte d'Ivoire (Abidjan). 146 pp.
- LATA, J. C., GUILLAUME, K., DEGRANGE, V., ABBADIE, L. & LENSI, R. 2000. Relationships between root density of the African grass *Hyparrhenia diplandra* and nitrification at the decimetric scale: an inhibition stimulation balance hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267:595–600.
- LEWIS, J. P., STOFELLA, S. L. & FELDMAN, S. R. 2001. Monk's tonsure-like gaps in the tussock grass *Spartina argentinensis* (Gramineae). *Revista de Biología Tropical* 49:313–316.
- MBATHA, K. R. & WARD, D. 2010. The effects of grazing, fire, nitrogen and water availability on nutritional quality of grass in semi-arid savanna, South Africa. *Journal of Arid Environments* 74:1294–1301.
- MENAUT, J.-C. & ABBADIE, L. 2006. Vegetation. Pp. 63–74 in Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X. L. & Lepage, M. (eds.). *Lamto*. Springer, New York.
- MONNIER, Y. 1968. *Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire*. Ministère de l'éducation nationale de la République de Côte-d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire. 260 pp.
- MORGAN, J. W. & LUNT, I. D. 1999. Effects of time-since-fire on the tussock dynamics of a dominant grass (*Themeda triandra*) in a temperate Australian grassland. *Biological Conservation* 88:379–386.

- N'DRI, A. B., SORO, T. D., GIGNOUX, J., DOSSO, K., KONÉ, M., N'DRI, J. K., KONÉ, N. A. & BAROT, S. 2018. Season affects fire behavior in annually burned humid savanna of West Africa. *Fire Ecology* 14:1–11.
- PLATT, W. J., ORZELL, S. L. & SLOCUM, M. G. 2015. Seasonality of fire weather strongly influences fire regimes in South Florida savanna-grassland landscapes. *PLOS ONE* 10:1-28.
- RAVI, S., D'ODORICO, P., WANG, L. & COLLINS, S. 2008. Form and function of grass ring patterns in arid grasslands: the role of abiotic controls. *Oecologia* 158:545–555.
- SHEFFER, E., YIZHAQ, H., GILAD, E., SHACHAK, M. & MERON, E. 2007. Why do plants in resource-deprived environments form rings? *Ecological Complexity* 4:192–200.
- SOSEF, M. S. M. 2016. Taxonomic novelties in Central African grasses (Poaceae), Paniceae 1. *Plant Ecology and Evolution* 149:356–365.
- SRIKANTHASAMY, T., LELOUP, J., N'DRI, A. B., BAROT, S., GERVAIX, J., KONÉ, A. W., KOFFI, K. F., LE ROUX, X., RAYNAUD, X. & LATA, J.-C. 2018. Contrasting effects of grasses and trees on microbial N-cycling in an African humid savanna. *Soil Biology and Biochemistry* 117:153–163.
- WAN, C. & SOSEBEE, R. E. 2000. Central dieback of the dryland bunchgrass *Eragrostis curvula* (weeping lovegrass) re-examined: the experimental clearance of tussock centres. *Journal of Arid Environments* 46:69–78.
- WIKBERG, S. & MUCINA, L. 2002. Spatial variation in vegetation and abiotic factors related to the occurrence of a ring-forming sedge. *Journal of Vegetation Science* 13:677–684.
- WILLIAMS, R. J., GILL, A. M. & MOORE, P. H. R. 1998. Seasonal changes in fire behaviour in a tropical savanna in Northern Australia. *International Journal of Wildland Fire* 8:227–239.

- WILLIAMS, R. J., MÜLLER, W. J., WAHREN, C.-H., SETTERFIELD, S. A. & CUSACK, J. 2003. Vegetation. Pp. 79–106 in Andersen, A. N., Cook, G. D. & Williams, R. J. (eds.). *Fire in tropical savannas*. Springer, New York.
- YUAN, J., LIANG, D. & ZHANG, S. 2016. Litter and its interaction with standing vegetation affect seedling recruitment in Tibetan alpine grasslands. *Plant Ecology & Diversity* 9:89–95.

Chapitre 4

Effect of fire regimes on the demographic parameters of the perennial grasses of a humid savanna



Chapitre 4 Effect of fire regimes on the demographic parameters of the perennial grasses of a humid savanna

Running title: Fire effect on grass demographic parameters

Kouamé Fulgence Koffi^{1,2}, Aya Brigitte N'Dri¹, Jean-Christophe Lata^{2,3}, Souleymane Konaté¹, Tharaniya Srikanthasamy², Sarah Konaré², Marcel Konan¹, Sébastien Barot²

¹ UFR des Sciences de la Nature, Station d'Ecologie de Lamto/CRE, Pôle de Recherche Environnement et Développement Durable, Université Nangui Abrogoua, 02 BP 801 Abidjan 02, Côte d'Ivoire

² Sorbonne Université, UMR 7618 IEES-Paris (IRD, CNRS, Université Paris Diderot, UPEC, INRA), 4 Place Jussieu, 75005 Paris, France

³ Department of Geocology and Geochemistry, Institute of Natural Resources, Tomsk Polytechnic University, 30, Lenin Street, Tomsk 634050, Russia

Correspondence: E-mail: fulkoffi@yahoo.fr Tel: +33 1 44 27 47 30 / +225 57 85 67 35

Funding: This publication was made possible thanks to the PhD grant provided by the Direction of Research and Training in the South of the Institute of Research for Development (IRD-DPF) to K. F. Koffi

4.1 Abstract

Questions: Perennial tussock grasses represent the principal fuel source for savanna fires however basic information about the impact of fire on their demography remains scarce. Do the species differ by their demographic parameters? What is the overall impact of tussock circumference and fire regimes on grass demographic parameters? Do the grass species differ by the sensitivity of their demographic parameters to fire regimes and tussock circumference?

Location: The study site is located in the savanna of the Lamto reserve, in the center of Ivory Coast (6° 9 to 6° 18 N; 5° 15 to 4° 57 E) under a tropical humid climate in the Guinean forest-savanna mosaic ecoregion

Methods: We recorded over two years, data on the tussock perennial grasses in savannas under four different fire treatments (early fire, mid-season fire, late fire and no fire). We studied the impact of these fire treatments and tussock circumference on five demographic parameters of the nine dominant perennial grass species of Lamto savanna. The studied parameters were mortality, fragmentation (the division of a tussock into several smaller ones), growth (the increase in tussock size), retrogression (the decrease in tussock size) and fecundity (assessed either by the production of seeds or the production of new tussocks).

Results: All demographic parameters varied with species and the fire regime. The late fire had the most negative effect on all the parameters except fertility. *Schizachyrium platyphyllum* was the species that was the most disadvantaged by fire in terms of mortality, retrogression and recruitment while *Andropogon ascinodis* was the most prone to fragmentation. *Hyparrhenia smithiana* and *Sorghastrum bipennatum* produced more seeds and *Brachiaria brachylopha* produced more new tussocks. The circumference of perennial grasses impacted all the demographic parameters whatever the fire treatments and the species. Small individuals had the highest mortality and recruitment, while large individuals showed the higher fragmentation and retrogression rates, and produced more seeds.

Conclusions: This study showed that perennial grass species differed in their sensitivity to fire treatments, which should be taken into account when choosing a fire regime for the management of savannas.

Key words: demography, fecundity, fire regime, humid savanna, Lamto, mortality, perennial tussock grass, tussock circumference, tussock fragmentation.

4.2 Introduction

Savannas are characterized by the coexistence of tree and C₄ grass species, (Scholes & Archer 1997; Bond 2008) . At least in humid savannas, disturbances such as fires and herbivory are required to maintain the coexistence between trees and grasses (Sankaran et al. 2005; Staver et al. 2011) . In particular, fires have a critical role in Guinean humid savannas in West Africa. In these savannas, fires are very frequent due to their use in agriculture for clearing plots, protecting fields and village from accidental fires, and stimulating fodder growth for livestock (Andersen et al. 2003; Ekblom & Gillson 2010).

In West African humid savannas, three fire regimes are generally described (Bruzon 1994): (1) Early fires occur at the beginning of the dry season when vegetation is not fully dry, so that these fires tend to have a low intensity (Liedloff et al. 2001) which could lead to low impacts on tree and grass demography. (2) Mid-season fires occur in the middle of the dry season when grass biomass is dry and neither grasses nor trees are growing. (3) Late fires occur at the end of the dry season when trees and grasses have resumed their growth so that this fire regime is likely to have the most negative impact on grass and tree demography (Louppe et al. 1995). Fire regimes depend on local management practices and environmental conditions (Van Wilgen et al. 2004; Fusco et al. 2016). Different fire regimes and fire exclusion are often compared to study their impact on savanna functioning to find the more appropriate regime to impede tree encroachment (Case & Staver 2017; Stevens et al. 2017). Our goal is to study the impact of these three fire regimes and the absence of fire on the demography of perennial grasses in central Ivory Coast.

Generally, in humid savannas, perennial tussock grass species largely dominate the herbaceous layer (Williams et al. 2003) fire regimes likely impact differently the dynamics of these perennial grasses because the date of fire influences the intensity of fire and determine the physiological state of grasses when they burn. However studies on the impact of fire on savanna vegetation have mostly focused on trees (Gignoux et al. 2009; February et al. 2013; Smit et al. 2016) and few studies have focused on the impact of fire on perennial grasses (O'Connor 1994; Keeley et al. 2011). The main result emerging from these studies is that perennial savanna grasses are adapted to fires. Aboveground biomass burns while

belowground biomass tends to stay alive (Monnier 1968). This allows the quick regrowth of grass tussocks after the passage of fire (Abbadie et al. 2006).

Studying the demography of perennial tropical savanna grasses is important because even basic information, e.g. their life span or the importance of clonal vs. seed reproduction, is very scarce (Silva et al. 1990; O'Connor 1994), especially for West African Savannas (Garnier & Dajoz 2001). Studying grass demography is also an important step to predict the future of savannas submitted to global changes and changes in fire regimes. As various grass species are generally coexisting in savannas (Silva & Ataroff 1985), understanding how the demography of these species is impacted by fire regimes could also help understanding the structure of savanna grass communities and the underlying coexistence mechanisms (Barot & Gignoux 2004; Nottebrock et al. 2017). Higgins et al. (2000) indeed argued that different responses of species to disturbances such as fire could favor their coexistence. This could require fire characteristics or the fire regime to vary from year to year or between savanna patches. In these cases the demography of a species cannot be favored every year and everywhere. This would favor the coexistence (Chesson 1985; Barot & Gignoux 2004) of grass species despite their broadly similar functional characteristics (Pausas & Bradstock 2007; Forrestel et al. 2014).

We analyzed the impact of fire regimes on five demographic parameters: mortality, fragmentation (i.e. the division of a tussock into several smaller tussocks which leads to a form of clonal reproduction (Hartnett & Bazzaz 1985; Fair et al. 1999)), growth (i.e. increase in tussock size), tussock retrogression (i.e. decrease in tussock size) and fecundity (i.e. number of seeds produced and seedlings). These parameters likely vary with grass species and fire regimes and with the interaction between the two, if species have different sensitivities to fire regimes.

The demographic parameters of tussock grasses also likely depend on tussock circumference, since plant demographic parameters highly depend on plant size (Caswell 1989) and since tussock circumference is likely a good proxy of their size (Lata 1999; Garnier & Dajoz 2001). Tussock circumference may indeed influence demographic parameters because it determines the number of tillers and is thus linked to the tussock capacity to produce biomass. Mortality, for example, could also be higher for smaller tussocks because of a possible higher vulnerability to fire or a lower ability to compete for light with larger tussocks. We therefore also studied the impact of tussock circumference on the five

demographic parameters and tested the interactions between fire regime and circumference, and between species and circumference because tussock circumference might have different demographic impacts in different species and under different fire regimes.

Taken together, we studied over two years the impact of four fire treatments (early fire, mid-season fire, late fire and no fire) on these five demographic parameters in the nine dominant perennial grass species of Lamto savanna in Ivory Coast (Abbadie et al. 2006). We specifically addressed the following questions: (1) Do the species differ by their demographic parameters? (2) What is the overall impact of tussock circumference on grass demographic parameters? (3) What is the overall impact of fire regimes on grass demographic parameters? (4) Do the grass species differ by the sensitivity of their demographic parameters to fire regimes? (5) Do the grass species differ by the sensitivity of their demographic parameters to tussock circumference?

4.3 Material and methods

4.3.1 Study site description

The study site is located in the savanna of the Lamto reserve, in the center of Ivory Coast (6° 9' to 6° 18' N; 5° 15' to 4° 57' E) under a tropical humid climate in the Guinean forest-savanna mosaic ecoregion. The average yearly rainfall reaches 1200 mm and the mean annual temperature is 27°C. The grass stratum is mostly composed of nine perennial grass species: *Andropogon ascinodis* C. B. Cl., *Andropogon canaliculatus* (Schumach.), *Andropogon schirensis* (Hochst. ex A. Rich), *Brachiaria brachylopha* Stapf, (now *Urochloa serrata*, (Soreng et al. 2015; Sosef, 2016)), *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf, *Hyparrhenia smithiana* (Hook. f.) Stapf, *Loudetia simplex* (Nees) C.E. Hubbard, *Sorghastrum bipennatum* (Hack.) Pilg. and *Schizachyrium platyphyllum* (Franch.) Stapf (Menaut & Abbadie 2006).

4.3.2 Study plots

Three separated blocks of 3.72 ha each were chosen in the shrubby savanna zone. In each block, four plots were established in September 2013 to implement four fire treatments (N'Dri et al. 2018b): early fire (in November), mid-season fire (in January), late fire (in March,) and no fire (unburned plot). In each plot one subplot was delimited to monitor grass demography. These subplots were 5 x 5-m for early fire, late fire and no fire treatments and 5

x 10-m for mid-season fire treatments. Field data were consequently collected on these 12 subplots.

4.3.3 Data collection

In 2015, for the first year of measurement, a systematic sampling of perennial grasses on all subplots was achieved in April and May, and all tussocks of more than five tillers were labeled with a fire-proof metal label tied to a metal peg. Pegs were placed at the base of each tussock in the same direction to avoid confusing neighboring tussocks, skipping a tussock or repeatedly counting the same tussock. Grass species were identified using the herbarium of the Ecology Station of the Lamto Reserve. The circumference of each tussock, i.e. the circumference of the soil surface occupied by all tillers, was measured at the soil surface using a measuring tape. In May and June 2016, all labeled tussocks were censused to determine their status, i.e. dead or alive. When a tussock was alive, it was determined whether it was fragmented or not, i.e. whether the tussock was divided in at least two independent tussocks because of the death of groups of tillers. In cases of fragmentation, the number of fragments was registered, the old peg was given to the principal fragment (i.e. the fragment with the largest circumference) and the other fragments were each labeled with a new peg. New tussocks arising from seed germination were also labeled. These new tussocks were distinguished from fragments of old tussocks thanks to their very small sizes and the absence of mark of fire at the base of the tussocks (remains of burnt stems). The circumference (cm) of all alive tussocks (old alive tussocks, tussock fragments and new tussocks) was measured. The difference between the new circumference (circumference in 2016) and the former one (circumference in 2015) was calculated to determine tussocks that had grown (difference > 5 cm), tussocks that had retrogressed (difference < -5 cm) and tussock that had not change in size ($-5 \text{ cm} < \text{difference} < 5 \text{ cm}$). The 5 cm threshold was chosen due to the uncertainty in the precise circumference measurement. Finally, fifteen tussocks of various circumferences were chosen for each species on each subplot to count the number of seeds produced from mid-November to mid-March 2016 before each fire regime (depending on the maturation of seeds for each species and plot). The number of new tussocks (deriving from seed germination, as proved by the absence of marks of fire) and the number of seeds produced were used to estimate the fecundity.

4.3.4 Data analyses

All statistics were achieved using the 3.1.1 version of the R software. Mixed linear models with the block as random effect were used to account for the dependence of measurements within the same block for variables measured at the tussock scale, i.e. for all variables except the fecundity (measured as a number of seeds). The glmer procedure of the *lme4* package was used to test the effects of fire treatments, species, circumference and all interactions between them on tussock probability to die, to become fragmented, to grow (increase in circumference > 5 cm) and to retrogress (decrease in circumference > 5 cm), using a binary logistic regression model. Linear models using lm procedure were used to analyse: (1) the effect of fire treatments, grass species and tussock circumference on seed number; (2) the effect of fire treatments and species on the average fecundity measured as the number of new tussocks per adult of the same species in a plot, assuming that all individuals have the same fertility regardless of their circumference. The Tukey Honest Significant Differences (HSD) post-hoc test was used to compare the different modalities of factors (fire treatments and species) with a significant effect, using the glht procedure of the *multcomp* package. The cld procedure was used following Tukey HSD post-hoc tests to group non-significantly different modalities. All tests were achieved with a significance level $\alpha = 0.05$.

4.4 Results

The first year (in 2015), 5116 tussocks were found on all subplots. . The second year (in June 2016), 5355 tussocks were censused with 797 new tussocks. 190 tussocks (4% of the tussocks) had become fragmented and 558 tussocks (11% of the tussocks) had died. Fifty percent of the new tussocks were fragments coming from old tussocks, 43% had arisen from seed germination and 6% were small tussocks that had not been tagged the first year. About 34% of alive tussocks had not changed in size (decrease or increase in circumference > 5 cm), 43% had grown (increase in circumference > 5 cm) and 23% had retrogressed (decrease in circumference > 5 cm). The most abundant of the 9 species found on all subplots were *A. canaliculatus*, *H. diplandra*, *L. simplex*, and *A. schirensis* (**Table 3**).

Table 3. Abundance and proportion of perennial grasses on all subplots the first and second years of study (overall tussocks).

Species	Abundance the first year	Proportion the first year (%)	Abundance the second year	Proportion the second year (%)
<i>Andropogon ascinodis</i>	105	2	116	2
<i>Andropogon canaliculatus</i>	1588	31	1842	34
<i>Andropogon schirensis</i>	494	10	494	9
<i>Brachiaria brachylopha</i>	81	2	127	2
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	1351	26	1326	25
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	188	4	176	3
<i>Loudetia simplex</i>	777	15	823	15
<i>Sorghastrum bipennatum</i>	294	6	282	5
<i>Schizachyrium platyphyllum</i>	238	5	169	3

4.4.1 Mortality of perennial grasses

Grass mortality decreased with tussock circumference (**Table 4**, circumference effect) from about 30% for the smallest circumferences to 0% for the highest circumferences (about 150 cm) whatever the fire treatment (**Figure 26c**) and whatever the species (**Figure 26d**). Overall, whatever the circumference, mortality differed significantly between fire treatments and species. This mortality was significantly higher for the late fire than for all other fire treatments and lower for the early and mid-season fire than for the no fire treatment (Tukey HSD test, $P < 0.01$. **Figure 26a**). The mortality was significantly higher for *S. platyphyllum* than for all other species (Tukey HSD test, $P < 0.001$. **Figure 26b**). *A. schirensis*, *H. diplandra* and *H. smithiana* had higher mortality than *L. simplex* (Tukey HSD test, $P < 0.001$, $P = 0.016$ and $P = 0.018$ respectively. **Figure 26b**) and *A. canaliculatus* had lower mortality than *A. schirensis* (Tukey HSD test, $P = 0.002$. **Figure 26b**). The “Fire treatment x Species” interaction had a significant effect on grass mortality (**Table 4**) showing that species differed in their sensitivity to the fire treatment. The impact of circumference differed between fire treatments (**Table 4**, significant interaction between fire treatment and circumference. **Figure 26c**) and species (**Table 4**, significant interaction between species and circumference. **Figure 26d**). Mortality decreased slower with circumference for the late fire and the no fire treatments than for the early and mid-season fire treatments (Tukey HSD test, $P < 0.01$). Mortality decreased quicker for *S. platyphyllum* than for *A. canaliculatus*, *H. diplandra* and *H. smithiana* (Tukey HSD test, $P = 0.048$; $P < 0.001$ and $P = 0.005$). The mortality decreased

slower with circumference for *A. schirensis* than for *H. diplandra* (Tukey HSD test, $P = 0.032$).

Table 4. Table showing (1) the χ^2 values of binary logistic regressions analyzing the effect of fire treatment, grass species, tussock circumference and two and three way interactions the interactions on tussock probability to die, to become fragmented, to grow and to retrogress using the glmer procedure, (2) the F values for linear regression analyzing the effect of fire treatment, grass species, tussock circumference and two and three way interactions on the number of seed produced by grasses and the production of new tussocks using the lm procedure. Only significant effects are displayed: ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$. df: degrees of freedom.

Explained variables	Explanatory variables	Procedure used	Value of the statistic	df	p-value
Tussock mortality	Circumference	glmer	$\chi^2 = 212.43$	1	***
	Fire treatment		$\chi^2 = 435.67$	3	***
	Species		$\chi^2 = 128.55$	8	***
	Circumference \times Fire treatment		$\chi^2 = 11.13$	3	**
	Circumference \times Species		$\chi^2 = 33.63$	8	***
	Fire treatment \times Species		$\chi^2 = 104.1$	23	***
Tussock fragmentation	Circumference	glmer	$\chi^2 = 149.95$	1	***
	Fire treatment		$\chi^2 = 31.79$	3	***
	Species		$\chi^2 = 33.92$	8	***
Tussock growth	Circumference	glmer	$\chi^2 = 98.81$	1	***
	Fire treatment		$\chi^2 = 167.52$	3	***
	Species		$\chi^2 = 88.74$	8	***
	Circumference \times Fire treatment		$\chi^2 = 59.1$	3	***
	Circumference \times Species		$\chi^2 = 18.85$	8	*
	Fire treatment \times Species		$\chi^2 = 62.13$	23	***
Tussock retrogression	Circumference	glmer	$\chi^2 = 529.96$	1	***
	Fire treatment		$\chi^2 = 168.92$	3	***
	Species		$\chi^2 = 28.91$	8	***
	Circumference \times Fire treatment		$\chi^2 = 36.05$	3	***
	Circumference \times Species		$\chi^2 = 28.69$	8	***
	Fire treatment \times Species		$\chi^2 = 54.09$	23	***
Seed production	Circumference	lm	F = 40.24	1	***
	Fire treatment		F = 10.34	3	***
	Species		F = 14.65	8	***
	Fire treatment \times Species		F = 6.36	24	***
	Fire treatment \times Circumference		F = 3.1	3	*
	Species \times Circumference		F = 7.1	8	***
	Fire treatment \times Species \times Circumference		F = 2,97	23	***
Production of new tussocks	Species	lm	F = 4.38	8	***

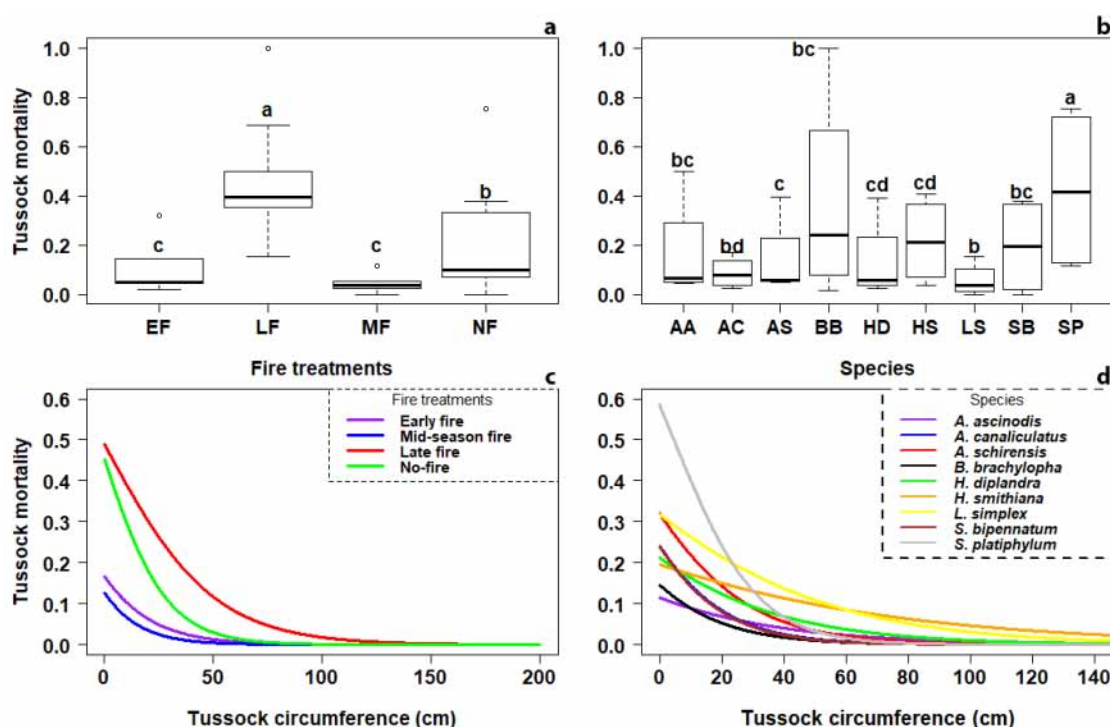


Figure 26. Tussock mortality as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference. Boxplots (a and b): horizontal bold lines of boxes indicate the median, the lower and upper bounds of boxes represent the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between fire treatments and grass species are indicated by different letters (Tukey HSD test). EF, Early fire; LF, Late fire; MF, Mid-season fire; NF, No fire; AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platiphylum*. Logistic regressions (c and d): the colored lines indicate the probability of mortality as a function of tussock circumference as predicted by logistic regression. Each color represents a fire treatment (c) or a species (d).

4.4.2 Tussock fragmentation

Overall, the probability of fragmentation increased with tussock circumference from 0.2 for the smallest circumferences to about 0.8 for the highest circumferences (Table 4, circumference effect) whatever the fire treatment (Figure 27c) and the species (Figure 27d). The probability of tussock fragmentation varied with the fire treatment (Table 4, fire treatment effect) and grass species (Table 4, species effect) and was significantly higher for the late fire (Tukey HSD test, $P < 0.01$. Figure 27a). The probability of fragmentation was

higher for *A. ascinodis* than for *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* (Tukey HSD test, $P = 0.032$, $P = 0.014$ and $P = 0.001$ respectively). *A. canaliculatus* had a higher probability of fragmentation than *H. diplandra* and *L. simplex* (Tukey HSD test, $P = 0.046$ and $P = 0.005$ respectively). **Figure 27b**).

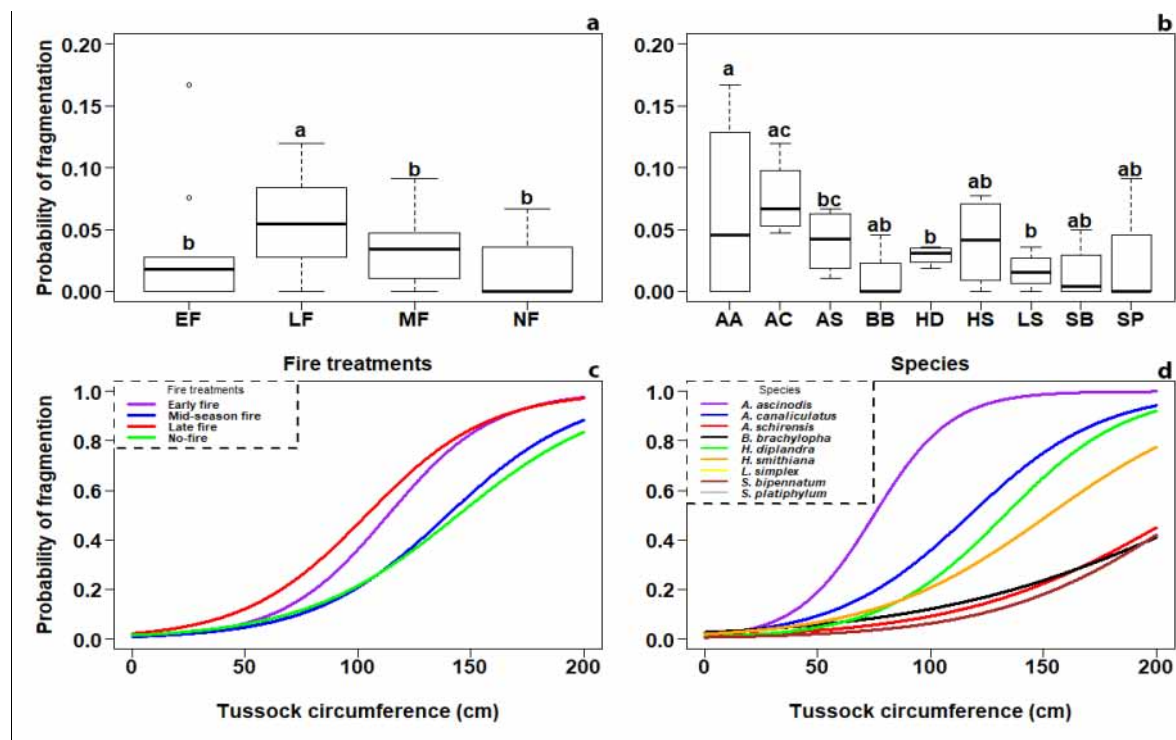


Figure 27. Fragmentation of tussocks as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference. Boxplots (a and b): horizontal bold lines of boxes indicate the median, the lower and upper bounds of boxes represent the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between fire treatments and grass species are indicated by different letters (Tukey HSD test). EF, Early fire; LF, Late fire; MF, Mid-season fire; NF, No fire; AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platiphylum*. Logistic regressions (c and d): the colored lines indicate the probability of tussock fragmentation as a function of their circumference. Each color line represents a fire treatment (c) or a species (d).

4.4.3 Tussock growth

Tussocks probability to grow decreased with tussock circumference (**Table 4**, circumference effect) from about 0.6 for the smallest circumferences to about 0.2 for the

highest circumferences (logistic regression, $P < 0.05$) for all fire treatment (**Figure 28c**) and all species (**Figure 28d**). Overall, whatever the circumference, tussock probability to grow differed significantly between fire treatments and species. This probability to grow was higher for the mid-season fire and lower for the late fire (Tukey HSD test, $P < 0.001$, **Figure 28a**). *S. platiphylum* had a lower growth probability than all other species (Tukey HSD test, $P < 0.01$) except *B. brachylopha* that had a lower growth probability than *H. diplandra* (Tukey HSD test, $P = 0.02$, **Figure 28b**). The “Fire treatment x Species” interaction had a significant effect on the growth probability (**Table 4**) showing that species growth differed in their sensitivity to the fire treatment. The impact of circumference differed between fire treatments (**Table 4**, significant interaction between fire treatment and circumference, **Figure 28c**) and species (**Table 4**, significant interaction between species and circumference, **Figure 28d**). Tussock probability to grow decreased quicker with circumference for the late fire than for the early fire treatment (Tukey HSD test, $P = 0.022$). The tussock growth probability decreased with circumference slower for early fire and no fire treatments than for the mid-season fire (Tukey HSD test, $P < 0.001$). Tussock growth probability decreased slower for *S. platiphylum* than *H. diplandra*, *H. smithiana*, *L. simplex* and *S. bipennatum* (Tukey HSD test, $P < 0.01$) and slower for *A. ascinodis* and *A. canaliculatus* than *H. smithiana* (Tukey HSD test, $P = 0.032$ and $P = 0.031$ respectively).

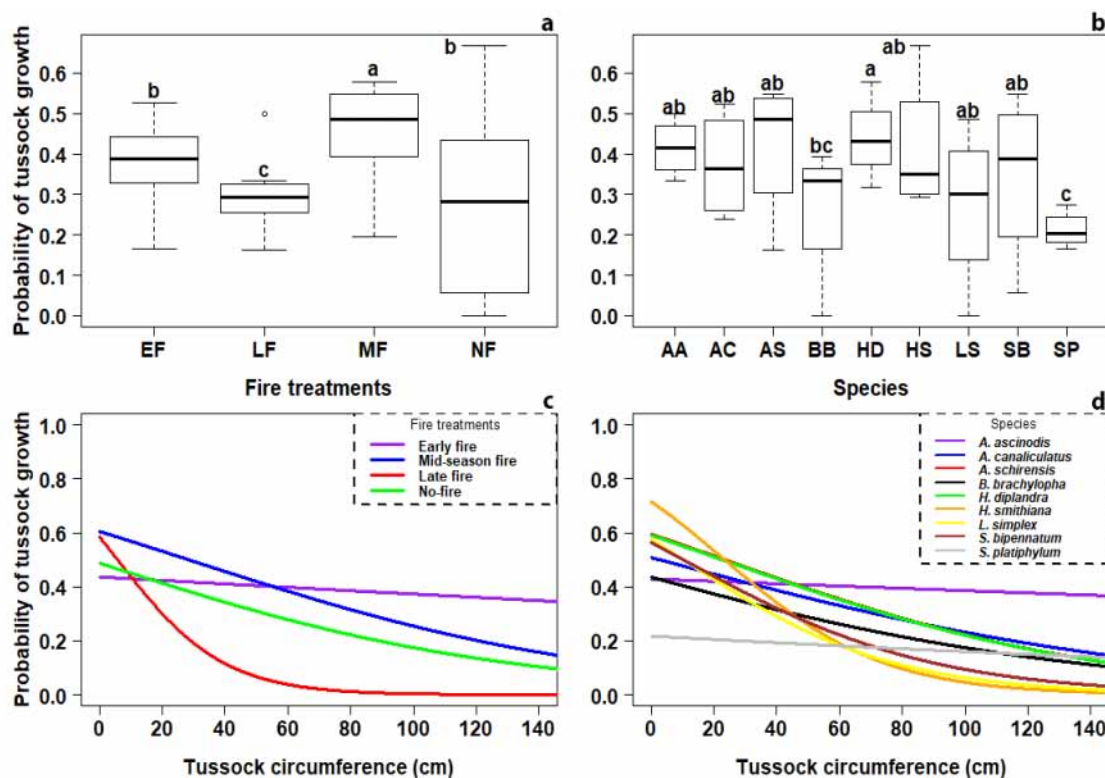


Figure 28. Tussocks growth as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference. Boxplots (a and b): horizontal bold lines of boxes indicate the median, the lower and upper bounds of boxes represent the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between fire treatments and grass species are indicated by different letters (Tukey HSD test). EF, Early fire; LF, Late fire; MF, Mid-season fire; NF, No fire; AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platiphylum*. Logistic regressions (c and d): the colored lines indicate the probability of tussock growth as a function of circumference. Each color line represents a fire treatment (c) or a species (d).

4.4.4 Tussock retrogression

The probability of tussock retrogression increased with tussock circumference (**Table 4**, circumference effect) from about 0.1 for the smallest circumference to about 0.9 for highest circumference (logistic regression, $P < 0.01$) whatever the fire treatment (**Figure 29c**) and whatever the species (**Figure 29d**). Whatever the circumference, tussock probability of retrogression differed significantly between fire treatments and species. This probability of

retrogression was significantly higher for the late fire than for the other fire treatments (Tukey HSD test, $P < 0.001$, **Figure 29a**) and was higher for the no fire treatment than for the mid-season fire (Tukey HSD test, $P = 0.001$). The overall probability of retrogression was significantly higher for *S. platiphylum* than for *A. canaliculatus*, *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* (Tukey HSD test, $P < 0.01$). *H. smithiana* presented a higher probability of retrogression than *A. canaliculatus* and *H. diplandra* (Tukey HSD test, $P = 0.02$, **Figure 29b**). The interaction between the fire treatment and species had a significant effect on the retrogression probability showing that the sensitivity of tussock retrogression to fire treatments differed between species (**Table 4**). The impact of circumference differed between fire treatments (**Table 4**, significant interaction between fire treatment and circumference, **Figure 29c**) and species (**Table 4**, significant interaction between species and circumference, **Figure 29d**). Tussock probability of retrogression increased slower with circumference for the mid-season fire than for all other fire treatments (Tukey HSD test, $P < 0.01$). Tussock retrogression probability increased quicker for *S. platiphylum* and *A. canaliculatus* than for *L. simplex* (Tukey HSD test, $P = 0.013$ and $P = 0.042$ respectively).

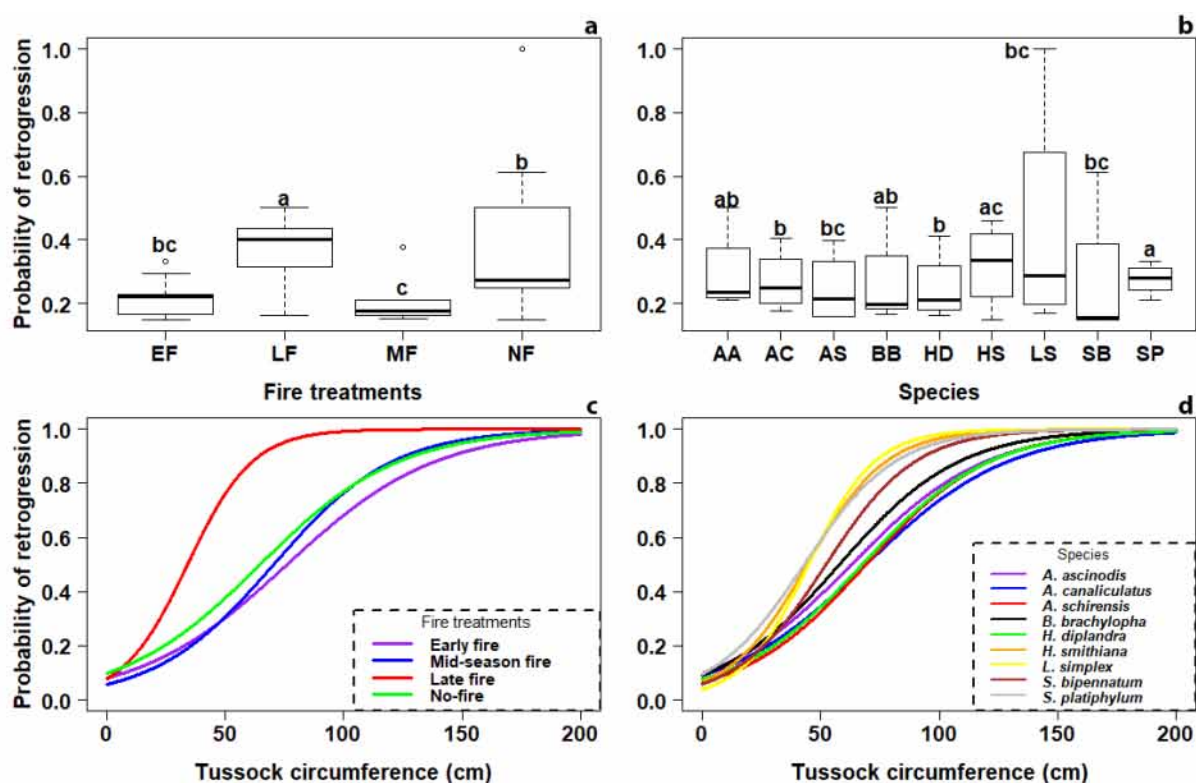


Figure 29. Tussock retrogression as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference. Boxplots (a and b): horizontal bold lines of boxes indicate the median, the lower and upper bounds of boxes represent the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between fire treatments and grass species are indicated by different letters (Tukey HSD test). EF, Early fire; LF, Late fire; MF, Mid-season fire; NF, No fire; AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platiphylum*. Logistic regressions (c and d): the colored lines indicate the probability of tussock retrogression as a function of circumference as predicted by logistic regression. Each color line represents a fire treatment (c) or a species (d).

4.4.5 Grass fecundity

The interaction between fire treatment, species and circumference” significantly affected the number of seed produced by grass tussocks (Table 4). Overall, whatever the fire treatment (Figure 30c) and the species (Figure 30d) the number of seeds significantly increased with tussock circumference (Figure 30d). More seeds were produced by tussock on the no fire plots than on the early and mid-season fire plots (significant fire treatment effect,

Table 4 and Tukey HSD test, $P = 0.002$ and $P < 0.001$ respectively, **Figure 30a**). *H. smithiana* and *S. bipennatum* produced more seeds than the other species (significant effect of species, **Table 4** and Tukey HSD test, $P < 0.001$, **Figure 30b**). The “species x fire treatment” interaction was significant (**Table 4**): *S. bipennatum* had more seeds in the no fire treatment than in the other fire treatments (Tukey HSD test, $P < 0.001$). *B. brachylopha* did not produce any seed on the early and late fire plots. *L. simplex* produced more seeds on the mid-season fire plots but not on the no fire plots. *S. platiphylum* did not produce any seed on the early and mid-season fire plots. The number of seeds increased quicker with circumference for the no fire treatment than for the other fire treatments (significant interaction between circumference and fire treatment, **Table 4**, Tukey HSD test, $P < 0.01$. **Figure 30c**). The number of seeds increased quicker with circumference for *H. smithiana* and *S. bipennatum* than for the other species (significant interaction between circumference and species, **Table 2**, Tukey HSD test, $P < 0.01$. **Figure 30d**).

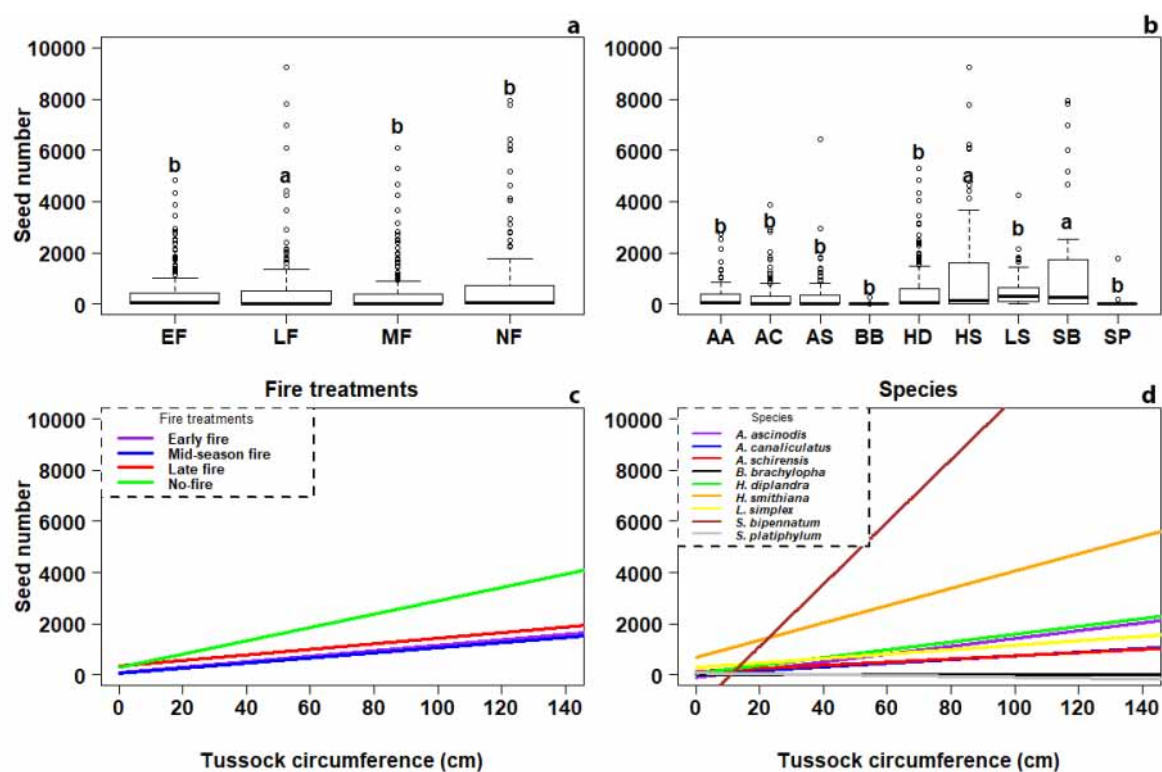


Figure 30. Seed production by tussock as a function of fire treatment (a), grass species (b) and tussock circumference (c and d). Horizontal bold lines of boxes indicate the median, the lower and upper bounds of boxes represent the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between fire treatments and grass species are indicated by different letters (Tukey HSD test). EF, Early fire; LF, Late fire; MF, Mid-season fire; NF, No fire; AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platiphylum*. (c) and (d) represent the regression of the number of seed on the tussock circumference. Each colored line represents a fire treatment (c) or a species (d).

The production of new tussocks varied with the species (**Table 4**, $F_{8,51} = 4.38$; $P = 0.0004$). *B. brachylopha* produced more new tussocks than all the other species (Tukey HSD test, $P < 0.05$. **Figure 31**) except *S. bipennatum* (Tukey HSD test, $P = 0.25$). The fire treatment and the interaction between fire and species had no effect on grass new tussock production (**Table 4**, $F_{24,51} = 1.66$; $P = 0.06$).

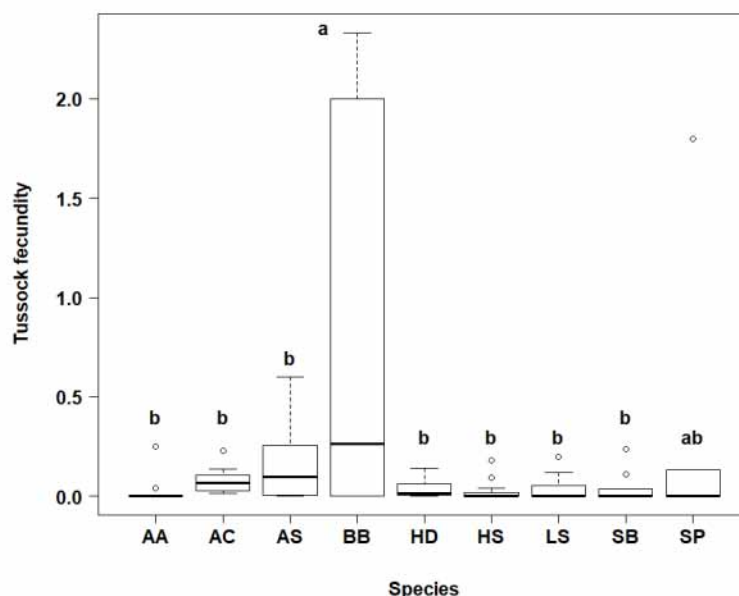


Figure 31. Fecundity measured as the number of new tussocks per tussock of the same species as a function of species. Horizontal bold lines of boxes indicate the median, the lower and upper bounds of boxes represent the 25th and 75th percentiles, respectively. The vertical dotted bars include all values except outliers (circles). Significant differences between grass species are indicated by different letters (Tukey HSD test). AA, *Andropogon ascinodis*; AC, *Andropogon canaliculatus*; AS, *Andropogon schirensis*; BB, *Brachiaria brachylopha*; HD, *Hyparrhenia diplandra*; HS, *Hyparrhenia smithiana*; LS, *Loudetia simplex*; SB, *Sorghastrum bipennatum*; SP, *Schizachyrium platiphylum*.

4.5 Discussion

4.5.1 Tussock mortality

Although our tussock mortality appeared to be relatively low (11%), it remained very strong compared to that obtained by Gignoux, Dajoz, Durand, Garnier & Veuille (2006) who found only 3 dead individuals out of 3179 in one year in the Lamto savanna. Grass mortality decreased with tussock circumference whatever the fire treatment and the species showing that grass mortality strongly depends on tussock size and that small individuals are more likely to die than larger ones, as reported by other studies that considered basal diameter as a measure of grass size (Silva et al. 1990; O'Connor 1994; Garnier & Dajoz 2001). Overall, this confirms that the size of plant individuals allows predicting their fate (Silva & Castro 1989). The causes of the death of tussock grasses are not precisely identified but, probably, small

tussocks are more vulnerable to accidents (e.g. trampling by buffalos in Lamto savanna) and to the exhaustion of resources due to repeated fires that burn aboveground biomass and to the competition with larger tussocks. Indeed, small tussocks have fewer tillers, lower root biomass, and can therefore store less photosynthates in their roots during the dry season (Gignoux et al. 2006). Our observations confirm that many small tussocks are not able to resume their growth after the fire at the beginning of the wet season.

Grass mortality was significantly higher for the late fire than for the other fire treatments and was higher for the no fire treatment than for the early and mid-season fires. Mortality decreased slower with circumference for the late fire and the no fire treatments than for the early and mid-season fire treatments, which contributes to the fact that the late fire and the no fire treatments caused higher mortality than the mid-season and early fire treatments. The late fire effect can be explained by the fact that late fire occurs at the beginning of the wet season, when grasses are vulnerable because they have already resumed their annual development cycle. The underground living buds ensuring their survival have already started their development, making them more vulnerable to fire. In turn, this probably makes small tussocks more vulnerable to late fire because they have fewer meristems: these tussocks cannot regrow and die if all their meristems have been killed. Silva et al. (1990) obtained similar results on a plot burned at the end of the dry season with two perennial grass species. The effect of the no fire treatment could be explained by the accumulation of dead aboveground biomass (Zimmermann et al. 2010) that could be detrimental to the resumption of tussock growth at the beginning of the rainy season. Moreover, the absence of fire could exacerbate competition between tussocks and increase the success of larger tussocks (Milton & Dean 2000). Indeed, fire allows access to light to all tussocks, whatever their size, at least at the beginning of the dry season, when there is a low aboveground biomass. Conversely, the absence of fire could directly kill small tussocks that have not stored enough photosynthates to grow through the accumulating aboveground dead biomass.

There were some significant differences in mortality between grass species. Mostly, *S. platiphyllum* had higher mortality than the other grasses. Mortality decreased quicker with circumference for some species e.g. the mortality decreased quicker with circumference for *S. platiphyllum* than for *A. canaliculatus*, *H. diplandra* and *H. smithiana*. This confirms that species differ by the effect of tussock size on demographic parameters. The studied tussock grass species can be sorted in three distinct groups according to their circumference i.e. large, medium and small size species (Koffi et al. 2018). In this context, the high mortality of *S.*

platiphylum can be explained by the fact that the species is mostly represented by small tussocks.

4.5.2 Tussock fragmentation

As found by César (1992) and Gignoux et al. (2006), our demographic data show the existence of tussock fragmentation in Lamto grasses. Such fragmentation had already been observed for tussock grass species (*Festuca gracillima*) in South America (Oliva et al. 2005), *Astrelba* spp. in Australia (Orr 1980), *Schizachyrium scoparium* in American prairies (Butler & Briske 1988) and for several other perennial grass species in South Africa (Hartnett & Bazzaz 1985; O'Connor 1994).

Overall, the probability of fragmentation increased with tussock circumference. This finding is consistent with César (1992) and Oliva et al. (2005) who found that larger grass tussocks produced new individuals by fragmentation. This indicates that large tussocks were more likely to get fragmented than smaller ones. The process of tussock fragmentation has never been thoroughly described; however it is due to the death of the tillers in some parts of the tussock. The probability of fragmentation could increase with tussock circumference for at least three reasons. (1) Large tussocks produce more biomass and thus more fuel for fire, which could locally increase fire intensity, especially in the center of tussocks (Lata 1999). However, the probability of fragmentation also increased with tussock size in the no fire treatment. (2) This suggests that the death of tillers could also be due to a higher competition for water, mineral nutrients and light between tillers in larger tussocks. Tillers from the center of the tussocks would lose this competition because they have less access to light than external tillers and, maybe, they have less access to mineral nutrients and water inside the bulk of the tussock root system, just below the tussock. (3) Finally, since tussocks are growing by the production of new tillers at their periphery (Lata 1999), tillers from the tussock centers are likely to be the older and there could be a form of senescence for these tillers, which would increase their mortality.

The probability of tussock fragmentation was higher for the late fire, probably due to the same mechanism that increases mortality in this fire treatment: late fire is more likely to kill tillers that are resuming their growth during the fire period and when only a fraction of tillers dies, fragmentation may occur.

Andropogon. canaliculatus and *A. ascinodis* had higher probabilities of fragmentation than *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex*, but there was no interaction with fire treatment or tussock circumference. *A. canaliculatus* was the species that formed the largest tussocks while *A. ascinodis* possessed medium size tussocks. These two species were opposed to *A. schirensis* and *L. simplex* that had small tussocks and *H. diplandra* that formed large tussocks (Koffi et al., 2018 in press) but with a fewer large tillers (personal observation). This could confirm the assumption that tussock fragmentation was determined by the size and the number of tillers of tussocks.

4.5.3 Tussock growth and retrogression

The overall tussock probability to grow was significantly lower for the late fire régime. This could be explained by the severity of this fire regime. Indeed, the late fire regime is one of the most severe of the Lamto savanna: it is characterized by high intensity, flame height, burning efficiency and rate of spread (N'Dri et al. 2018; N'Dri et al. 2018b). Such fire regime could prevent tussock growth by killing tillers or by splitting tussock in fragments, which likely induces high probabilities of tussock fragmentation (see above). Some authors showed on the contrary that the growth of perennial grass tussocks was higher in the case of intensive disturbance (O'Connor 1994; Yuan et al. 2016). This suggests that the late fire should rather stimulate tussock growth by reducing aboveground biomass, subsequently reducing competition and increasing light availability to the soil surface (Zimmermann et al. 2010). We observed this for the mid-season fire regime that is as severe as the late fire regime (N'Dri et al. 2018). The stronger negative impact of the late fire is likely explained by the fact that grass tussocks have resumed their growth at the moment of late fire.

Tussock probability to grow decreased with circumference whatever the fire treatment and the species. Tussocks can grow fast when they are still small, but the larger they get the less resource (water, mineral nutrients, light) becomes available because the local tiller density increases, which increases competition between tillers, and decreases the capacity to grow new tillers. This is opposed to Kouassi, Barot, Laossi, Gignoux & Zoro Bi (2014) who found that rattan individuals with more ramets had higher growth capacities. This suggests that competition between rattan ramets is weaker than the competition between the tillers of grass tussocks. In comparison to the mi-season fire, the absence of fire can also be detrimental to tussock growth as shown by Garnier and Dajoz (2001) or Loydi, Eckstein, Otte, Donath & Gómez-Aparicio (2013). For these authors, the accumulation of unburned litter could reduce

the growth rate of seedlings that have a scarcer access to light. The probability to grow decreased quicker with circumference for the late and the mid-season fires. This suggests that these fire treatments impeded more the small tussocks to grow while the others (early fire and no fire treatments) did not.

There were small differences between species in their probability to grow. For example, *S. platiphylum* has overall a lower probability to grow that is only weakly sensitive to tussock size. On the contrary, *A. ascinodis* had a higher overall probability to grow than other species and this probability was high whatever the tussock size. This is consistent with the observed differences in tussock size between species (Koffi et al., 2018 in press). *S. platiphylum* is a species that generally forms small tussocks with few thin and short tillers (personal observation). Due to competition with taller tussocks, this could prevent *S. platiphylum* tussocks from absorbing enough light and from producing new tillers to enlarge their tussocks. On the contrary, *A. ascinodis* has many tall tillers (personal observation) that could facilitate the accumulation of resources that can be used to grow more tillers and enlarge its tussocks as in rattans (Kouassi et al. 2014).

The probability of tussocks retrogression increased with tussock circumference whatever the fire treatment and whatever the species. Retrogression is due to the death of tillers, especially at the periphery of tussocks (Canales et al. 1994). Indeed, the death of tillers at the tussock center would lead to fragmentation (see above). And the fragmentation of the tussocks generally leads to their retrogression. Though the increase in retrogression with tussock size is difficult to fully explain, this pattern would again be due to a decrease in resource availability with tussock size, or maybe to a local increase in fire intensity with tussock biomass as for the fragmentation. The retrogression of tussocks was significantly more likely for the late fire than for the other fire regimes, certainly due to the same mechanism explaining the lower growth and higher mortality of tussocks for this fire regime.

The probability of retrogression was significantly higher for *S. platiphylum* than for *A. canaliculatus*, *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* and *H. smithiana* presented a higher probability of retrogression than *A. canaliculatus* and *H. diplandra*. This is consistent with the fact that *S. platiphylum* and *H. smithiana* have on the average small tussocks (Koffi et al., 2018 in press): higher rates of retrogression tend to lead to small tussocks. As in the case of the effect of tussock size on recruitment, this could be explained by the low capacity of resource accumulation of the smaller tussocks.

4.5.4 Fecundity

Whatever the fire treatment and the species, the number of seeds significantly increased with tussock circumference. Garnier & Dajoz (2001) obtained similar results with *H. diplandra* in both burned and unburned plots of Lamto savanna. This confirms that in plants, size strongly influences fecundity (Weaver & Cavers 1980; Watkinson & White 1986) and suggests that this relation between plant size and plant fecundity is linear (Rees & Crawley 1989). This is due to the fact that larger tussocks have more tillers, can produce more biomass and, everything else being equal, more seeds.

More seeds were produced in the no fire than in the early and mid-season fire treatments. This could be due to the fact that in no fire plots, more dead biomass and mineral nutrients are returned to the soil because fires lead to the loss of the aboveground biomass and an important fraction of the mineral nutrients it contains (Cook 1994). This is in agreement with Crowley & Garnett, (1999) who indicated that burning savanna could reduce seed production of perennial grasses. However, Brys, Jacquemyn & De Blust (2005) found that seed production was two times higher in burned than in unburned savanna plots and that seedlings density was six time higher. Several other grass species have also been shown to produce more seeds in burned plots (Canales et al. 1994; Garnier & Dajoz 2001). The reason for these contrasting results remains unclear. The reason why the number of seeds produced did not differ between the no fire and the late fire treatments could be that, in these treatments, tussocks have the same time to produce and mature seeds. While tillers stop growing during the dry season, some leaves remain green during at least a part of this season, which likely favor seed feeling and maturation till the death of aboveground biomass at the end of the dry season or due to fire, i.e. in March in the late and no fire treatments. Moreover, the number of seeds increased quicker with circumference for the no fire treatment than for the other fire treatments. This is likely due to the increased competition in the no fire treatment and the fact that this treatment seem to favor large tussocks.

Hyparrhenia. smithiana and *S. bipennatum* produced more seeds than the other species and their number of seeds increased quicker with circumference than for the other species. As seen above, these two species are among the species with the lowest probability of fragmentation and the smallest tussocks (Koffi et al., 2018). This suggests that small size species reproduce less by fragmentation but more by seeds explaining why these two species invest more in seed production relatively to their size. The species with the highest seed

production do not have necessarily the highest number of adult individuals. For example, *S. bipennatum* had more seeds but fewer individuals in the no fire treatment than in the other treatments. Generally speaking, this must be due to the fact that the same conditions do not necessarily favor seed production and tussock survival and growth. In particular, seed production might decrease in a fire treatment because it requires a particular timing from flower development to seed filling and because this timing is disturbed by fire (Silva & Ataroff 1985; Brys et al. 2005). This could be for example the case for *B. brachylopha* in the early and the late fire treatments and *S. platyphyllum* in the early and the mid-season fire treatments.

The production of new tussocks by seed germination varied with the species but not with fire treatments. Such effects might be due to differences in seeds production, seed germination or seedling survival and growth (Brys et al. 2005). In our case, *B. brachylopha* produced the most new tussocks and fewer seeds whereas *H. smithiana* and *S. bipennatum* produced more seeds had fewer new tussocks. This suggests that *B. brachylopha* has a higher germination rate or higher seedling survival rate than *H. smithiana* and *S. bipennatum*. In turn, this suggests that the seeds and seedling of *B. brachylopha* are more adapted to fire than *H. smithiana* and *S. bipennatum*. Testing further these hypotheses would require monitoring seed germination and the dynamics of young seedlings in the different fire treatments.

Conclusion

We have successfully tested the hypotheses put forwards in the introduction: the grass species differ by their demographic parameters and the sensitivity of their demographic parameters to both fire regimes and tussock circumference. Almost all the demographic parameters were impacted by the late fire regime especially when individuals are small. Conversely, the most benign fire regime was the mid-season fire. Nevertheless, the mechanisms explaining these differences between species are so far largely unknown. They could be determined by studying the ecology of the grasses through analyzing the functional characteristics of grass species: the use of mineral nutrient, water and photosynthesis efficiency, phenology, classical root and leaf traits (Craine et al. 2001).

The variations of the demographic parameters according to the species and the fire treatment in interaction with tussock circumference give some hints on potential mechanisms explaining the coexistence between the grass species of Lamto savanna. Such coexistence

could depend on equalizing and stabilizing mechanisms (Chesson 1985; Barot & Gignoux 2004). Differences between species demographic parameters based on trade-offs could indeed impede, through equalizing mechanisms, any species to outcompete the others. For example, some grass species produce more seeds (e.g. *B. brachylopha*) and others have higher probabilities of tussock fragmentation (e.g. *A. canaliculatus* and *A. ascinodis*), which suggests a trade-off between reproduction by seeds and by fragmentation. Differences between species in the sensitivity of their demographic parameters to fire regimes could contribute to their coexistence through stabilizing mechanisms (Levick et al. 2012). For example, all the species were favored by the mid-season fire, *S. bipennatum* was favored by the early fire and *L. simplex* was weakened by the no fire treatment. Taken together, all species are not favored by the same fire treatments. Thus, if the date of fire differs from year to year or between savanna patches, this could stabilize the proportions of species within communities.

Finally, to predict the consequences of the different fire regimes on the abundance of the different grass species and their proportions within the communities, it is necessary to integrate all demographic parameters within the same framework. This can easily be achieved using our data to parameterize matrix population models (Caswell 1989). Such models could also predict the effect on grass coexistence of the date and frequency of fires.

Acknowledgments

This study was conducted within the project “Integrated and Sustainable Management of Savannah Ecosystems” financed by IRD within the “Young Associated Team” program (JEAI-GIDES) and was helped by the French national program EC2COMicrobiEn 2014 (project: Impact de la diversité des Graminées et ligneux de savane sur la diversité microbienne et le fonctionnement des sols). We thank Yéo Kolo, the Director of the Lamto station, for allowing us to work in Lamto. We thank all students (particularly Tionhonkélé Drissa Soro, Koffi Prospère Kpangba, Konan Louis N’Guessan, Akissi Evelyne Kouakou, Koffi Sylvain Yoboué and Aka Jean-Noël Kpré) who helped a lot during data collection.

Author contributions (optional): All authors have been involved in the design of the experiments. KF Koffi, AB N’Dri, JC Lata, M Konan and S Barot have achieved the field work. KF Koffi, S Konaré and S Barot have achieved the statistical analyses. KF Koffi, S Barot, S Konaté, AB N’Dri, JC Lata, T Srikanthasamy have written the article.

Literature cited

- Abbadie, L., Gignoux, J., Lepage, M., & Roux, X. L. (2006). Environmental constraints on living organisms. In L. Abbadie, J. Gignoux, X. L. Roux, & M. Lepage (Eds.), *Lamto* (pp. 45–61). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8_4
- Andersen, A. N., Cook, G. D., & Williams, R. J. (2003). Synthesis: Fire ecology and adaptive conservation management. In A. N. Andersen, G. D. Cook, & R. J. Williams (Eds.), *Fire in Tropical Savannas* (pp. 153–164). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/0-387-21515-8_9
- Barot, S., & Gignoux, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: Can all the proposed processes be reconciled? *Oikos*, *106*(1), 185–192. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13038.x>
- Bond, W. J. (2008). What limits trees in C₄ grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*(1), 641–659. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173411>
- Bruzon, V. (1994). Les pratiques du feu en Afrique subhumide, exemples des milieux savaniques de la Centrafrique et de la Côte d’Ivoire. In C. Blanc-Pamard & J. Boutrais (Eds.), *Dynamique des systèmes agraires: à la croisée des parcours pasteurs, éleveurs, cultivateurs* (pp. 147–163). ORSTOM, Paris.
- Brys, R., Jacquemyn, H., & De Blust, G. (2005). Fire increases aboveground biomass, seed production and recruitment success of *Molinia caerulea* in dry heathland. *Acta Oecologica*, *28*(3), 299–305. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.05.008>
- Butler, J. L., & Briske, D. D. (1988). Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos*, *51*(3), 306–312. <https://doi.org/10.2307/3565311>
- Canales, J., Trevisan, M. C., Silva, J. F., & Caswell, H. (1994). A demographic study of an annual grass (*Andropogon brevifolius* Schwarz) in burnt and unburnt savanna. *Acta Oecologica*, *15*(3), 261–273.

- Case, M. F., & Staver, A. C. (2017). Fire prevents woody encroachment only at higher-than-historical frequencies in a South African savanna. *Journal of Applied Ecology*, 54(3), 955–962. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12805>
- Caswell, H. (1989). *Matrix population models*. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- César, J. (1992). *Étude de la production biologique des savanes de Côte d'Ivoire et de son utilisation par l'homme: biomasse, valeur pastorale et production fourragère* (pp. 1–671). Maisons-Alfort (France): IEMVT-Cirad.
- Chesson, P. L. (1985). Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology*, 28(3), 263–287.
- Cook, G. D. (1994). The fate of nutrients during fires in a tropical savanna. *Australian Journal of Ecology*, 19(4), 359–365. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1994.tb00501.x>
- Craine, J. M., Froehle, J., Tilman, D. G., Wedin, D. A., & Chapin, F. S. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93(2), 274–285.
- Crowley, G., & Garnett, S. (1999). Seeds of the annual grasses *Schizachyrium* spp. as a food resource for tropical granivorous birds. *Austral Ecology*, 24(3), 208–220. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00964.x>
- Eklblom, 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>
- Fair, J., Lauenroth, W. K., & Coffin, D. P. (1999). Demography of *Bouteloua gracilis* in a mixed prairie: analysis of genets and individuals. *Journal of Ecology*, 87, 233–243.
- February, E. C., Higgins, S. I., Bond, W. J., & Swemmer, L. (2013). Influence of competition and rainfall manipulation on the growth responses of savanna trees and grasses. *Ecology*, 94(5), 1155–1164. <https://doi.org/10.1890/12-0540.1>

- Forrestel, E. J., Donoghue, M. J., & Smith, M. D. (2014). Convergent phylogenetic and functional responses to altered fire regimes in mesic savanna grasslands of North America and South Africa. *New Phytologist*, 203(3), 1000–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.12846>
- Fusco, E. J., Abatzoglou, J. T., Balch, J. K., Finn, J. T., & Bradley, B. A. (2016). Quantifying the human influence on fire ignition across the western USA. *Ecological Applications*, 26(8), 2390–2401. <https://doi.org/10.1002/eap.1395>
- Garnier, L. K. M., & Dajoz, I. (2001). The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas, *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology*, 89(2), 200–208. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00532.x>
- Gignoux, J., Dajoz, I., Durand, J., Garnier, L., & Veuille, M. (2006). Spatial pattern, dynamics, and reproductive biology of the grass community. In L. Abbadie, J. Gignoux, X. Le Roux, & M. Lepage (Eds.), *Lamto* (pp. 315–334). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-33857-6_17
- Gignoux, J., Lahoreau, G., Julliard, R., & Barot, S. (2009). Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology*, 97(3), 484–495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01493.x>
- Hartnett, D. C., & Bazzaz, F. A. (1985). The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *The Journal of Ecology*, 73(2), 407–413. <https://doi.org/10.2307/2260483>
- Higgins, S. I., Bond, W. J., & Trollope, W. S. W. (2000). Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology*, 88(2), 213–229. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00435.x>
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- Kouassi, K. I., Barot, S., Laossi, K.-R., Gignoux, J., & Zoro Bi, I. A. (2014). Relationships between ramet and genet dynamics in two clonal palms. *Forest Ecology and Management*, 312, 101–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.017>

- Lata, J. C. (1999). *Interactions entre processus microbiens, cycle des nutriments et et fonctionnement du couvert herbacé: cas de la nitrification dans les sols d'une savane humide de Côte d'Ivoire sous couvert à Hyparrhenia diplandra* (Thèse de doctorat). Université Pierre et Marie Curie, Paris, France.
- Levick, S. R., Asner, G. P., & Smit, I. P. (2012). Spatial patterns in the effects of fire on savanna vegetation three-dimensional structure. *Ecological Applications*, 22(8), 2110–2121.
- Liedloff, A. C., Coughenour, M. B., Ludwig, J. A., & Dyer, R. (2001). Modelling the trade-off between fire and grazing in a tropical savanna landscape, Northern Australia. *Environment International*, 27(2–3), 173–180. [https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(01\)00079-4](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(01)00079-4)
- Louppe, D., Oattara, N., & Coulibaly, A. (1995). The effects of bush fires on vegetation: the Aubréville fire plots after 60 years. *The Commonwealth Forestry Review*, 74(4), 288–292.
- Loydi, A., Eckstein, R. L., Otte, A., & Donath, T. W. (2013). Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 101(2), 454–464. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12033>
- Menaut, J.-C., & Abbadie, L. (2006). Vegetation. In L. Abbadie, J. Gignoux, X. L. Roux, & M. Lepage (Eds.), *Lamto* (pp. 63–74). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/0-387-33857-8_5
- Milton, S. J., & Dean, W. R. J. (2000). Disturbance, drought and dynamics of desert dune grassland, South Africa. *Plant Ecology*, 150(1/2), 37–51.
- Monnier, Y. (1968). *Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire*. Abidjan, Côte d'Ivoire: Ministère de l'éducation nationale de la République de Côte-d'Ivoire.
- N'Dri, A. B., Fongbe, M., Soro, T. D., Gignoux, J., Kone, M., Dosso, K., ... Barot, S. (2018a). Principaux indices de l'intensité du feu dans une savane guinéenne d'Afrique de l'ouest. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 12(1), 266–274.

- N'Dri, A. B., Soro, T. D., Gignoux, J., Dosso, K., Koné, M., N'Dri, J. K., ... Barot, S. (2018b). Season affects fire behavior in annually burned humid savanna of West Africa. *Fire Ecology*, *14*(2), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s42408-018-0005-9>
- Nottebrock, H., Schmid, B., Treurnicht, M., Pagel, J., Esler, K. J., Böhning-Gaese, K., ... Schurr, F. M. (2017). Coexistence of plant species in a biodiversity hotspot is stabilized by competition but not by seed predation. *Oikos*, *126*(2), 276–284. <https://doi.org/10.1111/oik.03438>
- O'Connor, T. G. (1994). Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing. *The Journal of Applied Ecology*, *31*(1), 155–171. <https://doi.org/10.2307/2404608>
- Oliva, G., Collantes, M., & Humano, G. (2005). Demography of grazed tussock grass populations in Patagonia. *Rangeland Ecology & Management*, *58*(5), 466–473. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58\[466:DOGTGP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58[466:DOGTGP]2.0.CO;2)
- Orr, D. M. (1980). Effects of sheep grazing Astrebla grassland in Central Western Queensland. 1. Effects of grazing pressure and livestock distribution. *Australian Journal of Agricultural Research*, *31*(4), 797–806. <https://doi.org/10.1071/ar9800797>
- Pausas, J. G., & Bradstock, R. A. (2007). Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in mediterranean shrublands of south-east Australia. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(3), 330–340. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00283.x>
- Rees, M., & Crawley, M. J. (1989). Growth, reproduction and population dynamics. *Functional Ecology*, *3*(6), 645–653. <https://doi.org/10.2307/2389496>
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., ... Zambatis, N. (2005). Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, *438*(7069), 846–849. <https://doi.org/10.1038/nature04070>
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *28*(1), 517–544. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>

- Silva, J. F., & Ataroff, M. (1985). Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Western Venezuela. *Acta Oecologica*, 6 (20)(1), 41–51.
- Silva, J. F., & Castro, F. (1989). Fire, growth and survivorship in a neotropical savanna grass *Andropogon semiberbis* in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 5(4), 387–400.
- Silva, J. F., Raventos, J., & Caswell, H. (1990). Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica*, 11(6), 783–800.
- Smit, I. P. J., Asner, G. P., Govender, N., Vaughn, N. R., & van Wilgen, B. W. (2016). An examination of the potential efficacy of high-intensity fires for reversing woody encroachment in savannas. *Journal of Applied Ecology*, 53(5), 1623–1633. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12738>
- 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.
- Stevens, N., Lehmann, C. E. R., Murphy, B. P., & Durigan, G. (2017). Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 23(1), 235–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.13409>
- Van Wilgen, B. W., Govender, N., Biggs, H. C., Ntsala, D., & Funda, X. N. (2004). Response of savanna fire regimes to changing fire management policies in a large African National Park. *Conservation Biology*, 18(6), 1533–1540. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00362.x>
- Watkinson, A. R., & White, J. (1986). Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 313(1159), 31–51. <https://doi.org/10.1098/rstb.1986.0024>
- Weaver, S. E., & Cavers, P. B. (1980). Reproductive effort of two perennial weed species in different habitats. *The Journal of Applied Ecology*, 17(2), 505–513. <https://doi.org/10.2307/2402345>

- Williams, R. J., Müller, W. J., Wahren, C.-H., Setterfield, S. A., & Cusack, J. (2003). Vegetation. In A. N. Andersen, G. D. Cook, & R. J. Williams (Eds.), *Fire in Tropical Savannas* (pp. 79–106). Springer, New York. https://doi.org/10.1007/0-387-21515-8_6
- Yuan, J., Liang, D., & Zhang, S. (2016). Litter and its interaction with standing vegetation affect seedling recruitment in Tibetan alpine grasslands. *Plant Ecology & Diversity*, 9(1), 89–95. <https://doi.org/10.1080/17550874.2015.1073400>
- Zimmermann, J., Higgins, S. I., Grimm, V., Hoffmann, J., & Linstädter, A. (2010). Grass mortality in semi-arid savanna: the role of fire, competition and self-shading. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(1), 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.09.003>

Chapitre 5

Demographic response of four humid savanna grasses to fire regimes in Lamto (Ivory Coast)



Chapitre 5 Demographic response of four humid savanna grasses to fire regimes in Lamto (Ivory Coast)

Kouamé Fulgence Koffi^{1,2}, Aya Brigitte N'Dri¹, Jean-Christophe Lata^{2,3}, Souleymane Konaté¹, Sarah Konaré², Tharaniya Srikanthasamy², Marcel Konan¹, Sébastien Barot²

¹ UFR des Sciences de la Nature, Station d'Ecologie de Lamto/CRE, Pôle de Recherche Environnement et Développement Durable, Université Nangui Abrogoua, 02 BP 801 Abidjan 02, Côte d'Ivoire

² Sorbonne Université, UMR 7618 IEES-Paris (IRD, CNRS, Université Paris Diderot, UPEC, INRA), 4 Place Jussieu, 75005 Paris, France

³ Department of Geoecology and Geochemistry, Institute of Natural Resources, Tomsk Polytechnic University, 30, Lenin Street, Tomsk 634050, Russia

Correspondence: E-mail: fulkoffi@yahoo.fr Tel: +33 1 44 27 47 30 / +225 57 85 67 35

5.1 Abstract

Fire is the key factor of savanna persistence but its impact on grass demography has been seldom studied. This study assesses the impact of four fire treatments applied yearly over 3 y, i.e. early fire, mid-season fire, late fire and no fire treatments, on the demography of the four dominant perennial grass species (*Andropogon canaliculatus*, *Andropogon schirensis*, *Hyparrhenia diplandra* and *Loudetia simplex*) of the Lamto savanna in Ivory Coast. We censused grass from 2015 to 2018 on 5×5 m plots for all fire treatments but the mid-season fire for which 5×10 m plots were monitored. We designed a size-classified matrix model with 5 circumference classes for each species in each fire treatment for each censused year to compare demographic features between species and fire regimes. Overall, our results showed that the four grass species had different demographies and responded differently to the fire regimes. The fire regimes had different impacts on the demography of the four grass species as shown by the asymptotic growth rates estimated and estimations of the mean age of individuals in size-classes for each transition matrix. The late fire always causes the decline of the populations of these species, the early fire and the mid-season fire seem to be much more favorable and the no-fire treatment is unfavorable to grasses and even leads to the disappearance of *L. simplex*. There were noticeable year to year variations in the demography of the four species that remain difficult to explain. This study provides new insights about the demography of savanna grass species. It also suggests that the mid-season-fire is the best fire regime to maintain grass species richness in Lamto savanna.

Key words: demography, fire treatments, humid savanna, Lamto, perennial tussock grass, population growth rate

5.2 Introduction

Matrix projection models are one of the most widely used tools to study demography (Caswell 1989; Silvertown et al. 1993; Crone et al. 2011). They are powerful tools for assessing population status, extinction risk and the effects of past or future changes in management or in the environment (Crone et al. 2011). Hence matrix projection models allow quantitative demographic analyses to guide management (Schemske et al. 1994; Morris et al. 2002; Bakker & Doak 2009). They are also used to compare the life-cycles and demography of species in different environments (Silvertown et al. 1993; Salguero-Gómez & Plotkin 2010). It emerged from the synthesis of Crone et al. (2011) that until 2009, matrix models were mostly used to study life history and population ecology while a fewer studies were used to identify life stages and transition between stages to be targeted by management and even fewer studies were conducting simulation experiments. The same authors have shown that only a minority of researchers were using matrix models in the context of conservation biology or invasion biology or to assess of the demography of populations submitted to fire. This suggests that more studies should use matrix models to study the impact of disturbances on population dynamics.

While age-classified matrix models are usually used for animals, stage or size classified matrix models are usually used for plant populations (Caswell 2001). They constitute powerful analytical and theoretical tools (Cochran & Ellner 1992; Caswell 2001; Barot et al. 2002) especially when: (1) survival, growth and reproduction depend more on size than on age (Bierzychudek 1982; Harvell et al. 1990; Caswell 2001), (2) there are different modes of reproduction; (3) the age of individuals is difficult to determine (Hughes & Jackson 1980b; Hughes 1984; Crouse et al. 1987; Huenneke & Marks 1987). Savanna perennial grasses are typical examples of plants verifying these three conditions.

Many demographic studies using stage-classified matrix models have been performed on perennial grasses (Silva et al. 1991; O'Connor 1993; Garnier & Dajoz 2001; Silvertown et al. 2001; Schleuning & Matthies 2009). In tropical savannas, the grass stratum is dominated by perennial grasses representing 75-90% of the total above ground biomass (Shea et al. 1996; Menaut & Abbadie 2006), which represents the main source of fuel for fire (Williams et al. 2003). Fire itself is a key factor of savanna persistence. Indeed, savannas are defined by the coexistence of trees and grasses and disturbances such as herbivores or fires are necessary to impede tree encroachment and the loss of the grass layer, at least when the annual rainfall is

above 650 mm (Sankaran et al. 2005). For this reason the impact of fire on tree demography has extensively been studied but its impact of grass demography has been more seldom studied. While, savanna perennial grasses are adapted to fire, some studies suggested that their demography depends on the presence or absence of fire and their characteristics (Garnier & Dajoz 2001; Flory et al. 2017). For these reasons, we extend here the study of Garnier & Dajoz (2001) who studied the impact of fire on a dominant grass species of Lamto savanna (Ivory Coast) by studying the impact of four fire treatments on the four dominant grass species of this savanna.

Fire regimes are often defined by the date at which fire burns the savanna, which depends on climate conditions (dryness of the grass biomass) and human activities because human often set savanna on fire in the context of their agricultural and husbandry practices or to protect villages from accidental fires (Andersen et al. 2003; Ekblom & Gillson 2010). Therefore, there are currently debates on the impact of these fire regimes on savanna functioning and the best fire regime to reach goals such as the maintenance of biodiversity or the maintenance of soil fertility (Gignoux et al. 2009; Smit et al. 2016; Case & Staver 2017; Stevens et al. 2017). Since 2013 three fire regimes and the absence of fire have been experimented in Lamto savanna. There are: early fire at the beginning of the dry season when the biomass is fully dry in November, mid-season fire in the middle of the dry season in January when grass biomass is dry and neither grasses nor trees are growing and late fire at the end of the dry season in March when trees and grasses have resumed their growth. Since fire intensity depends on the period of burning (Simpson et al. 2016; N'Dri et al. 2018), these three fire regimes are expected to have contrasted effects on perennial grass demography.

Our aim is to study the impact of the three fire regimes and the absence of fire on the demography of perennial savanna grasses with two broad goals: compare the life-cycle and the demography of four dominant grass species and help choosing a prescribed fire regime to preserve the diversity of their grasses. We have already described the impact of these fire regimes on Lamto grass communities (Koffi et al. 2018) and their demographic parameters (second chapter of the thesis). We used these results to parameterize matrix demographic models for the four dominant grass species for which enough data is available to estimate transitions rates. These models are used to compare various integrative demographic features (such as the asymptotic growth rate or the mean age within a stage) between species and fire regimes. As grass populations were censused during 4 consecutive rainy seasons, i.e. along three one-year transitions, we also assessed the temporal variability in grass demography. We

compared species for just the mid-season fire because it is the fire regime that is usually used to manage the Lamto savanna. We tested the following hypotheses: (1) Grass species differ by key demographic features. (2) The demographic parameters change between fire regimes (3). Grass species have contrasted responses to the fire regimes. (4) For each combination of species and fire regime, demographic features strongly differ between years. If hypotheses 1 and 3 are verified this could help to explain the coexistence of grass species in the savanna.

5.3 Methods

5.3.1 Study site

This study was conducted in the Lamto Reserve, in the wettest end of the Guinean savanna domain, in Ivory Coast (6°9'-6°18' N; 5°15'-4°57' E). It is a transition zone between semi-deciduous forests and humid savannas (Lamotte & Tireford 1988). It is characterized by a four-season cycle composed of a long rainy season from March to July, a short dry season in August, a short rainy season from September to November, and a long dry season from December to February. From 1964 to 2009, the mean annual rainfall reaches 1200 mm and the mean annual temperature is about 27°C. During the study (from 2015 to 2018), the mean annual rainfall was 1167 mm and the mean temperature was 29°C. This shows that the study years were overall slightly hotter and drier than the average year, which could influence grass demography.

The vegetation of Lamto reserve is composed of forests and savannas with a variable shrub and tree densities. Perennial grasses dominate the savannas herbaceous stratum (Menaut & Abbadie 2006). About 10 perennial grass species, mostly of the tribe Andropogoneae coexist in this savanna (Abbadie et al. 2006). The dominant species of perennial grasses are: *Andropogon ascinodis* C.B.Cl., *Andropogon canaliculatus* Schumach., *Andropogon schirensis* Hochst. ex A. Rich., *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf, *Hyparrhenia smithiana* (Hook.f.) Stapf and *Loudetia simplex* (Nees) C.E. Hubbard (Menaut & Abbadie 2006).

5.3.2 Study plots

Four fire treatments have been implemented annually since September 2013 in the Lamto savanna. These fire treatments are: early fire, mid-season fire, late fire and no fire. Each treatment was manipulated on three replicated blocks of 3.72 ha each, divided into four plots (Koffi et al. 2018). A 5 × 5-m subplot delimited on each early-fire, late-fire and no-fire

plots, and a 10×5 -m subplot delimited on each mid-season-fire plots were used to monitor grass demography. Subplots were chosen away from all recognized sources of heterogeneity such as trees, shrubs and termites mounds. We use here 4 y of census (from 2015 to 2018) encompassing three one year transitions.

5.3.3 Data collection

We conducted a systematic sampling of perennial grasses on all subplots. Each subplot was subdivided into strips of 1×5 -m and all the tussocks of the tree studied grass species having more than five tillers were permanently marked between April and May 2015 (i.e. the first year of implementation) with a metal label tied to a metal peg. Pegs were all placed at the base of each tussock in the same direction to avoid confusion between tussocks that can grow very near to each other. The circumference of each tussock was measured at the soil surface using a measuring tape. All labeled tussocks were censused every year until 2018, to determine their status, i.e. dead or alive. When a tussock was alive, it was determined whether it was fragmented or not, i.e. whether the tussock was divided in at least two independent tussocks. In cases of fragmentation, the number of fragments was registered, the old peg was given to the principal fragment (i.e. the fragment with the largest circumference) and the other fragments were each labeled with a new peg. The circumference (cm) at the soil surface of all alive tussocks was measured.

To estimate fecundity, fifteen tussocks of various circumferences were chosen for each species on each subplot to count the number of seeds produced in 2016. These individuals were followed each month until fire, from mid-September to mid-March 2016. These data allowed to assess the linear relation between tussock circumference and the yearly seed production in the 16 combinations of fire regime and modeled grass species (Brys et al. 2005). New tussocks with at least 5 tillers arising from seed germination (i.e. seedlings) were labeled. These new tussocks were distinguished from fragments of old tussocks and old tussocks that might have been missed in preceding censuses thanks to their very small sizes and the absence of mark of fire at the base of the tussocks (remains of burnt stems). We combined the data on seed production and new tussocks to assess fecundity as the number of new tussocks produced each year by each size class of tussocks (see details below).

5.3.4 Matrix models

A common size-classified matrix model was designed for the four grass species and four fire regimes. This model was parameterized separately for the 48 combinations of grass species (4), fire regime (4) and transition year (3). This also means that the transition matrix was parameterized for a one-year time step. Because plant demographic parameters depend on size (Caswell 1989; Menges 2000) and tussock circumference is a good proxy of the size (Garnier & Dajoz 2001; Oliva et al. 2005), tussocks were classified into 5 circumference classes. The smallest measured tussocks had a circumference of 3 cm (Koffi et al. 2018) so the five circumference classes were: 3-10 cm, 10-20 cm, 20-35 cm, 35-50 cm and 50 cm and more. We choose to describe grass demography using 5 size-classes as the result of the trade-off between increasing the number of stages to increase the precision of the description of the life-history and the robustness of parameter estimations that requires having enough individuals in each size-class. The two first classes are smaller than the following two because there are more individuals in the smaller size-classes (Koffi et al. 2018).

Tussock transition during each year between size-classes (**Figure 32**) were described using the following parameters: the survival rate within each size-class (P_i), i.e. probabilities of remaining alive and staying in the same class i , the probability of recruitment ($G_{i,j}$) i.e. probabilities of remaining alive and growing from a class (j) to a larger class (i), and the probability of retrogression ($R_{i,j}$) i.e. probabilities of remaining alive and retrogressing from a class (j) to a smaller class (i), fecundities (B_i) assessed as the number of new tussocks (from seed germination) of the first size-class by individual of each size class i , the probabilities of tussock in the i size-class to produce new tussocks in size-class j by fragmentation ($F_{i,j}$).

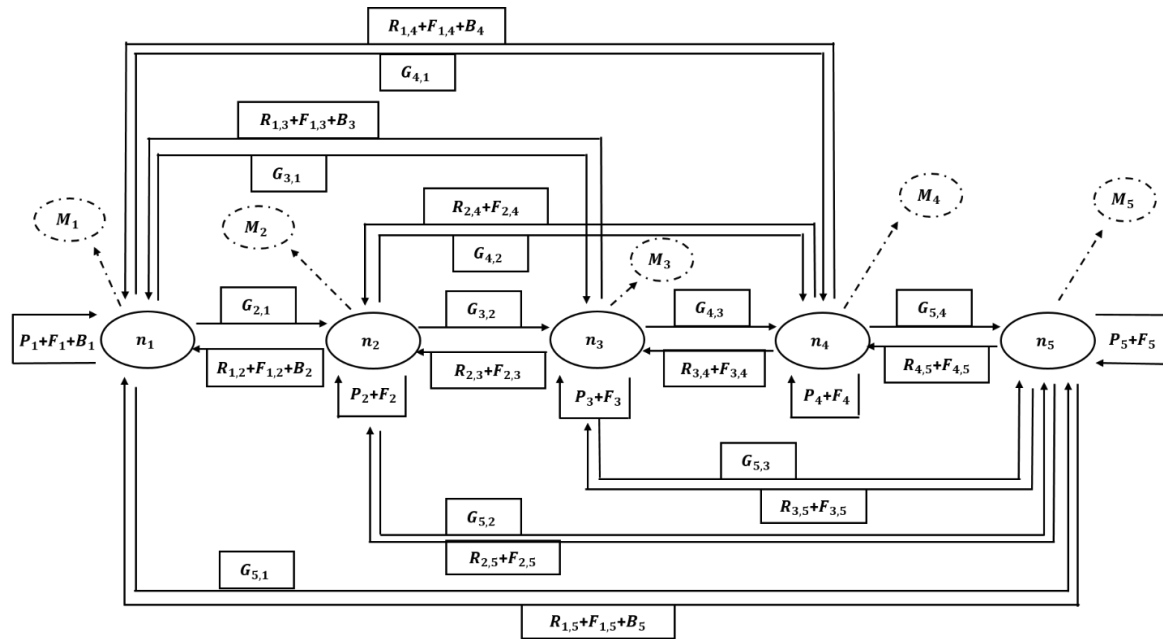


Figure 32. Life cycle diagram of the five size-class matrix model. The letters denote: (n) the number of individuals in each class, (M) the mortality of the year in the stage (M can be computed as 1-P-G-R), (G) the probability of staying alive and to reach a larger size class, (P) the probability to survive and stay in the same size class, (R) the probability to survive and to retrogress to a smaller size class, (F) the probability of apparition of new tussocks by fragmentation and (B) the production of new tussocks of the first size-class by tussocks of each size-class. The indices (i,j) denotes a transition from size-class j to size class i (or a production of tussocks in size-class i by size-class j).

The equation (eq. 1) were used to calculate fecundity ($B_{(i)}$) from the number of seeds produced, the number of seedlings and the number of individual in each stage class.

$$B_{(i)} = \frac{N_{seedlings} \times S_{mean(i)}}{S \times Nbr_{(i)}} \quad (eq.1)$$

with $S_{mean(i)}$, the average number of seed produced by each individual in the class i, $Nbr_{(i)}$, the number of individuals in the class i, $N_{seedlings}$, the total number of new tussocks and S, the total number of seeds produced by the species.

This formula is based on two main assumptions: (1) The seed quality (seed size, seed nutrient content) does change with tussock size so that germination and seedling survival do

not depend on tussock size. (2) Since, seed production has been assessed only in 2016, the formula makes the hypothesis that the relation between tussock size and seed production does not vary between years.

According to the life cycle diagram (Fig. 1) the model is composed of the survival (P), fragmentation (F) and birth (B) matrices. The sum of these matrices is the transition matrix (A) i.e. $A = P + F + B$. The number of individuals in the population at a given time was described by the vector N with entries $n_{(i)}$ representing the number of individual in the size-class i. These matrices and the population vector thus read:

$$P = \begin{bmatrix} P_1 & R_{1,2} & R_{1,3} & R_{1,4} & R_{1,5} \\ G_{2,1} & P_2 & R_{2,3} & R_{2,4} & R_{2,5} \\ G_{3,1} & G_{3,2} & P_3 & R_{3,4} & R_{3,5} \\ G_{4,1} & G_{4,2} & G_{4,3} & P_4 & R_{4,5} \\ G_{5,1} & G_{5,2} & G_{5,3} & G_{5,4} & P_5 \end{bmatrix} \quad F = \begin{bmatrix} F_1 & F_{1,2} & F_{1,3} & F_{1,4} & F_{1,5} \\ 0 & F_2 & F_{2,3} & F_{2,4} & F_{2,5} \\ 0 & 0 & F_3 & F_{3,4} & F_{3,5} \\ 0 & 0 & 0 & F_4 & F_{4,5} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & F_5 \end{bmatrix}$$

$$B = \begin{bmatrix} B_1 & B_2 & B_3 & B_4 & B_5 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad N = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{bmatrix}$$

The state of the population can be predicted for any year (t) using the formula $A_{(t+1)} = AN_{(t)}$ (Caswell 1989). This enables to predict the asymptotic behavior of the population i.e. asymptotic growth rate of the population (λ) and the stable size class structure. The dominant eigenvalue of the transition matrix gives the asymptotic growth rate (λ), and its corresponding left eigenvector provides the stable size-class distribution (Caswell 1989). The sensitivities and the elasticities of λ to the matrix parameters (De Kroon et al. 1986; Caswell 1989) were also computed. Sensitivity and elasticity give the relative importance of each transition (i.e. each element of the matrix) in determining λ , by combining information on the stable stage structure and reproductive values. Sensitivities measure the contribution of each matrix component to changes in λ , while elasticities assess the proportional effects of changes in the vital rates (Van Groenendael et al. 1988; Caswell 1989). We also calculated the mean age of individuals in each size-class and the population generation time using the Cochran & Ellner method using the stagecoach program (Cochran & Ellner 1992). This method is adequate for calculating these parameters for perennial grasses because it takes into account tussock fragmentation, i.e. clonal reproduction.

We based our calculations (asymptotic growth rate, age-based parameters), for each combination of species and fire treatment, on either the matrices estimated for each of the 3 one-year transitions (2015-2016, 2016-2017, 2017-2018) we have monitored or for the mean matrices calculated as the mean of the three matrices estimated for each one-year transition.

5.4 Results

5.4.1 Average matrix model of species in fire treatment

Until 2018, the total number of censused living tussocks of the four studied grass species were 4321 (**Table 5**). In general, the structure of the population was dominated by individuals in the class 2 and 3 in each species and fire treatment (**Table 5**). *L. simplex* had a single individual in the no fire plots.

The average transition matrices of the four species were characterized by the occurrence of retrogression between all size classes and the absence of recruitment between some size classes, precisely between classes 1 and 2 on one hand and classes 4 and 5 on the other hand (**Appendix 1**).

Survival was higher than recruitment and retrogression in each class, regardless of species and fire treatment. The survival of the grass tussocks for the no fire treatment was the highest of all treatments for *A. canaliculatus* in the class 4. The highest survival rate was obtained for the mid-season fire compared to the other fire treatments in class 5 for all species. Survival was the highest for the early fire compared to the other fire treatments in the classes 1 and 2 for *A. schirensis*, classes 2, 3 and 4 for *L. simplex* and class 2 for *H. diplandra*. The lowest survival rates were observed for the late fire compared to the other fire treatments in all size classes for *L. simplex* and *A. schirensis*, whereas in *H. diplandra* they were observed in class 1 for the early fire and in classes 3 and 4 for *A. canaliculatus* for the early and mid-season fires respectively. For the early fire, *A. schirensis* had the highest survival rate compared to other species in classes 1 and 2, while in the other classes *H. diplandra* had the highest survival rate. For the mid-season fire, tussock survival was the strongest for *L. simplex* compared to other species in class 1, for *A. canaliculatus* in classes 2 and 5, and for *A. schirensis* in classes 3 and 4. *Andropogon canaliculatus* had the highest survival of all species in all classes for the late fire. In the absence of fire, *A. canaliculatus* had the highest survival rate of all species in classes 3 and 4, *A. schirensis* in class 5 and *H. diplandra* in classes 1 and 2 (**Appendix 1**).

The strongest retrogressions were obtained for the early fire compared to the other fire treatments for *H. diplandra* and *L. simplex*, the absence of fire for *A. schirensis* and the late fire for *A. canaliculatus*. The strongest retrogression of all species was observed for *L. simplex* at the early and mid-season fires, at the late-fire for *A. canaliculatus* and at the no fire for *A. schirensis* (**Appendix 1**).

The highest growth was recorded for the mid-season fire compared to the other fire treatments for *A. canaliculatus*, the early fire for *A. schirensis* and *L. simplex* and the late fire for *H. diplandra*. *L. simplex* had the highest growth rate of all species for the early and mid-season fire treatments, whereas for the late fire the highest growth rate was observed with *H. diplandra* and for the no fire with *A. schirensis* (**Appendix 1**).

For each species, the mortality rate was higher in the class 1 than in the other classes whatever the fire treatment. These mortality rates were always higher for the late fire treatment than for the other fire treatments (**Appendix 2**) in the four grass species.

Table 5. Average number of individuals of each grass species in each fire treatment, censused by size class in 2018 in the Lamto savanna of Ivory Coast.

Fire treatments	Grass species	Tussock size classes					Total
		1	2	3	4	5	
Early fire	<i>Andropogon canaliculatus</i>	45	130	110	74	86	445
	<i>Andropogon schirensis</i>	9	31	18	15	5	78
	<i>Hyparrhenia diplandra</i>	22	101	102	53	57	335
	<i>Loudetia simplex</i>	15	78	79	12	4	188
Mid-season fire	<i>Andropogon canaliculatus</i>	126	197	176	90	110	699
	<i>Andropogon schirensis</i>	37	73	81	50	46	287
	<i>Hyparrhenia diplandra</i>	67	145	149	82	65	508
	<i>Loudetia simplex</i>	82	142	120	49	29	422
Late fire	<i>Andropogon canaliculatus</i>	82	134	90	47	28	381
	<i>Andropogon schirensis</i>	10	36	14	4	4	68
	<i>Hyparrhenia diplandra</i>	38	76	47	14	8	183
	<i>Loudetia simplex</i>	21	76	62	15	7	181
No fire	<i>Andropogon canaliculatus</i>	36	68	70	45	38	257
	<i>Andropogon schirensis</i>	8	12	10	7	11	48
	<i>Hyparrhenia diplandra</i>	24	68	65	43	40	240
	<i>Loudetia simplex</i>	1	0	0	0	0	1

5.4.2 Asymptotic growth rate (λ) of grass species in fire treatments

The mean asymptotic growth rate was slightly lower or higher than one for all species in the early, mid-season and no fire treatments while it was much smaller (0.60 for *A. schirensis*, 0.71 for *L. simplex*, 0.74 for *H. diplandra* and 0.95 for *A. canaliculatus*) in the late fire (**Table 6**). *Andropogon canaliculatus* had the highest growth rate of the four species in all fire treatments but the no fire treatment. *Andropogon schirensis* had the lowest growth rates of the four species in the late fire treatment (**Table 6**).

During the four study years, the growth rates of species varied from year to year (**Table 7**). The asymptotic growth rates of the four species were all higher than 1 or close to 1 each year for the mid-season fire while, for the early fire, almost all the asymptotic growth rates of the four species dropped below 1 in the third year. For the late fire, all asymptotic growth rates were below 1 whatever the year. Only two species (*A. canaliculatus* and *H. diplandra*) had a value of λ higher than 0.95 in the second year. For the no fire treatment, the λ of *A. schirensis* and *H. diplandra* decreased respectively from 1.07 and 1.01 in the first year to 0.7 and 0.85 in the last year.

Table 6. Asymptotic growth rates of the mean transition matrix calculated over the three monitored one-year transitions: (-) denote that there was no value for *L. simplex* in the no fire treatment because there were only few individuals of this species in this treatment.

Species	Asymptotic growth rate (λ)			
	Early fire	Mid-season fire	Late fire	No fire
<i>Andropogon canaliculatus</i>	1.15	1.04	0.95	0.92
<i>Andropogon schirensis</i>	1.02	0.99	0.60	0.95
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	0.95	1.02	0.74	0.92
<i>Loudetia simplex</i>	1	0.98	0.71	-

Table 7. Values of λ calculated for each one-year transition matrix for each species and fire treatment.

(-) denotes that there was no value for *L. simplex* in the no fire treatment because of the very low number of individuals of this species in this treatment. λ_1 , λ_2 and λ_3 are the asymptotic growth rates calculated respectively for the 2015-2016, 2016-2017 and 2017-2018 transitions.

Species	Early fire			Mid-season fire			Late fire			No fire		
	λ_1	λ_2	λ_3	λ_1	λ_2	λ_3	λ_1	λ_2	λ_3	λ_1	λ_2	λ_3
<i>Andropogon canaliculatus</i>	1.08	1.38	0.88	1.21	1.07	0.97	0.94	0.98	0.77	1.05	0.88	1.04
<i>Andropogon schirensis</i>	1.08	1.16	0.82	1.04	0.96	1.15	0.59	0.71	0.40	1.07	0.79	0.7
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	1.06	0.95	0.88	1.13	1	1.05	0.65	0.98	0.53	1.01	0.98	0.85
<i>Loudetia simplex</i>	1.04	1.09	0.99	1.18	0.99	0.90	0.88	0.91	0.36	-	-	-

5.4.3 Sensitivity analysis

The sensitivity of the λ of *A. canaliculatus* (**Figure 33**) was the highest for the growth of individuals from size class 1 to the size class 5 ($G_{5,1}$) in the early fire and from the class 1 to the class 3 ($G_{3,1}$) in the late fire treatment. For the mid-season and the no fire treatments, the sensitivity of the λ of *A. canaliculatus* was the highest for the retrogression from the size class 3 to the size class 2 ($R_{2,3}$) and from the class 4 to the class 3 ($R_{3,4}$). In the mid-season fire the λ of *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* (**Figure 34**) were respectively the highest for the retrogression from the class 5 to the class 3 ($R_{3,5}$), from the class 4 to the class 3 ($R_{3,4}$) and the growth of individuals from the class 1 to the class 2 ($G_{2,1}$).

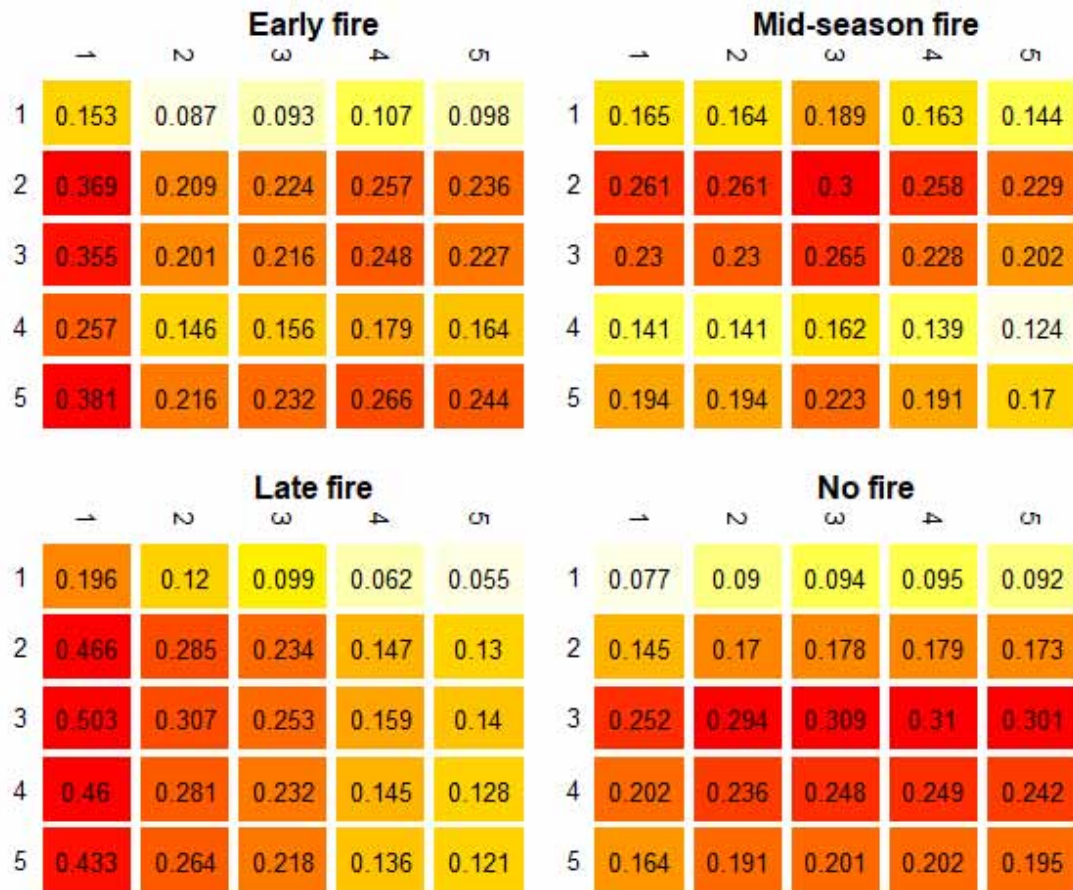


Figure 33. Sensitivity matrices for the five size classes average matrix models of *A. canaliculatus* for the four fire treatments. The redder the color the higher the value.

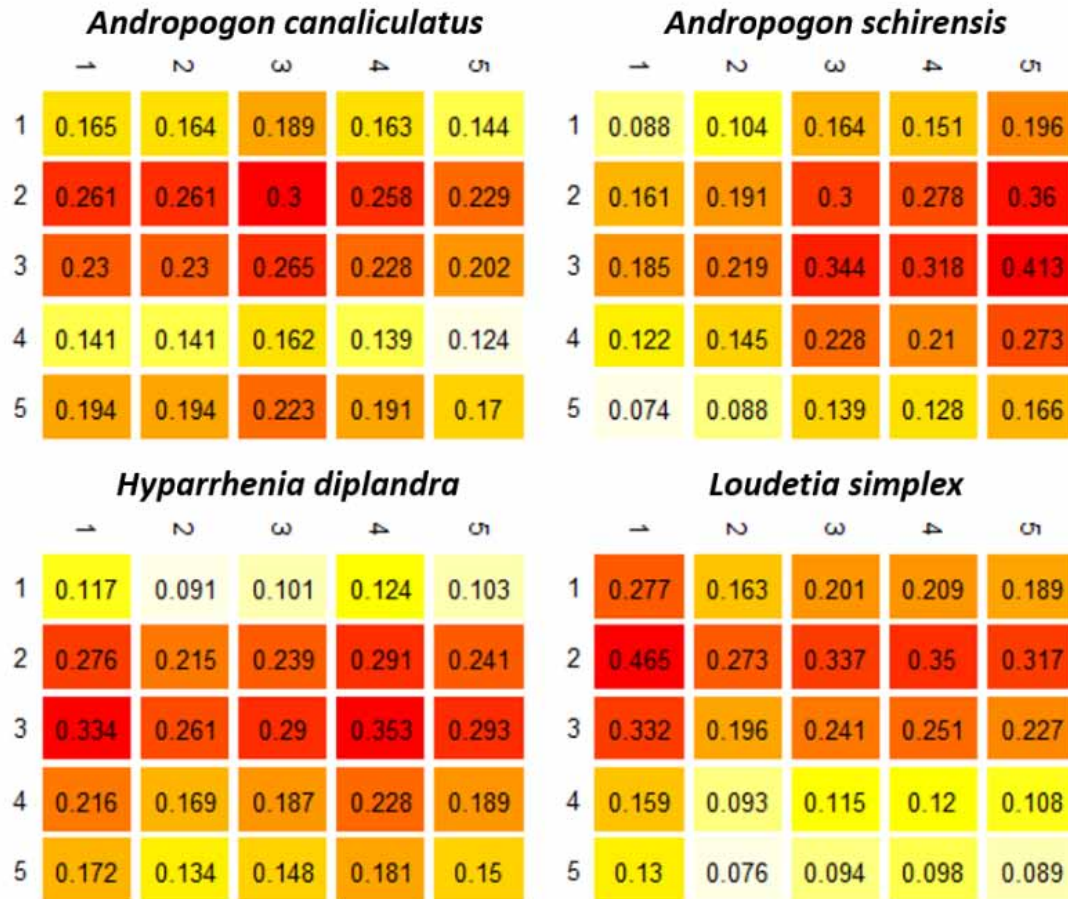


Figure 34. Sensitivity matrices for the five size classes mean matrix models of the four species in the mid-season fire treatments. The redder the color the higher the sensitivity.

5.4.4 Elasticity analysis

The elasticity of the λ of *A. canaliculatus* for all the fire treatments and the elasticity of all species for the mid-season fires were higher for the survival rates than for the growth and retrogression rates (**Figure 35 and 36**). The highest elasticities of *A. canaliculatus* were observed for survival in class 5 (early fire), in class 3 (mid-season and no fire) and in class 2 (late fire). For the mid-season fire, the highest elasticities were observed for survival in class 1 for *L. simplex* and in class 3 for *A. canaliculatus*, *A. schirensis* and *H. diplandra* (**Figure 36**).

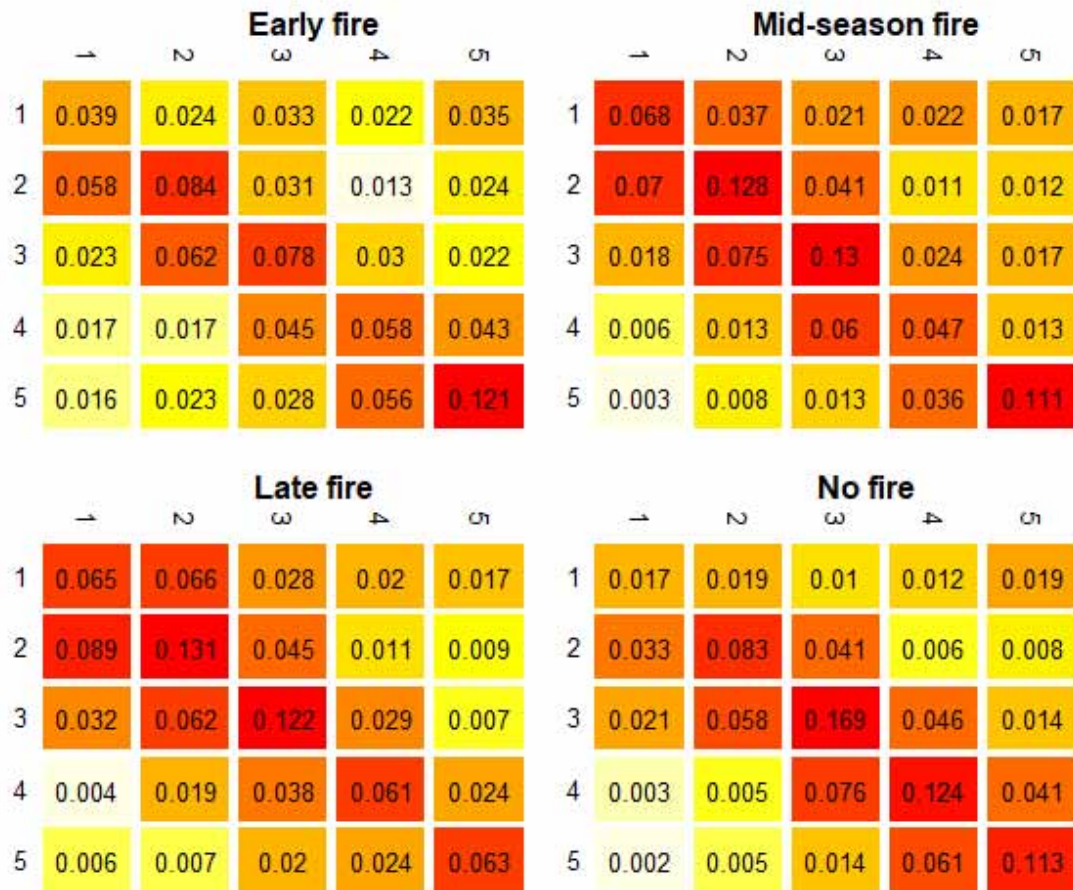


Figure 35. Elasticity matrices for the mean matrix models of *A. canaliculatus* for the four fire treatments. The redder the color the higher the elasticity.

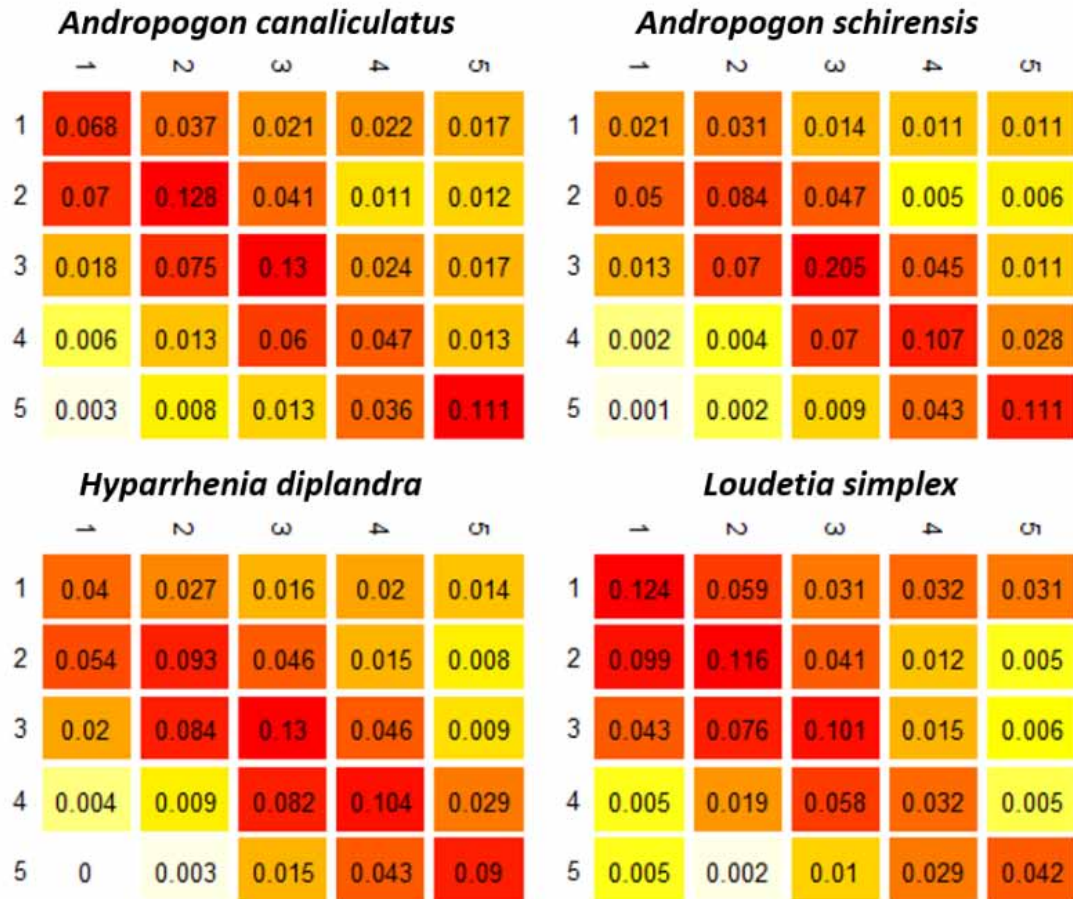


Figure 36. Elasticity matrices for the average matrix models of the four species for the mid-season fire treatments. The redder the color the higher the elasticity.

5.4.5 Stable size distribution analysis

For all species and all fire treatments, the observed size distribution was different from the predicted size distribution. In the classes (2) and (3), the observed proportions were higher than the predicted proportions whatever the species and the fire treatments (**Figure 37 and 38**). The predicted proportions of individuals in classes (1) and (5) were higher for *H. diplandra* and *L. simplex* in the mid-season fire than *A. canaliculatus* and *A. schirensis* which had almost equal predicted and observed proportions.

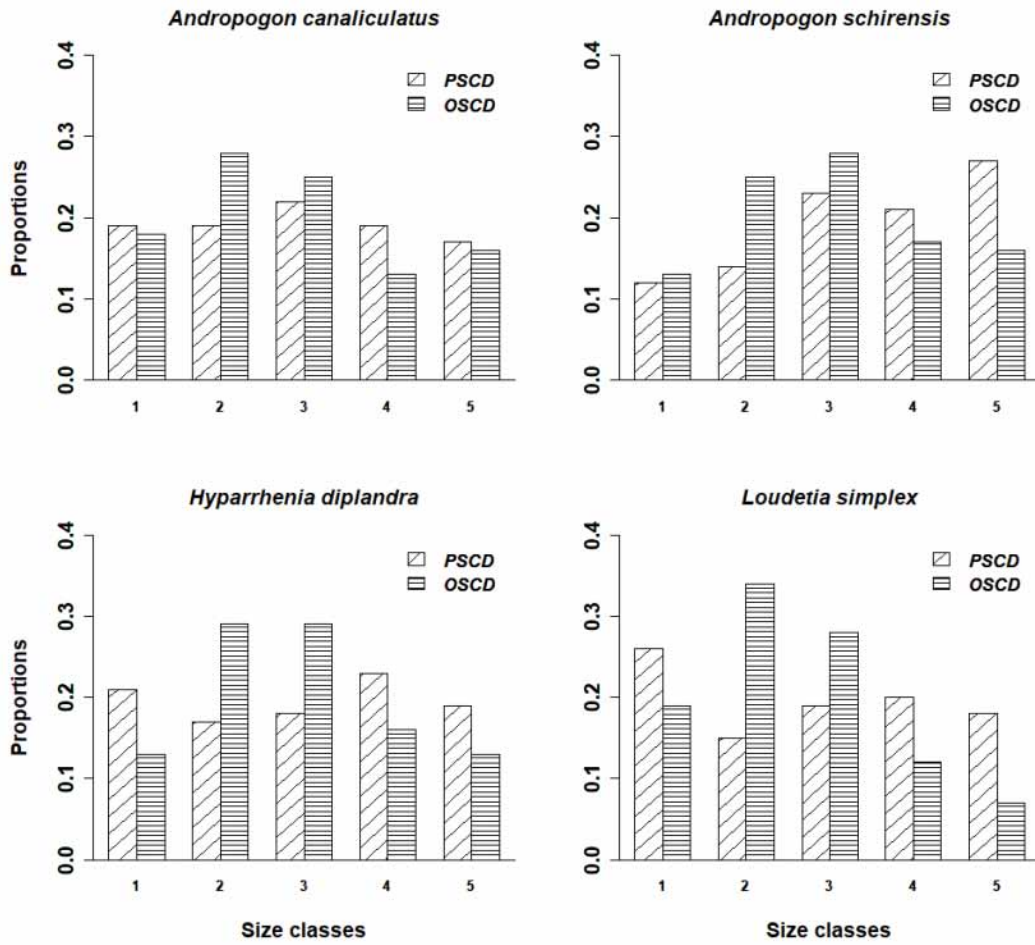


Figure 37. Comparison of predicted size class distribution (PSCD) and observed size class distribution (OSCD) of all species for the mid-season fire treatment. The predicted size distributions were calculated using the mean matrices calculated over the three one-year transitions.

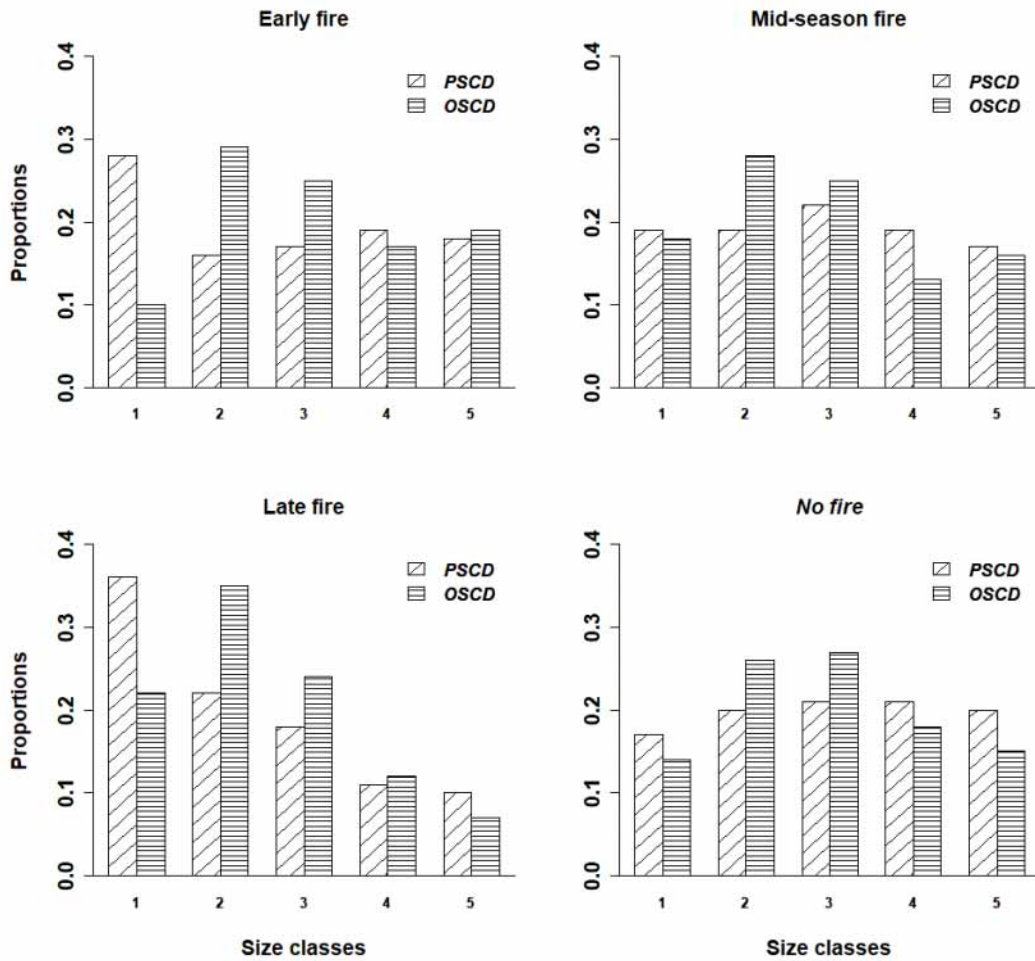


Figure 38. Comparison of predicted size class distribution (PSCD) and observed size class distribution (OSCD) of *A. canaliculatus* for all fire treatments. The predicted size distributions were calculated using the mean matrices calculated over the three one-year transitions.

5.4.6 Mean age in size classes

The mean age of *A. canaliculatus* ranged from 31-87 years in class 1 to 43-126 years in class 5 (Table 8). The smallest ages (31-43 years) of this species were recorded for the late fire. For *H. diplandra*, the mean age of individuals was the highest in the early fire (87-101 years). In the other fire treatments, the age of this species was between 30 and 48 years in the mid-season fire, 25 and 32 years in the late fire and 36 and 55 years in the no fire treatment. *Loudetia simplex* had the lowest mean age in class 1 in the early fire and reached 33 years in Class 5 with the mid-season fire. *Andropogon schirensis* had the highest average ages (71-93 years) in the mid-season fire. Overall, *A. canaliculatus* tussocks are older than *H. diplandra* tussock for all fire treatments but the early fire for which they had the same age. *H. diplandra*

had higher ages than *A. schirensis* for the early fire but it was the reverse for the mid-season fire. *Loudetia simplex* tended to have the lowest ages whatever the fire treatment. When it was possible to calculate mean ages, they were lower for the late-fire than for the other fire treatments. Overall, the age of all the grass tussocks over the four study years was between 15 years and 126 years and varied greatly the size classes from year to year between (**Appendix 3**).

Table 8: Mean age in each tussock size class for the four grass species and four fire treatments. Data were sometime not available (-) when there were too few individuals for a combination of treatments (*L. simplex* on the no fire plots) or because fecundities were null. Calculations are based on the average matrix calculated over the three monitored one-year transitions.

Fire regimes	Size classes	Species			
		<i>Andropogon canaliculatus</i>	<i>Andropogon schirensis</i>	<i>Hyparrhenia diplandra</i>	<i>Loudetia simplex</i>
Early fire	1	87	18	87	15
	2	98	34	98	29
	3	100	35	100	31
	4	101	35	102	32
	5	101	57	103	32
Mid-season fire	1	61	71	30	26
	2	70	86	42	31
	3	72	90	44	31
	4	73	92	46	32
	5	75	93	48	33
Late fire	1	31	-	25	-
	2	38	-	29	-
	3	40	-	30	-
	4	42	-	32	-
	5	43	-	32	-
No fire	1	54	-	36	-
	2	109	-	49	-
	3	120	-	52	-
	4	124	-	55	-
	5	126	-	55	-

5.5 Discussion

Overall, our results confirm the four hypotheses stated in the introduction. (1) The four grass species had slightly different demography. (2) The fire regimes had different impacts on the demography of the four grass species. (3) The four grass species responded differently to

the fire regimes. (4) There were noticeable year to year variations in the demography of the four species.

5.5.1 Demographic differences between grass species

Some similarities were observed between grass species: each species average transition matrix contained both retrogression and growth between classes, fragmentation (i.e. clonal reproduction) and production of new tussocks through seeds meaning that the four species have comparable life-cycles. Other species of perennial grasses in Africa, studied by O'Connor (1993) in South Africa, showed similar life cycles. The highest survival rate was obtained in class 5 (circumference > 50 cm) for each species showing that grass individuals would stay longer in this size class than in the others. This could be explained by the fact that large individuals are more competitive for resources and accumulating reserves for their development.

However grass species had also some differences in their survival, growth and retrogression: *A. schirensis* in class 1 and *L. simplex* in the classes 3 and 4 had higher growth than survival and retrogression while the survival rate of *A. canaliculatus* and *H. diplandra* were always higher than their growth and retrogression. This means that the individuals of *A. schirensis* and *L. simplex* spend less time in these size classes by quickly growing.

For *A. canaliculatus* and *H. diplandra*, $\lambda > 1$ while $\lambda < 1$ but very close to 1 for *A. schirensis* and *L. simplex*. These values of λ for *H. Diplandra* confirm the one found by Garnier & Dajoz (2001) for this same species at Lamto. This suggests that the population of *A. canaliculatus* and *H. diplandra* were growing while these of *A. schirensis* and *L. simplex* were declining. This could be explained by the highest mortalities found for *A. schirensis* (33%) and *L. simplex* (38%) in comparison to the mortality rates of *A. canaliculatus* (29%) and *H. diplandra* (29%). But the fact that λ of *A. schirensis* and *L. simplex* were very close to 1 ($\lambda = 0.99$ and $\lambda = 0.98$ respectively) could allow concluding that the population of these species were close to their demographic equilibrium.

The λ of *A. canaliculatus* was more sensitive to variations in the retrogression from the size class 3 to the size class 2 while the asymptotic growth rates of *A. schirensis*, *H. diplandra* and *L. simplex* were more sensitive respectively to retrogression from the class 5 to the class 3, from the class 4 to the class 3 and the growth of individuals from the class 1 to the class 2.

This shows that the four species are different in their sensitivity to their demographic parameters.

The highest elasticities of λ were observed for survival rates in all species to the detriment of the elasticities for growth and retrogression rates and elasticities to fecundities were very small. This is in agreement with the general pattern found by Caswell (2001) and Matos & Matos (1998). The highest elasticities were observed for survival in class 1 for *L. simplex* and in class 3 for *A. canaliculatus*, *A. schirensis* and *H. diplandra* (**Figure 36**). This shows that the elasticity of λ also differed between species. This suggests that survival in class 1 was the most limiting demographic parameter for *L. simplex* while survival in class 3 was the most limiting parameter for the other species. O'Connor (1993) obtained the same kind of differences in patterns of elasticity matrices comparing several grass species in South Africa.

The species with the oldest individuals was *A. schirensis* which however had a λ of 0.99 while *A. canaliculatus* and *H. diplandra* with higher values of λ live less longer and *L. simplex* did not live long despite it had nearly the same value of λ . This means that grass species also differed by their age and each species had its own longevity. In addition, *A. schirensis* was the species that had the lowest tussock densities among the four species.

5.5.2 General effect of fire regimes on the demography of the four grass species

The population of each species was very close to its equilibrium in the mid-season fire plots, as shown by the growth rate values, while other fire regime tended to lead to lower growth rates, which suggests that the grass species are better adapted to this fire regime and that corresponds to the more frequent fire regime in this climatic area (Lamotte 1981). The Late fire had the worst effect on the four grass species in comparison to the other fire treatments. Although all fire treatments showed higher survival rates than retrogression and growth, the survival rates remained lower for the late fire than for the other fire treatments, showing the high mortality caused by this fire treatment. For the late fire, the survival rate was higher in the size class 2 instead of the class 5 as for the other fire treatments. This indicated that this fire treatment reduces survival in a particular severe way for large tussocks. This would explain why the late fire leads to a stable class distribution with more individuals in the class 1 than in the class 5, whereas for the other treatments stable class distribution showed an approximately even distribution of individuals in circumference classes at least from the class 2 to the class 4. This results in the lower values of λ and mean age in size

classes obtained for the late fire treatment. With $0.6 < \lambda < 0.95$, the late fire induces a rapid decline of the four grass species.

The four species of tussock perennial grasses were progressively replaced by annual species mostly of the Fabaceae tribe and by *Imperata cylindrica* (a geophyte Poaceae that does not form tussocks) as we could see in field after 5 years of implementation (**Figure 39**).

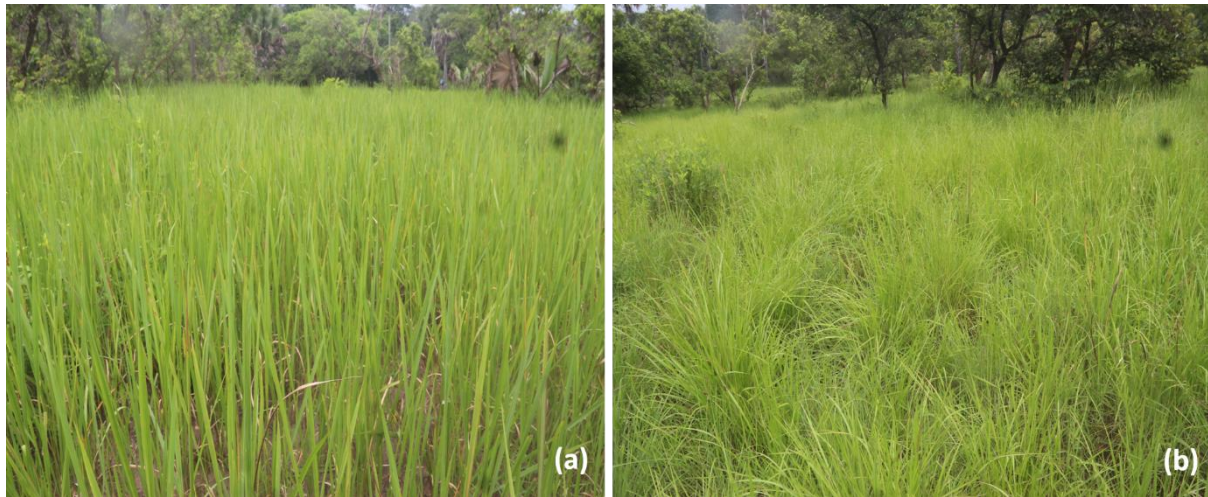


Figure 39. Difference between plots subject to the late fire (a) and those subjected to the mid-season fire (b). The two images were taken on the same date in June 2018 after 5 years of experimentation (Photo© Koffi Kouamé Fulgence)

The no fire treatment also reduced the size of the population of the four species as shown by values of λ between 0.92 and 0.95. This result is opposed to those of Garnier and Dajoz (2001) who found that the population of *H. diplandra* grew more rapidly on the no fire than on burned plots. This can be explained by the adaptation of the savanna grasses to fire (Keeley et al. 2011). In the no fire treatment the density of grass tussocks starts to decrease. This could be caused by the accumulation of unburned biomass (Williams et al. 1998) that would prevent the recruitment of new individuals (Silva & Castro 1989; Facelli & Pickett 1991). For this no fire treatment, sensitivity analysis showed a high vulnerability of the grass population to retrogression from class 4 to class 3. This suggests that maintaining the grass species in the savanna without burning should be based on the good management of this demographic transition.

The early and mid-season fires had slightly different demographic effects. Although these two fire treatments showed the highest λ values the grass populations were more

sensitive to changes in their survival rate in class 3 for the mi-season fire when for the early fire the higher sensitivity was observed for the growth of individuals from the class 1 to the class 5. The grass tussocks of the four species lived longer for the early fire than for the mid-season fire. This could in turn be explained by the difference in the severity of this fire regime. Indeed, the early fire is less severe than the mid-season fire so it could allow lower mortality rates and higher growth rates (Williams et al. 2003; Russell-Smith & Edwards 2006).

5.5.3 Differences in the responses of grass species to the fire treatments

Andropogon canaliculatus and *A. schirensis* populations grew much faster in early fire than in mid-season fire, which is linked to the fact that early fire induced lower mortality and higher growth rates ((Abbadie et al. 2006); **see chapter 2**). These effects are likely linked to the low intensity of early fires (N'Dri et al. 2018) that is in turn due to the fact that early during the dry season, grass biomass is not fully dried. These two species seem to be favored by low intensity fire treatments. *Loudetia simplex* could not live in savanna without fire.

The longevity of individuals seems to be independent of the value of λ . For example, *A. canaliculatus* live longer on no fire plots despite the sharp decrease in the growth rate ($\lambda = 0.92$). This species together with *H. diplandra* had about the same longevity and live longer in the early fire plots than the other species. These two species form large tussocks (**see chapter 2**) and the early fire less intense, cannot remove especially that at the time of burning, the biomass produced by these tussocks is still quite fresh so hardly combustible. The higher survival rates observed for early fire in these two species in class 5 may explain this longevity. *Andropogon canaliculatus* and *H. diplandra* have lower longevity for the late fire than for the other fire treatments. This is probably due to the high mortality, and high fragmentation rates in this fire treatments (**See chapter 4**) likely due to the high severity of this fire treatment (Sawadogo et al. 2002).

5.5.4 Inter-annual variability of grass demography

Overall, the demography of the four species varied annually as shown by the variability in lambda values within each combination of species and fire treatment (**Appendix 3**). In the first year of study, the population of all species grew exponentially for all treatments except the late fire for which $\lambda < 1$ for each species. In the following years the asymptotic growth rate of some species declined and dropped below 1. However, there was no general

trend for a decrease in lambda values of the four species in the four fire treatments over the three documented one-year transitions. The reasons for this variability have to be determined. The variability in the asymptotic growth rate values is of course linked to the inter-annual variability in demographic parameters. For example the variations in the values of the asymptotic growth rate of *A. canaliculatus* for the mid-season fire each year were linked to the decrease of the annual fragmentation rate in the last year in comparison of the two first years (38%, 42% and 6% respectively in the first, the second and the third demographic transitions). Such a variability in demographic parameters is not uncommon in plants (O'Connor 1993; Horvitz & Schemske 1995; Valverde & Silvertown 1998; Guardia et al. 2000). Here, such a variability maybe due to the variability in fire severity existing within fire treatment. In turn, this variability may be due the variability in climate conditions at the moment of fire. For example, rains just before fire tend to decrease fire severity because humid biomass burns less well than dry biomass. Alternatively, climate could directly cause inter-annual variability in demographic parameters, because for example, the total amount of rain since the beginning of the rainy season, the length of the dry season and the temporal distribution of rains might indeed influence the ability of grass tussocks to resume their growth during the rainy season. This could be tested using new statistical models using fire intensity (that has been measured each year in each plot) and meteorological data (that is recorded in Lamto).

The mean age of tussocks also differed from year to year. For the early fire and the mid-season fire, for example, the mean age was higher in 2018 than in 2016 and 2017. This high sensitivity of age estimations is linked to the underlying variability in demographic parameters (see above) and probably to the high sensitivity of ages to these demographic parameter that is likely increased here by tussock fragmentation, which allows tussocks to go through several cycles of growth (from class 1 to class 5) and fragmentation into smaller tussocks before dying.

Conclusion

This study shows that in Lamto savanna, grass species have different demographics, that fire regimes impact these demographics and that grass species respond differently to these fire regimes. The late fire always causes the decline of the populations of these species while the early fire and the mid-season fire seem to be much more favorable. The no-fire treatment

cannot be used to maintain savanna grass diversity because some species such as *L. simplex* are strongly disfavored by this fire regime. This demographic study on perennial grasses should continue by monitoring the grass populations for a few more years to confirm or refute these trends. This could allow better analyzing the causes of the inter-annual variability in grass demography. This could also help gathering enough data to parameterize the same type of matrix models for the five grass species that are less abundant (*Andropogon ascinodis*, *Brachiaria brachylopha*, *Hyparrhenia smithiana*, *Schizachyrium platyphyllum* and *Sorghastrum bipennatum*). In addition, other techniques such as the Life Table Response Experiment (LTRE) should be used to better exploit the matrix models. LTRE would allow determining the differences in demographic parameters that best explain differences in asymptotic growth rates between grass species and fire treatments. All the information collected on the demography of perennial grass species could then be used to determine mechanisms of coexistence (Chesson 1985; Barot & Gignoux 2004) between savanna grass species. For example, coexistence should be favored if inter-annual increases and decreases in asymptotic growth rates are not synchronized between species. Monitoring the populations for more years would also allow better assessing the stability of the coexistence.

Acknowledgments

This publication was made possible thanks to the PhD grant provided by the Direction of Research and Training in the South of the Institute of Research for Development (IRD-DPF) to the first author. This study was conducted within the project “Integrated and Sustainable Management of Savannah Ecosystems” financed by IRD within the “Young Associated Team” program (JEA-GIDES) and was helped by the French national program EC2COMicrobiEn 2014 (project: Impact de la diversité des Graminées et ligneux de savane sur la diversité microbienne et le fonctionnement des sols). We thank Yéo Kolo, the Director of the Lamto station, for allowing us to work in Lamto. We thank all students (particularly Tionhonkélé Drissa Soro, Koffi Prospère Kpangba, Konan Louis N’Guessan, Akissi Evelyne Kouakou, Koffi Sylvain Yoboué and Aka Jean-Noël Kpré) who helped a lot during data collection.

Literature cited

- ABBADIE, L., GIGNOUX, J., LEPAGE, M. & ROUX, X. L. 2006. Environmental constraints on living organisms. Pp. 45–61 in Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X. L. & Lepage, M. (eds.). *Lamto*. Springer, New York.
- ANDERSEN, A. N., COOK, G. D. & WILLIAMS, R. J. 2003. Synthesis: fire ecology and adaptive conservation management. Pp. 153–164 in Andersen, A. N., Cook, G. D. & Williams, R. J. (eds.). *Fire in Tropical Savannas*. Springer, New York.
- BAKKER, V. J. & DOAK, D. F. 2009. Population viability management: ecological standards to guide adaptive management for rare species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:158–165.
- BAROT, S. & GIGNOUX, J. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106:185–192.
- BAROT, S., GIGNOUX, J. & LEGENDRE, S. 2002. Stage-structured matrix models and age estimates. *Oikos* 96:56–61.
- BIERZYCHUDEK, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52:335–351.
- BRYN, R., JACQUEMYN, H. & DE BLUST, G. 2005. Fire increases aboveground biomass, seed production and recruitment success of *Molinia caerulea* in dry heathland. *Acta Oecologica* 28:299–305.
- CASE, M. F. & STAVEN, A. C. 2017. Fire prevents woody encroachment only at higher-than-historical frequencies in a South African savanna. *Journal of Applied Ecology* 54:955–962.
- CASWELL, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 328 pp.
- CASWELL, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates. 770 pp.

- CHESSON, P. L. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology* 28:263–287.
- COCHRAN, M. E. & ELLNER, S. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecological Monographs* 62:345–364.
- CRONE, E. E., MENGES, E. S., ELLIS, M. M., BELL, T., BIERZYCHUDEK, P., EHRLÉN, J., KAYE, T. N., KNIGHT, T. M., LESICA, P., MORRIS, W. F., OOSTERMEIJER, G., QUINTANA-ASCENCIO, P. F., STANLEY, A., TICKTIN, T., VALVERDE, T. & WILLIAMS, J. L. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14:1–8.
- CROUSE, D. T., CROWDER, L. B. & CASWELL, H. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68:1412–1423.
- DE KROON, H., PLAISIER, A., VAN GROENENDAEL, J. & CASWELL, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427–1431.
- EKBLÖM, A. & GILLSON, L. 2010. Fire history and fire ecology of Northern Kruger (KNP) and Limpopo National Park (PNL), Southern Africa. *The Holocene* 20:1063–1077.
- FACELLI, J. M. & PICKETT, S. T. A. 1991. Plant Litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72:1024–1031.
- FLORY, S. L., BAUER, J., PHILLIPS, R. P. & CLAY, K. 2017. Effects of a non-native grass invasion decline over time. *Journal of Ecology* 105:1475–1484.
- GARNIER, L. K. M. & DAJOZ, I. 2001. The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas, *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology* 89:200–208.
- GIGNOUX, J., LAHOREAU, G., JULLIARD, R. & BAROT, S. 2009. Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology* 97:484–495.

- GUARDIA, R., RAVENTOS, J. & CASWELL, H. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* 88:950–963.
- HARVELL, C. D., CASWELL, H. & SIMPSON, P. 1990. Density effects in a colonial monoculture: experimental studies with a marine bryozoan (*Membranipora membranacea* L.). *Oecologia* 82:227–237.
- HORVITZ, C. C. & SCHEMSKE, D. W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65:155–192.
- HUENNEKE, L. F. & MARKS, P. L. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp. *rugosa*: Transition Matrix Models. *Ecology* 68:1234–1242.
- HUGHES, T. P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *American Naturalist*:778–795.
- HUGHES, T. P. & JACKSON, J. B. C. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science, New Series* 209:713–715.
- KEELEY, J. E., PAUSAS, J. G., RUNDEL, P. W., BOND, W. J. & BRADSTOCK, R. A. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16:406–411.
- KOFFI, K. F., N'DRI, A. B., LATA, J.-C., KONATÉ, S., SRIKANTHASAMY, T., KONAN, M. & BAROT, S. 2018. Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*:1–7.
- LAMOTTE, M. 1981. Structure et fonctionnement des écosystèmes de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Pp. 529–580 *Ecosystèmes pâturés tropicaux*. UNESCO, Paris:
- LAMOTTE, M. & TIREFORD, J. L. 1988. Le climat de savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest Africain. Travaux des chercheurs de Lamto, Côte d'Ivoire (Abidjan). 146 pp.

- MATOS, M. B. DE & MATOS, D. M. S. 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology* 86:706–708.
- MENAUT, J.-C. & ABBADIE, L. 2006. Vegetation. Pp. 63–74 in Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X. L. & Lepage, M. (eds.). *Lamto*. Springer, New York.
- MENGES, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 15:51–56.
- MORRIS, W. F., BLOCH, P. L., HUDGENS, B. R., MOYLE, L. C. & STINCHCOMBE, J. R. 2002. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements. *Ecological Applications* 12:708–712.
- N'DRI, A. B., SORO, T. D., GIGNOUX, J., DOSSO, K., KONÉ, M., N'DRI, J. K., KONÉ, N. A. & BAROT, S. 2018. Season affects fire behavior in annually burned humid savanna of West Africa. *Fire Ecology* 14:1–11.
- O'CONNOR, T. G. 1993. The influence of rainfall and grazing on the demography of some African savanna grasses: a matrix modelling approach. *The Journal of Applied Ecology* 30:119.
- OLIVA, G., COLLANTES, M. & HUMANO, G. 2005. Demography of grazed tussock grass populations in Patagonia. *Rangeland Ecology & Management* 58:466–473.
- RUSSELL-SMITH, J. & EDWARDS, A. C. 2006. Seasonality and fire severity in savanna landscapes of monsoonal northern Australia. *International Journal of Wildland Fire* 15:541.
- SALGUERO-GÓMEZ, R. & PLOTKIN, J. B. 2010. Matrix dimensions bias demographic inferences: implications for comparative plant demography. *The American Naturalist* 176:710–722.
- SANKARAN, M., HANAN, N. P., SCHOLE, R. J., RATNAM, J., AUGUSTINE, D. J., CADE, B. S., GIGNOUX, J., HIGGINS, S. I., LE ROUX, X., LUDWIG, F., ARDO, J., BANYIKWA, F., BRONN, A., BUCINI, G., CAYLOR, K. K., COUGHENOUR, M. B., DIOUF, A., EKAYA, W., FERAL, C. J., FEBRUARY, E. C., FROST, P. G. H., HIERNAUX, P., HRABAR, H., METZGER, K. L., PRINS, H. H. T.,

- RINGROSE, S., SEA, W., TEWS, J., WORDEN, J. & ZAMBATIS, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438:846–849.
- SAWADOGO, L., NYGÅRD, R. & PALLO, F. 2002. Effects of livestock and prescribed fire on coppice growth after selective cutting of Sudanian savannah in Burkina Faso. *Annals of Forest Science*:185–195.
- SCHEMSKE, D. W., HUSBAND, B. C., RUCKELSHAUS, M. H., GOODWILLIE, C., PARKER, I. M. & BISHOP, J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75:584–606.
- SCHLEUNING, M. & MATTHIES, D. 2009. Habitat change and plant demography: assessing the extinction risk of a formerly common grassland perennial. *Conservation Biology* 23:174–183.
- SHEA, R. W., SHEA, B. W., KAUFFMAN, J. B., WARD, D. E., HASKINS, C. I. & SCHOLE, M. C. 1996. Fuel biomass and combustion factors associated with fires in savanna ecosystems of South Africa and Zambia. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 101:23551–23568.
- SILVA, J. F. & CASTRO, F. 1989. Fire, growth and survivorship in a neotropical savanna grass *Andropogon semiberbis* in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 5:387–400.
- SILVA, J. F., RAVENTOS, J., CASWELL, H. & TREVISAN, M. C. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *The Journal of Ecology* 79:345.
- SILVERTOWN, J., FRANCO, M. & PEREZ-ISHIWARA, R. 2001. Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research* 3:393–412.
- SILVERTOWN, J., FRANCO, M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *The Journal of Ecology* 81:465.
- SIMPSON, K. J., RIPLEY, B. S., CHRISTIN, P.-A., BELCHER, C. M., LEHMANN, C. E. R., THOMAS, G. H. & OSBORNE, C. P. 2016. Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology* 104:138–148.

- SMIT, I. P. J., ASNER, G. P., GOVENDER, N., VAUGHN, N. R. & VAN WILGEN, B. W. 2016. An examination of the potential efficacy of high-intensity fires for reversing woody encroachment in savannas. *Journal of Applied Ecology* 53:1623–1633.
- STEVENS, N., LEHMANN, C. E. R., MURPHY, B. P. & DURIGAN, G. 2017. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology* 23:235–244.
- VALVERDE, T. & SILVERTOWN, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86:545–562.
- VAN GROENENDAEL, J., DE KROON, H. & CASWELL, H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3:264–269.
- WILLIAMS, R. J., GILL, A. M. & MOORE, P. H. R. 1998. Seasonal changes in fire behaviour in a tropical savanna in Northern Australia. *International Journal of Wildland Fire* 8:227–239.
- WILLIAMS, R. J., MÜLLER, W. J., WAHREN, C.-H., SETTERFIELD, S. A. & CUSACK, J. 2003. Vegetation. Pp. 79–106 in Andersen, A. N., Cook, G. D. & Williams, R. J. (eds.). *Fire in Tropical Savannas*. Springer, New York.

Appendix 1. Average one-year transition matrix estimated for each species in each fire treatment as the average of the three one-year transition matrices (2015-2016, 2016-2017,2017-2018). The species are *Andropogon canaliculatus* (AC), *Andropogon schirensis* (AS), *Hyparrhenia diplandra* (HD) and *Loudetia simplex* (LS). Data were sometime not available (-) when there were too few individuals for a combination of treatments or when there were no individual in a given size class.

Species	Size classes	Early fire					Mid-season fire					Late fire					No fire				
		1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
AC	1	0.293	0.315	0.410	0.242	0.409	0.434	0.233	0.118	0.139	0.121	0.317	0.522	0.269	0.306	0.304	0.205	0.192	0.096	0.117	0.197
	2	0.181	0.461	0.160	0.056	0.115	0.279	0.513	0.142	0.043	0.055	0.181	0.438	0.181	0.074	0.068	0.209	0.451	0.212	0.030	0.041
	3	0.076	0.357	0.415	0.140	0.111	0.082	0.342	0.514	0.112	0.089	0.061	0.193	0.461	0.173	0.049	0.079	0.184	0.506	0.138	0.043
	4	0.074	0.131	0.334	0.371	0.302	0.042	0.097	0.388	0.353	0.113	0.008	0.064	0.155	0.400	0.176	0.014	0.021	0.282	0.462	0.157
	5	0.048	0.120	0.141	0.244	0.569	0.016	0.043	0.059	0.196	0.681	0.014	0.025	0.089	0.168	0.497	0.014	0.022	0.065	0.280	0.537
AS	1	0.414	0.222	0.170	0.446	0.305	0.242	0.295	0.086	0.073	0.054	0.194	0.325	0.067	0.121	0.069	0.224	0.404	0.498	0.310	0.512
	2	0.123	0.555	0.143	0.100	-	0.309	0.439	0.156	0.017	0.016	0.056	0.390	0.121	0.022	0.033	0.206	0.402	0.171	0.055	0.037
	3	0.087	0.384	0.421	0.206	0.017	0.070	0.320	0.595	0.141	0.027	0.044	0.332	0.117	0.061	0.060	0.067	0.215	0.373	0.067	0.060
	4	0.022	0.138	0.184	0.457	0.044	0.020	0.026	0.305	0.507	0.102	-	-	0.277	0.177	0.083	0.095	0.041	0.426	0.220	0.175
	5	-	-	0.181	0.432	0.520	0.017	0.028	0.063	0.335	0.666	-	-	-	0.250	0.190	-	-	0.023	0.192	0.628
HD	1	0.204	0.391	0.182	0.089	0.062	0.349	0.304	0.157	0.168	0.145	0.247	0.278	0.223	0.046	0.156	0.283	0.306	0.096	0.098	0.167
	2	0.133	0.495	0.145	0.049	0.025	0.200	0.441	0.199	0.052	0.034	0.174	0.305	0.151	0.047	0.036	0.149	0.458	0.048	0.216	0.025
	3	0.038	0.277	0.520	0.068	0.081	0.060	0.332	0.461	0.134	0.033	0.109	0.242	0.254	0.048	0.026	0.046	0.286	0.434	0.167	0.055
	4	0.011	0.158	0.358	0.473	0.174	0.019	0.052	0.453	0.469	0.156	0.016	0.174	0.265	0.103	0.097	0.020	0.066	0.305	0.348	0.201
	5	0.027	0.029	0.062	0.172	0.638	-	0.021	0.105	0.242	0.612	0.166	-	-	0.515	0.015	-	0.040	0.102	0.210	0.473
LS	1	0.219	0.577	0.240	0.081	0.039	0.444	0.357	0.152	0.152	0.162	0.159	0.278	0.236	0.137	0.134	-	-	-	-	-
	2	0.176	0.525	0.254	0.014	0.003	0.210	0.421	0.120	0.035	0.016	0.135	0.332	0.239	0.038	0.026	-	-	-	-	-
	3	0.061	0.349	0.506	0.064	-	0.129	0.387	0.413	0.058	0.027	0.067	0.238	0.317	0.082	0.020	-	-	-	-	-
	4	0.037	0.077	0.545	0.305	0.147	0.033	0.205	0.501	0.263	0.044	0.041	0.056	0.241	0.099	0.112	-	-	-	-	-
	5	-	-	0.455	0.216	0.300	0.041	0.032	0.110	0.291	0.464	-	-	0.083	0.166	0.083	-	-	-	-	-

Appendix 2. Mean mortality rates calculated over the three studied one-year transitions of the grass species in each size classes according to the fire treatments. The species are *Andropogon canaliculatus* (AC), *Andropogon schirensis* (AS), *Hyparrhenia diplandra* (HD) and *Loudetia simplex* (LS). Data were sometime not available (-) when there were too few individuals for a combination of treatments or when there were no individual in a given size class.

	Early fire					Mid-season fire					Late fire					No fire				
Size classes	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
AC	0.192	0.110	0.070	0.039	0.012	0.182	0.055	0.033	0.019	0.006	0.337	0.204	0.092	0.029	0.010	0.435	0.217	0.110	0.022	0.061
AS	0.266	0.107	0.042	0.022	-	0.213	0.076	0.034	0.007	-	0.607	0.411	0.423	0.278	-	0.279	0.183	0.178	0.133	0.098
HD	0.232	0.107	0.060	0.026	0.025	0.125	0.097	0.053	0.004	0.015	0.409	0.412	0.283	0.218	0.106	0.301	0.150	0.071	0.071	0.029
LS	0.036	0.039	0.013	0.063	-	0.157	0.076	0.055	0.050	0.050	0.459	0.353	0.188	0.220	0.250	-	-	-	-	-

Appendix 3. Mean age in each tussock size class estimated for each combination of grass species and fire treatment using the average transition matrix calculated using the three on-year transition matrices parameterized for 2015-2016, 2016-2017 and 2017-2018. Data were sometime not available (-) when there were too few individuals for a combination of treatments (*L. simplex* on the no fire plots) or because the fecundities matrix were null.

Species	Circ. classes	Early fire			Mid-season fire			Late fire			No fire		
		2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017	2018	2016	2017	2018
<i>Andropogon canaliculatus</i>	1	103	53	105	4	40	138	49	12	-	25	11	126
	2	123	56	116	10	44	156	58	17	-	41	15	270
	3	125	56	118	14	45	158	60	19	-	43	16	301
	4	127	56	119	15	46	158	61	22	-	45	19	308
	5	126	57	120	17	47	161	62	23	-	49	19	309
<i>Andropogon schirensis</i>	1	3	5	46	4	94	116	-	54	-	5	-	-
	2	11	8	82	9	102	148	-	67	-	12	-	-
	3	15	8	81	14	106	150	-	67	-	11	-	-
	4	15	10	79	17	108	150	-	69	-	18	-	-
	5	19	11	80	20	110	149	-	70	-	25	-	-
<i>Hyparrhenia diplandra</i>	1	3	100	158	5	22	63	42	4	30	30	28	49
	2	12	107	174	13	29	85	47	6	35	49	36	61
	3	14	109	178	16	30	87	48	7	36	54	37	66
	4	15	111	180	18	31	90	48	8	39	58	38	68
	5	14	113	183	21	33	90	49	6	40	61	39	66
<i>Loudetia simplex</i>	1	8	28	10	2	25	52	-	10	-	-	-	-
	2	41	32	14	6	28	58	-	14	-	-	-	-
	3	43	33	16	7	28	58	-	14	-	-	-	-
	4	45	34	16	9	29	58	-	15	-	-	-	-
	5	45	35	17	10	30	60	-	15	-	-	-	-

Chapitre 6

Discussion générale, conclusions générale et perspectives



Chapitre 6 Discussion générale, conclusions générale et perspectives

6.1 Rappel des résultats principaux

Chapitre 3 : Effets du régime de feu sur la communauté des Poacées pérennes

- **La densité de touffes ne varie pas avec le traitement du feu ;**
- **L'abondance relative des espèces, la circonférence et la probabilité d'avoir des touffes à centre morte varient avec le traitement de feu.** Le feu de mi-saison a la plus forte proportion de touffe à centre mort, tandis que le feu tardif a les plus petites touffes ;
- **La densité, la circonférence, l'abondance relative et la probabilité d'avoir des touffes à partie centrale morte varient selon les espèces.** *A. canaliculatus* et *H. diplandra* sont les plus abondantes des neuf espèces de graminées. Elles ont les plus grosses touffes et la plus forte proportion de touffes à partie centrale morte. *L. simplex* est la troisième espèce la plus abondante, mais est très rare en absence de feu ;
- **La répartition des touffes en classes de circonférence donne une courbe en cloche étirée vers la droite et dominée par les petites touffes.** La proportion des touffes à centre mort augmente fortement avec la circonférence.

Chapitre 4 : Effets du régime de feu sur les paramètres démographiques des Poacées pérennes

- **Tous les paramètres démographiques varient selon les espèces.** *S. platyphyllum* est l'espèce la plus désavantagée par le feu en termes de mortalité, de régression et de recrutement, tandis qu'*A. ascinodis* est la plus exposée à la fragmentation. *H. smithiana* et *S. bipennatum* ont produit plus de graines mais *B. brachylopha* a produit plus de nouvelles touffes à partir de ses graines ;

- **Tous les paramètres démographiques varient en fonction des traitements de feu.** Le feu tardif a en particulier l'effet le plus négatif sur tous les paramètres exceptée la fertilité ;

- **La circonférence des Poacées pérennes a une incidence sur tous les paramètres démographiques,** quelque soient les régimes de feu et les espèces. La mortalité et le recrutement sont plus élevés chez les petits individus, tandis que les taux de fragmentation et de régression sont plus élevés chez les individus de grande taille, qui produisent plus de graines.

Chapitre 5 : Réponse démographique de quatre espèces de Poacées pérennes aux régimes de feu

- **Les quatre espèces de Poacées ont une démographie légèrement différente.** Les taux de survie de *A. canaliculatus* et *H. diplandra* sont toujours supérieurs à leur croissance et à leur rétrogression. Pour *A. schirensis* et *L. simplex*, cela reste vrai pour la classe 1 (*A. schirensis*) et les classes 3 et 4 (*L. simplex*). Pour *A. canaliculatus* et *H. diplandra* $\lambda > 1$, alors que $\lambda < 1$ (mais très proche de 1) pour *A. schirensis* et *L. simplex*. Le λ de *A. canaliculatus* est plus sensible aux variations de la rétrogression des individus de la 3^{ème} classe de taille vers la 2nde classe, tandis que les λ de *A. schirensis*, *H. diplandra* et *L. simplex* sont plus sensibles respectivement à la régression des individus de la 5^{ème} vers la 3^{ème} classe, de la 4^{ème} vers la 3^{ème} classe et à la croissance des individus de la 1^{ère} classe vers la 2nde classe de taille. Enfin, les espèces les plus âgées sont *A. schirensis*, puis *A. canaliculatus*, *H. diplandra* et enfin *L. simplex* est la moins âgée de toutes les espèces ;

- **Les régimes de feux ont des impacts différents sur la démographie des quatre espèces de Poacées.** La population de chaque espèce est très proche de son équilibre au **feu de mi-saison**. Le **feu tardif** a le plus fort impact sur les quatre espèces de Poacées : les taux de survie sont les plus faibles avec les plus grandes valeurs dans la classe de taille 2 pour ce régime de feu. **L'absence du feu** réduit la taille de la population des quatre espèces. Sans le feu, le taux de croissance de la population est également particulièrement sensible aux changements dans la régression des individus de la classe 4 vers la classe 3. Le feu précoce et le feu de mi-saison ont des effets démographiques légèrement différents. Les populations de Poacées sont plus sensibles aux changements de leur taux de survie dans la classe 3 pour le feu de mi-saison, alors que pour le feu précoce, la sensibilité la plus élevée est observée pour le recrutement des individus de la classe 1 vers la classe 5. Les touffes d'herbe des quatre espèces sont plus âgées pour le feu précoce que pour le feu de mi-saison ;

- **Les quatre espèces de Poacées réagissent différemment aux traitements de feu.** Les populations d'*A. canaliculatus* et d'*A. Schirensis* augmentent beaucoup plus rapidement avec le feu précoce qu'avec le feu de mi-saison. *L. simplex* ne pourrait pas se maintenir dans la savane sans le feu. *A. canaliculatus* vit plus longtemps sur des parcelles en absence du feu. *A. canaliculatus* et *H. diplandra* ont à peu près la même longévité et vivent plus longtemps

que les autres espèces lors de feu précoce. *A. canaliculatus* et *H. diplandra* ont une plus faible longévité avec le feu tardif qu'avec les autres traitements de feu ;

- La démographie des quatre espèces présente des variations notables d'une année à l'autre. Au cours de la première année d'étude, $\lambda > 1$ pour toutes les espèces et tous les traitements, à l'exception du feu tardif pour lequel $\lambda < 1$ pour chaque espèce : par exemple, la valeur du λ de *A. canaliculatus* est plus élevée en 2017 qu'en 2016 et 2018 au feu précoce et au feu tardif alors qu'elle plus élevée en 2016 au feu de mi-saison et en absence du feu par rapport à 2017 et 2018. L'âge moyen des touffes d'herbe varie également d'une année à l'autre : par exemple pour le feu précoce et de mi-saison, l'âge moyen était plus élevé en 2018 qu'en 2016 et 2017.

6.2 Discussion générale

La strate herbacée des savanes tropicales est composée essentiellement de Poacées pérennes. Ces Poacées pérennes sont très importantes dans le fonctionnement des savanes et pour cela elles ont fait l'objet de nombreuses publications. Cependant, il existait et existe un déficit criant d'information sur leur démographie. En zone tropicale, la seule étude démographique concrète menée sur (une seule) espèce de Poacée pérenne que je connaisse est celle de Garnier & Dajoz (2001) à Lamto. Cette étude a comparé la démographie de l'espèce de Poacée pérenne *H. diplandra* en présence et absence de feu. En ce qui me concerne, j'ai donc élargi cette étude de Garnier & Dajoz (2001) en m'intéressant à toutes les espèces de Poacées pérennes (9 espèces au total) que j'ai pu trouver sur mes parcelles, et en comparant quatre traitements de feu. A la différence de Garnier & Dajoz qui ont fait des expériences de germination *ex-situ*, je me suis intéressé à la communauté de ces espèces végétales *in situ*, dans leur milieu naturel, et afin d'éviter de confondre les espèces, j'ai été obligé de ne considérer les individus qu'à partir du moment où ils ont au moins 5 chaumes sur leur thalle (augmentant la possibilité de les identifier). En prenant en compte toutes les espèces de Poacées pérennes et en leur appliquant 4 traitements de feu ; j'ai pu fournir un grand nombre d'informations qui pourraient véritablement aider à la gestion des écosystèmes de savane par le feu. Les questions que je me suis posées sont les suivantes :

- (1) Y a-t-il des différences de démographie entre les espèces de Poacées pérennes ?
- (2) L'impact de différents traitements de feu sur les espèces diffère-t-il entre ces traitements ? Et, si oui, qu'elle est cet impact pour chaque traitement de feu ?
- (3) Quelles sont les réponses des espèces vis-à-vis des différents traitements de feu ?

6.2.1 Différences de démographie entre espèces de Poacées pérennes

Tous les paramètres que j'ai étudiés au cours de cette thèse (densité, abondance relative, apparition de vide au centre de touffe, circonférence, fragmentation, rétrogression, mortalité, fécondité, recrutement, taux d'accroissement asymptotique, âge des touffes) sont différents entre les espèces. *A. canaliculatus* et *H. diplandra* sont les plus abondantes des 9 espèces de graminées. Elles ont les plus grosses touffes et la plus forte proportion de touffes à partie centrale morte, alors qu'elles sont pourtant moins affectées par la mortalité, la

fragmentation, la rétrogression. Par ailleurs, leurs populations sont en croissance démographique et font partie des espèces les plus âgées de la savane qui ont une survie supérieure à leur croissance et leur rétrogression pour toutes les classes de taille.

La troisième espèce la plus abondante est *L. simplex*, mais elle est la moins âgée de toutes les espèces. Cette espèce produit des touffes de taille moyenne. Cette espèce a une croissance supérieure à sa survie et sa rétrogression. *S. platyphyllum* est l'espèce la plus impactée par le feu en termes de mortalité et de rétrogression, elle est la moins recrutée, et fait partie des espèces qui produisent des touffes de petite taille.

Enfin, *A. ascinodis* est l'espèce la plus fragmentée, *H. smithiana* et *S. bipennatum* produisent plus de graines que les autres espèces mais c'est *B. brachylopha* qui produit le plus grand nombre de nouvelles touffes issues de la germination des graines.

6.2.1 L'impact des traitements de feu sur la démographie des espèces de Poacées pérennes

Le feu de mi-saison (donc le feu « normal ») conduit à la plus forte proportion de touffes à centre mort, il enregistre plus de grosses touffes, la population de chaque espèce y est très proche de l'équilibre mais les individus n'y vivent pas très longtemps. Malgré cela, je pense que le feu de mi-saison reste le traitement de feu le plus avantageux pour la démographie de ces Poacées pérennes parce qu'il cause moins dégât (mortalité, fragmentation rétrogression), il induit une plus forte survie, croissance, plus de grosses touffes et une assez bonne longévité des individus.

Pour le feu tardif entretient des touffes de petites tailles par la forte fragmentation des grosses touffes et la forte rétrogression. Cela est concrétisé par le fait que les taux de survie sont les plus faibles et les effectifs sont concentrés dans la classe de taille 2. De plus, il provoque une forte mortalité et le déclin des populations de toutes les espèces de Poacées pérennes de la savane qui sont progressivement remplacées par des espèces annuelles qui ne sont pas en touffe. **Le feu tardif a donc l'effet le plus désastreux de tous les traitements de feu.** C'est un régime de feu qui serait déconseillé à la fois pour la protection et la conservation de la savane.

En ce qui concerne le feu précoce, son impact est semblable au feu de mi-saison. Ce régime de feu induit en effet une forte abondance des espèces, de grosses touffes d'herbe et

des populations en croissance ou en équilibre. Encore mieux, le feu précoce conduit aux touffes de Poacées les plus âgées de la savane.

L'absence de feu, quant à lui, a un effet intermédiaire entre les effets du feu tardif et les feux précoces et de mi-saison en termes de mortalité, fragmentation, fécondité, circonférence des touffes, et abondance. Cependant, il réduit la taille de la population de toutes les espèces et provoque globalement le déclin des populations de Poacées pérennes.

6.2.2 Réponse de chaque espèce aux traitements de feu

Dans presque tous les cas, l'impact du feu sur les espèces de Poacées pérennes est différent d'une espèce à l'autre. L'exemple le plus palpable est celui de l'espèce *L. simplex* qui, en tant que troisième espèce de Poacée pérenne la plus abondante, n'existe pratiquement pas en l'absence du feu (où il n'a été enregistré qu'un seul individu). La population d'*A. canaliculatus* connaît une forte croissance lorsqu'elle est soumise aux feux précoces et de mi-saison tandis qu'au feu tardif et en absence du feu elle décroît exponentiellement. *A. schirensis* et *L. simplex* ont une population stable sous l'influence du feu précoce et le feu de mi-saison. Pour *H. diplandra*, la population ne connaît de croissance que lorsqu'elle est soumise au feu de mi-saison, sinon elle décroît exponentiellement. L'âge des espèces aussi diffère entre les traitements pour chaque espèce. En effet *A. canaliculatus* est plus âgée avec le feu précoce et en l'absence du feu. *A. schirensis* est plus âgée avec le feu de mi-saison, *H. diplandra* l'est avec le feu précoce et *L. simplex* a les mêmes âges avec le feu précoce et le feu de mi-saison.

6.3 Conclusion générale

Cette étude sur la démographie des Poacées pérennes sous l'influence de différents traitements de feu a permis d'avoir un grand nombre d'informations. On retiendra en particulier que les traitements de feu ont différents effets sur différentes espèces. En particulier, le feu tardif est particulièrement défavorable aux quatre espèces étudiées. En parallèle, au moins une espèce tend rapidement à disparaître en l'absence de feu. Par ailleurs, on a désormais la preuve de l'existence de la fragmentation des touffes de Poacées de savane comme mode de reproduction clonale, et que toutes les petites touffes de la savane ne sont pas forcément jeunes mais peuvent être aussi âgées que certaines grosses touffes.

6.4 Perspectives

6.4.1 Expérimentations sur le long terme

L'expérimentation des traitements de feu étudié dans cette thèse devrait être prolongée sur le long terme (au moins deux ou trois ans de plus) afin de mieux déterminer ce que deviendront les Poacées pérennes sous l'influence de chaque traitement de feu. **En particulier le feu tardif**, qui a eu un impact négatif, entraîne le déclin des populations des espèces de Poacées pérennes, ce qui pourrait à la longue créer une disparition de ces dernières au profit d'autres espèces végétales annuelles et donc une forte modification de la composition taxonomique des espèces végétales de la savane. Cela suggère qu'il faudrait aussi suivre la dynamique de ces espèces annuelles. De plus, la biomasse produite sur les parcelles soumises à ce régime de feu pourraient changer ce qui, en retour, pourrait modifier les caractéristiques du feu - notamment son intensité (la mesure de l'énergie libérée le long du front du feu selon Byram (1959)) et sa sévérité (le degré d'altération ou de perturbation d'un écosystème par le feu (Jain et al. 2014)) : en effet ce sont les Poacées pérennes qui auparavant constituaient la plus grande part du combustible. L'impact de ce régime de feu donc serait différent sur les autres espèces de la savane et l'on pourrait évoluer vers une formation végétale différente des savanes guinéenne. Par contre, le feu précoce pourrait avoir des effets opposés à ces effets du feu tardif.

D'une manière plus générale, j'ai pu au cours de ma thèse documenter 3 transitions annuelles (2015-2016, 2016-2017 et 2017-2018). Documenter plusieurs autres transitions annuelles permettrait de mieux étudier la **variabilité démographique interannuelle** et de tester la robustesse des résultats. Cela pourrait aussi permettre de tester certains facteurs potentiellement à l'origine de cette variabilité. Pour cela, on pourrait tester statistiquement l'effet de l'intensité du feu dans chaque parcelle et des caractéristiques météorologiques (pluviométrie la semaine avant le feu, pluviométrie totale depuis le début de la saison des pluies, voir ci-dessous).

6.4.2 Rapport entre la présence de vide au centre de la touffe et la fragmentation

Une hypothèse potentiellement intéressante, qui mériterait aussi d'être vérifiée, est le rapport entre la présence de vide dans la partie centrale des touffes de Poacées pérennes et la fragmentation. On pense que l'apparition de vide dans la partie centrale des touffes est le

point de départ du processus de la fragmentation des touffes. Même si quelques études à travers le monde ont été réalisées sur le phénomène de l'apparition de vide au centre des touffes (Lewis et al. 2001; Cartenì et al. 2012) afin d'essayer de l'expliquer, il n'a pas été tellement lié au phénomène de fragmentation. Si on arrive à prouver que toutes les touffes dont le centre est mort finissent par se fragmenter, ou que la plupart des fragments proviennent de ce genre de touffes, alors l'hypothèse pourrait être confirmée et on pourrait même connaître en combien de temps cette fragmentation se réalise. Pour cela, il suffira avec mes données de tester le lien statistique (modèle linéaire généralisé) entre la probabilité de fragmentation et la présence d'un trou au centre de la touffe.

6.4.3 La fécondité des espèces sur plusieurs années

L'estimation du taux de fécondité utilisé dans les matrices était basée sur une seule année de production de graines et on ne savait pas si ces graines étaient viables ou pas. En effet, je me suis basé sur le fait que la fécondité par la germination des graines ne variait pas entre les traitements de feu, mais sans savoir si cette fécondité était différente ou non au cours des autres années. Pourtant, les paramètres climatiques (changeant d'une année à l'autre) pourraient agir sur la production et la germination de graines. Il serait donc intéressant de considérer plusieurs décomptes annuels des graines et de s'assurer de la viabilité de ces graines sur chaque traitement de feu en cherchant à déterminer leur taux de germination. En effet, le taux de germination pourrait être différent entre les espèces et pour une espèce donnée entre différents traitements de feu. Ces hypothèses pourraient être vérifiées en reprenant le protocole de décompte des graines sur plusieurs années et en y associant le taux de germination annuel de ces graines. Cela serait possible à réaliser en les faisant germer et en suivant sur chaque traitement de feu des graines de chaque espèce de ces Poacées pérennes. Cela demanderait un marquage, par exemple par un petit piquet, de chaque graine.

6.4.4 Evolution des communautés de Poacées après 5 ans de régime de feu expérimentaux

Après deux années d'expérimentation, la densité des Poacées pérennes n'a pas varié entre les traitements de feu (Koffi et al. 2018). Pourtant 5 ans après, les analyses démographiques montraient de fortes variations dans le taux de croissances de la population des Poacées pérennes en fonction des traitements de feu (Cf. Chapitre 3). La population de certaines espèces est en très forte croissance, alors d'autres sont en déclin. Cela suggère que la

densité de ces Poacées devrait finir par varier après plusieurs années de suivi (**Figure 40**). De même, les abondances relatives des espèces ou leur distribution en taille a pu changer plus nettement au bout de 5 ans. Une première étape est de déjà tester cette hypothèse en utilisant le dernier relevé démographique de 2018.

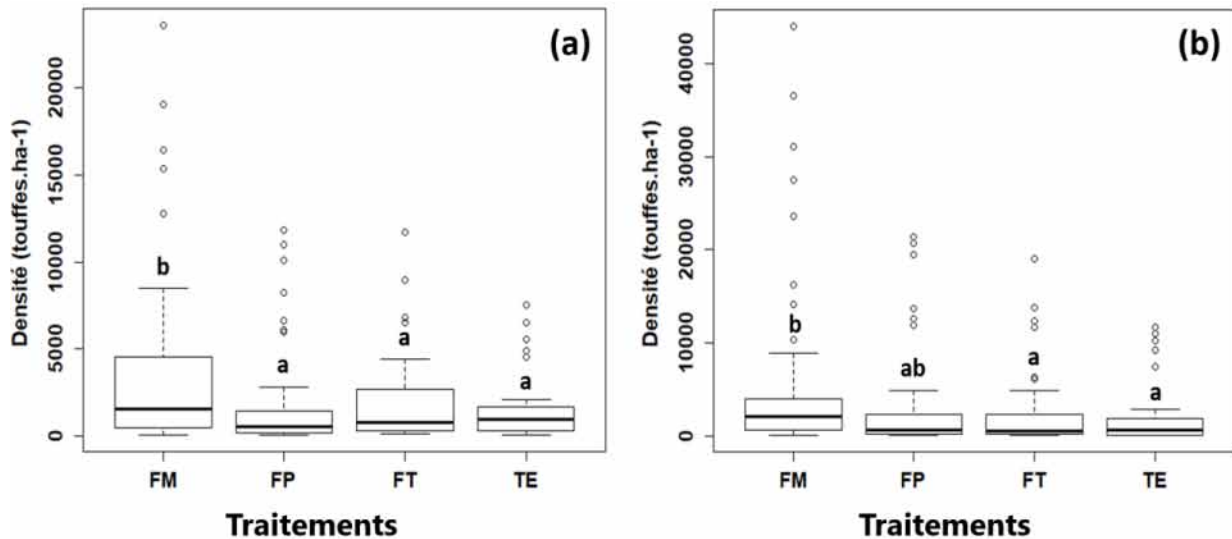


Figure 40. Densité des touffes de Poacées pérennes en fonction des traitements de feu en 2016 (a) et en 2017 (b)

6.4.5 Effets des paramètres climatiques

Les données météorologiques n'ont pas été utilisées dans cette étude, bien qu'elles puissent influencer la dynamique des communautés de Poacées pérennes. On le sait déjà, les paramètres climatiques influencent l'intensité du feu (Williams et al. 1998; Savadogo et al. 2007) et donc indirectement, influencent potentiellement les populations de Poacées pérennes. Cependant, cette influence des paramètres climatiques peut aussi être directe sur ces Poacées, dans la mesure où ils peuvent modifier la fécondité en jouant sur la production et la germination des graines, la croissance, la fragmentation et même la mortalité des touffes. Par ailleurs, de bonnes conditions climatiques qui entraineraient une forte production de biomasse mais qui engendrerait une forte intensité de feu, pourraient en retour avoir un impact plus sévère sur les populations des Poacées. Ces différentes hypothèses pourraient être vérifiées en mettant en relation les paramètres climatiques, les paramètres du feu et la démographie des Poacées pérennes.

6.4.6 D'autres analyses à effectuer

Plusieurs paramètres démographiques clés restant mériteraient d'être étudiés pour essayer d'améliorer cette étude. Pour commencer les comparaisons entre les différentes matrices devraient être refaites à l'aide d'un modèle loglinéaire et les comparaisons entre les statistiques démographiques à l'aide d'un test de randomisation comme le conseille Caswell (2001) afin d'étayer les résultats présentés dans le Chapitre 5. A défaut, des analyses rétrospectives (*Life Table Response Experiment*, LTRE) devraient être réalisées pour faire ces comparaisons. Ensuite, certains paramètres d'âge tels que l'expérience de vie des espèces, le temps passé par chaque individu dans une génération et le temps mis par une population pour atteindre son équilibre pourraient être intéressants à estimer. Il serait enfin intéressant de tenir compte de la densité des touffes de chaque espèce et de construire des modèles densité-dépendants. Globalement, il s'agira de tirer le maximum d'informations possible sur le comportement démographique des Poacées pérennes de la savane, surtout au vu de l'intensité et de la complexité des données collectées lors du travail sur le terrain.

6.4.7 Structure spatiale des touffes de Poacées pérennes

Les travaux de Barot et al. (2000) ont permis de montrer que l'utilisation intensive de l'analyse spatiale peut aider à expliquer les interactions entre les structures spatiales des populations végétales et leur démographie, puis de comprendre les processus à l'origine de ces structures spatiales. Au cours de ma thèse, j'ai cartographié (**Figure 41**) toutes les touffes de Poacées dont j'ai suivi la démographie, ce qui me permettra d'utiliser une telle approche.

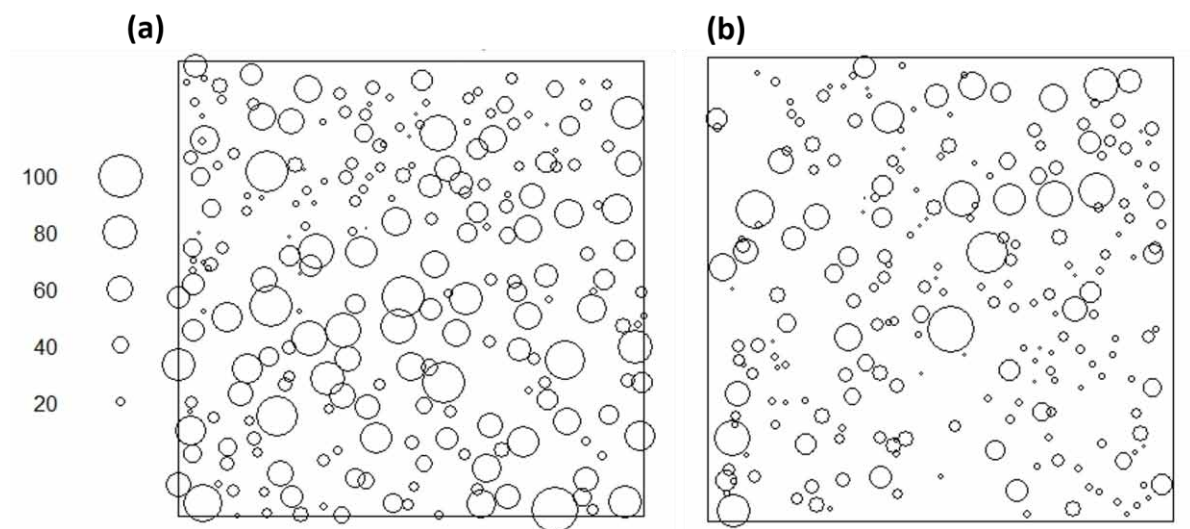


Figure 41. Cartographie montrant la distribution de toutes les touffes de Poacées pérennes sur une parcelle de feu précoce (a) et une parcelle de feu tardif (b) en 2015. Chaque cercle représente une touffe et la taille de chaque cercle est fonction de la circonférence de la touffe.

Dans notre cas, différentes espèces de Poacées pérennes coexistent dans la savane. Cependant, le mécanisme par lequel ces espèces coexistent reste jusque-là inconnu et très peu d'information existe sur les structures spatiales. En ce qui concerne le mécanisme de coexistence entre les différentes espèces de Poacées pérennes, ils doivent empêcher chaque espèce d'éliminer les autres (Hardin 1960; Tilman 1982). Des travaux ont cherché à décrire les mécanismes possibles permettant la coexistence entre espèces (Barot & Gignoux 2004). Selon ces derniers, la facilitation entre individus d'espèces différentes, et en particulier entre grands et petits individus, pourrait conduire à une telle coexistence.

Le mode de reproduction pourrait également aider à expliquer la coexistence entre les espèces. En effet, si en plus de la reproduction clonale (fragmentation des touffes) qui donne des touffes très proches de la touffe mère, la reproduction par les graines est liée à une faible distance de dispersion, cela devrait fortement limiter la capacité de colonisation des différentes espèces. Ceci pourrait alors ralentir une possible exclusion compétitive et favoriser cette coexistence.

Gignoux et al. (2006) ont montré que la distribution de ces espèces de Poacée était aléatoire mais ils n'ont pas vu l'effet de différents traitements de feu sur cette distribution aléatoire. On peut alors analyser la structure spatiale des espèces pour chaque traitement de feu grâce aux méthodes classiques de Ripley (1981) qui permettent à la fois de décrire la distribution spatiale d'un type de point (*distribution régulière, aléatoire ou agrégative*) et l'association spatiale entre deux types de point (*ségrégation spatiale, pas d'association, association spatiale*). La facilitation pourrait ainsi être matérialisée par une association spatiale à courte distance des touffes, une faible capacité de colonisation ou de dispersion par une agrégation intra-spécifique à courte distance, et une possible compétition pour la lumière entre grosses et petites touffes par une augmentation de la distance entre ces touffes.

De plus, un pourcentage non-négligeable (environ 5%) des touffes mélangent deux espèces ou plus. Ces associations pluri-spécifiques et leurs dynamiques devront être étudiées. On sait que les espèces dominantes de Poacées de Lamto inhibent la nitrification (Srikanthasamy et al. 2018) et que cela facilite leur accès à l'azote minéral (Boudsocq et al.

2009). On peut alors imaginer que cela peut être profitable pour une jeune touffe de pousser au sein d'une plus grosse qui inhibe déjà la nitrification et a augmenté la disponibilité de l'azote en plusieurs dizaines d'années.

L'idée générale finalement est que la distribution spatiale est déterminée par la démographie des touffes de Poacées, et que cette démographie est en retour influencée par la distribution spatiale, au moins du fait de la compétition entre touffes voisines. L'analyse de la distribution spatiale par les méthodes de Ripley et Diggle constitue une première approche descriptive de ces interactions. Pour aller plus loin, je voudrais étudier directement l'effet de la distribution spatiale sur la démographie. Deux méthodes, au moins, sont possibles. Je pourrai utiliser l'analyse de la distribution spatiale des points marqués en utilisant comme « marque » des transitions démographique (Coughenour et al. 1985). Une autre approche est de faire des statistiques reliant le devenir de chaque touffe à des indices de voisinage décrivant le nombre de touffes et leur taille dans une certain rayon (Barot & Gignoux 2004).

Enfin, il serait intéressant d'étudier les relations de compétition/facilitation entre touffes de Poacées pérenne par une approche expérimentale, en réduisant artificiellement la densité de touffes d'une ou plusieurs espèces et en suivant l'effet démographique de cette réduction sur leur démographie. Cela pourrait permettre de paramétrer un modèle démographique matriciel où les taux démographiques dépendent des densités (Caswell, 2001).

Bibliographie

- Abbadie, L., Gignoux, J., Lepage, M., & Roux, X.L. 2006. Environmental constraints on living organisms. In Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X.L., & Lepage, M. (eds.), *Lamto*, pp. 45–61. Ecological Studies. Springer, New York.
- Allen, T.F., & Starr, T.B. 1983. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. *Behavioral Science* 28: 305–306.
- Andersen, A.N., Cook, G.D., & Williams, R.J. 2003. Synthesis: fire ecology and adaptive conservation management. In Andersen, A.N., Cook, G.D., & Williams, R.J. (eds.), *Fire in Tropical Savannas*, pp. 153–164. Ecological Studies. Springer, New York.
- Bakker, V.J., & Doak, D.F. 2009. Population viability management: ecological standards to guide adaptive management for rare species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 158–165.
- Barot, S., & Gignoux, J. 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled? *Oikos* 106: 185–192.
- Barot, S., Gignoux, J., & Legendre, S. 2002. Stage-structured matrix models and age estimates. *Oikos* 96: 56–61.
- Barot, S., Gignoux, J., Legendre, S., & Vuattoux, R. 2000. Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence, and life history. *Journal of Tropical Ecology* 16: 637–655.
- Beerling, D.J., & Osborne, C.P. 2006a. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12: 2023–2031.
- Beerling, D.J., & Osborne, C.P. 2006b. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12: 2023–2031.
- Bierzychudek, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52: 335–351.

- Blair, J., Nippert, J., & Briggs, J. 2014. Grassland ecology. In Monson, R.K. (ed.), *Ecology and the Environment*, pp. 389–423. Springer, New York.
- Bond, W.J. 2008. What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 641–659.
- Bond, W., & Keeley, J. 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 387–394.
- Bonvallot, J., & Dugerdil, M. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d’Ivoire): répartition de la végétation dans la savane préforestière. *La Terre et la Vie* 24: 3–21.
- Boudsocq, S., Lata, J.C., Mathieu, J., Abbadie, L., & Barot, S. 2009. Modelling approach to analyse the effects of nitrification inhibition on primary production. *Functional Ecology* 23: 220–230.
- Breman, H., & Kessler, J.J. 1995. Woody plants in agro-ecosystems of semi-arid regions: with an emphasis on the Sahelian countries. *Woody plants in agro-ecosystems of semi-arid regions: with an emphasis on the Sahelian countries*. 340 p.
- Brook, B.W., O’Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R., & Frankham, R. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385–387.
- Bruna, E.M., Izzo, T.J., Inouye, B.D., & Vasconcelos, H.L. 2014. Effect of mutualist partner identity on plant demography. *Ecology* 95: 3237–3243.
- Bruzon, V. 1994. Les pratiques du feu en Afrique subhumide, exemples des milieux savaniques de la Centrafrique et de la Côte d’Ivoire. In Blanc-Pamard, C. & Boutrais, J. (eds.), *Dynamique des systèmes agraires: à la croisée des parcours pasteurs, éleveurs, cultivateurs*, pp. 147–163. ORSTOM, Paris.
- Brys, R., Jacquemyn, H., & De Blust, G. 2005. Fire increases aboveground biomass, seed production and recruitment success of *Molinia caerulea* in dry heathland. *Acta Oecologica* 28: 299–305.

- Buckley, Y.M., Ramula, S., Blomberg, S.P., Burns, J.H., Crone, E.E., Ehrlén, J., Knight, T.M., Pichancourt, J.-B., Quested, H., & Wardle, G.M. 2010. Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context: Plant population dynamics in space and time. *Ecology Letters* 13: 1182–1197.
- Butler, J.L., & Briske, D.D. 1988. Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos* 51: 306–312.
- Byram, G.M. 1959. Combustion of forest fuels. In Davi, K.P. (ed.), *Forest Fire: Control and Use*, pp. 61–89. McGraw Hill Book. New York, NY, USA.
- Canales, J., Trevisan, M.C., Silva, J.F., & Caswell, H. 1994. A demographic study of an annual grass (*Andropogon brevifolius* Schwarz) in burnt and unburnt savanna. *Acta Oecologica* 15: 261–273.
- Carteni, F., Marasco, A., Bonanomi, G., Mazzoleni, S., Rietkerk, M., & Giannino, F. 2012. Negative plant soil feedback explaining ring formation in clonal plants. *Journal of Theoretical Biology* 313: 153–161.
- Case, M.F., & Staver, A.C. 2017. Fire prevents woody encroachment only at higher-than-historical frequencies in a South African savanna. *Journal of Applied Ecology* 54: 955–962.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 328 p.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 770 p.
- César, J. 1992. *Étude de la production biologique des savanes de Côte d'Ivoire et de son utilisation par l'homme: biomasse, valeur pastorale et production fourragère*. IEMVT-Cirad, Maisons-Alfort (France). 671 p.
- César, J. 1994. Gestion et aménagement de l'espace pastoral. In Blanc-Pamard, C. & Boutrais, J. (eds.), *Dynamique des systèmes agraires: à la croisée des parcours pasteurs, éleveurs, cultivateurs*, pp. 111–145. ORSTOM, Paris.

- Chesson, P.L. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology* 28: 263–287.
- Cochran, M.E., & Ellner, S. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecological Monographs* 62: 345–364.
- Cole, M.M. 1960. Cerrado, Caatinga and Pantanal: The distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *The Geographical Journal* 126: 168–179.
- Colling, G., Matthies, D., & Reckinger, C. 2002. Population structure and establishment of the threatened long-lived perennial *Scorzonera humilis* in relation to environment: population structure of *Scorzonera humilis*. *Journal of Applied Ecology* 39: 310–320.
- Cook, G.D. 1994. The fate of nutrients during fires in a tropical savanna. *Australian Journal of Ecology* 19: 359–365.
- Coughenour, M.B., McNaughton, S.J., & Wallace, L.L. 1985. Responses of an African tall-grass (*Hyparrhenia filipendula* stapf.) to defoliation and limitations of water and nitrogen. *Oecologia* 68: 80–86.
- Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E., & Possingham, H. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 219–221.
- Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A., & Chapin, F.S. 2001. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* 93: 274–285.
- Crawley, M.J. (Ed.). 1997. *Plant Ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. 736 p.
- Crone, E.E., Ellis, M.M., Morris, W.F., Stanley, A., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P.F., Ticktin, T., Valverde, T., Williams, J.L., Doak, D.F., Ganesan, R., Mceachern, K., Thorpe, A.S., & Menges, E.S. 2013. Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations: forecasting population dynamics. *Conservation Biology* 27: 968–978.

- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P., Morris, W.F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P.F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T., & Williams, J.L. 2011. How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14: 1–8.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., & Caswell, H. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 68: 1412–1423.
- Crowley, G., & Garnett, S. 1999. Seeds of the annual grasses *Schizachyrium spp.* as a food resource for tropical granivorous birds. *Austral Ecology* 24: 208–220.
- Cruz, P., Theau, J.P., Lecloux, E., Jouany, C., & Duru, M. 2010. Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages* 201: 11–17.
- De Kroon, H., Plaisier, A., Van Groenendael, J., & Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427–1431.
- Dembelé, A. 2008. Distribution spatiale et dynamique d'un peuplement d'arbres dans une savane humide annuellement soumise au feu (Lamto, Côte-d'Ivoire). 34 p.
- Dosso, K., Konaté, S., Kouakou, T.A.M., Dembelé, A., Aïdara, D., & Linsenmair, K.E. 2011. The study of unburned savanna sections serving as temporary refuges for insects. An experiment in a tropical humid savanna in Côte d'Ivoire. *Journal of Applied Biosciences* 39: 2607–2617.
- Dugue, P. 1997. Les graminées pérennes: des plantes utiles pour l'amélioration des aménagements anti-érosifs en zone de savane. *Le Flamboyant* 48: 23–28.
- Ehrlén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus Vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *The Journal of Ecology* 83: 297.
- Ekblom, A., & Gillson, L. 2010. Fire history and fire ecology of Northern Kruger (KNP) and Limpopo National Park (PNL), Southern Africa. *The Holocene* 20: 1063–1077.
- Ellner, S.P., Fieberg, J., Ludwig, D., & Wilcox, C. 2002. Precision of population viability analysis. *Conservation Biology* 16: 258–261.

-
- Facelli, J.M., & Pickett, S.T.A. 1991. Plant Litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024–1031.
- Fair, J., Lauenroth, W.K., & Coffin, D.P. 1999. Demography of *Bouteloua gracilis* in a mixed prairie: analysis of genets and individuals. *Journal of Ecology* 87: 233–243.
- February, E.C., Higgins, S.I., Bond, W.J., & Swemmer, L. 2013. Influence of competition and rainfall manipulation on the growth responses of savanna trees and grasses. *Ecology* 94: 1155–1164.
- Fieberg, J., & Ellner, S.P. 2000. When is it meaningful to estimate an extinction probability? *Ecology* 81: 2040–2047.
- Flory, S.L., Bauer, J., Phillips, R.P., & Clay, K. 2017. Effects of a non-native grass invasion decline over time. *Journal of Ecology* 105: 1475–1484.
- Forrestel, E.J., Donoghue, M.J., & Smith, M.D. 2014. Convergent phylogenetic and functional responses to altered fire regimes in mesic savanna grasslands of North America and South Africa. *New Phytologist* 203: 1000–1011.
- Forseth, I. 2010. Terrestrial biomes. *Nature Education Knowledge* 3: 1–11.
- Fournier, A. 1991. *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'ouest: variation selon un gradient climatique*. O.R.S.T.O.M., Paris. 312 p.
- Fournier, A., & Yameogo, U. 2009. Pourquoi et comment utiliser le feu comme outil de gestion en savane. In Triplet, P., & Diouf, A. (eds.), *Manuel de gestion des aires protégées d'Afrique francophone*, pp. 509-514. Awely, Paris.
- Furley, P.A., Rees, R.M., Ryan, C.M., & Saiz, G. 2008. Savanna burning and the assessment of long-term fire experiments with particular reference to Zimbabwe. *Progress in Physical Geography* 32: 611–634.
- Fusco, E.J., Abatzoglou, J.T., Balch, J.K., Finn, J.T., & Bradley, B.A. 2016. Quantifying the human influence on fire ignition across the western USA. *Ecological Applications* 26: 2390–2401.

- Garnier, L.K.M., & Dajoz, I. 2001. The influence of fire on the demography of a dominant grass species of West African savannas, *Hyparrhenia diplandra*. *Journal of Ecology* 89: 200–208.
- Garnier, L.K., Durand, J., & Dajoz, I. 2002. Limited seed dispersal and microspatial population structure of an agamosperous grass of West African savannas, *Hyparrhenia diplandra* (Poaceae). *American Journal of Botany* 89: 1785–1791.
- Gautier, L. 1990. Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale: évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea* 45: 627–641.
- Gignoux, J., Clobert, J., & Menaut, J.-C. 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110: 576–583.
- Gignoux, J., Dajoz, I., Durand, J., Garnier, L., & Veuille, M. 2006. Spatial pattern, dynamics, and reproductive biology of the grass community. In Abbadie, L., Gignoux, J., Le Roux, X., & Lepage, M. (eds.), *Lamto*, pp. 315–334. Ecological Studies. Springer, New York.
- Gignoux, J., Lahoreau, G., Julliard, R., & Barot, S. 2009. Establishment and early persistence of tree seedlings in an annually burned savanna. *Journal of Ecology* 97: 484–495.
- Gillon, D. 1970. Recherche écologique dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Les effets du feu sur les arthropodes de la savane. *La terre et la vie* 24: 80–93.
- Goldammer, J.G., & De Ronde, C. (Eds.). 2004. *Wildland fire management handbook for sub-Saharan Africa*. Global Fire Management Center, Freiburg. 432 p.
- Guardia, R., Raventos, J., & Caswell, H. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* 88: 950–963.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.
- Hartnett, D.C., & Bazzaz, F.A. 1985. The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* in an abandoned field. *The Journal of Ecology* 73: 407–413.

-
- Harvell, C.D., Caswell, H., & Simpson, P. 1990. Density effects in a colonial monoculture: experimental studies with a marine bryozoan (*Membranipora membranacea* L.). *Oecologia* 82: 227–237.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., February, E.C., Bronn, A., Euston-Brown, D.I., Enslin, B., Govender, N., Rademan, L., O'Regan, S., Potgieter, A.L., & others. 2007. Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* 88: 1119–1125.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., & Trollope, W.S.W. 2000. Fire, resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88: 213–229.
- Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., Carvalho, M.T. de, Geiger, E.L., Pereira, M.A.B., Gotsch, S.G., & Franco, A.C. 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in Central Brazil. *Ecology* 90: 1326–1337.
- Hoffmann, W.A., & Solbrig, O.T. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* 180: 273–286.
- Holdo, R.M., Holt, R.D., & Fryxell, J.M. 2013. Herbivore-vegetation feedbacks can expand the range of savanna persistence: insights from a simple theoretical model. *Oikos* 122: 441–453.
- Horvitz, C.C., & Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155–192.
- Huenneke, L.F., & Marks, P.L. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp. *rugosa*: Transition Matrix Models. *Ecology* 68: 1234–1242.
- Hughes, T.P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *American Naturalist* 778–795.

- Hughes, T.P., & Jackson, J.B.C. 1980. Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission, and fusion. *Science, New Series* 209: 713–715.
- Huston, M.A., & De Angelis, D.L. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist* 144: 954–977.
- Jain, M., Flynn, D.F., Prager, C.M., Hart, G.M., DeVan, C.M., Ahrestani, F.S., Palmer, M.I., Bunker, D.E., Knops, J.M., Jouseau, C.F., & Naeem, S. 2014. The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution* 4: 104–112.
- Kareiva, P., Marvier, M., & McClure, M. 2000. Recovery and management options for spring/summer chinook salmon in the Columbia river basin. *Science* 290: 977–979.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., & Bradstock, R.A. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science* 16: 406–411.
- Keith, D.A., Akçakaya, H.R., Thuiller, W., Midgley, G.F., Pearson, R.G., Phillips, S.J., Regan, H.M., Araújo, M.B., & Rebelo, T.G. 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biology Letters* 4: 560–563.
- Kirkpatrick, M. 1984. Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. *Ecology* 65: 1874–1884.
- Koffi, K.F., N'Dri, A.B., Lata, J.-C., Konaté, S., Srikanthasamy, T., Konan, M., & Barot, S. 2018. Effect of fire regime on the grass community of the humid savanna of Lamto, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*. doi: 10.1017/S0266467418000391
- Kouassi, K.I., Barot, S., Gignoux, J., & Zoro Bi, I.A. 2008. Demography and life history of two rattan species, *Eremospatha macrocarpa* and *Laccosperma secundiflorum*, in Côte d'Ivoire. *Journal of Tropical Ecology* 24: 493–503.

- Kouassi, K.I., Barot, S., Laossi, K.-R., Gignoux, J., & Zoro Bi, I.A. 2014. Relationships between ramet and genet dynamics in two clonal palms. *Forest Ecology and Management* 312: 101–107.
- Lamotte, M. 1981. Structure et fonctionnement des écosystèmes de la savane de Lamto (Côte d’Ivoire). In *Ecosystèmes pâturés tropicaux*, pp. 529–580. Unesco, PNUE and FAO. UNESCO, Paris:
- Lamotte, M., & Tireford, J.L. 1988. *Le climat de savane de Lamto (Côte d’Ivoire) et sa place dans les climats de l’Ouest Africain*. Travaux des chercheurs de Lamto, Côte d’Ivoire (Abidjan). 146 p.
- Lata, J.C. 1999. Interactions entre processus microbiens, cycle des nutriments et fonctionnement du couvert herbacé: cas de la nitrification dans les sols d’une savane humide de Côte d’Ivoire sous couvert à *Hyparrhenia diplandra*. Université Pierre et Marie Curie, Paris, France. 215 p.
- Lata, J.C., Degrange, V., Raynaud, X., Maron, P.-A., Lensi, R., & Abbadie, L. 2004. Grass populations control nitrification in savanna soils. *Functional Ecology* 18: 605–611.
- Lata, J.C., Guillaume, K., Degrange, V., Abbadie, L., & Lensi, R. 2000. Relationships between root density of the African grass *Hyparrhenia diplandra* and nitrification at the decimetric scale: an inhibition stimulation balance hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 267: 595–600.
- Lauenroth, W.K., & Adler, P.B. 2008. Demography of perennial grassland plants: survival, life expectancy and life span: demography of grassland plants. *Journal of Ecology* 96: 1023–1032.
- Le Roux, X., Gauthier, H., Bégué, A., & Sinoquet, H. 1997. Radiation absorption and use by humid savanna grassland: assessment using remote sensing and modelling. *Agricultural and Forest Meteorology* 85: 117–132.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1–18.

-
- Levick, S.R., Asner, G.P., & Smit, I.P. 2012. Spatial patterns in the effects of fire on savanna vegetation three-dimensional structure. *Ecological Applications* 22: 2110–2121.
- Levick, S.R., Baldeck, C.A., & Asner, G.P. 2015. Demographic legacies of fire history in an African savanna. *Functional Ecology* 29: 131–139.
- Lewis, J.P., Stofella, S.L., & Feldman, S.R. 2001. Monk's tonsure-like gaps in the tussock grass *Spartina argentinensis* (Gramineae). *Revista de Biología Tropical* 49: 313–316.
- Liedloff, A.C., Coughenour, M.B., Ludwig, J.A., & Dyer, R. 2001. Modelling the trade-off between fire and grazing in a tropical savanna landscape, Northern Australia. *Environment International* 27: 173–180.
- Long, S.P., Moya, E.G., Imbamba, S.K., Kamnalrut, A., Piedade, M.T.F., Scurlock, J.M.O., Shen, Y.K., & Hall, D.O. 1989. Primary productivity of natural grass ecosystems of the tropics: A reappraisal. *Plant and Soil* 115: 155–166.
- Louppe, D., Oattara, N., & Coulibaly, A. 1995. The effects of bush fires on vegetation: the Aubréville fire plots after 60 years. *The Commonwealth Forestry Review* 74: 288–292.
- Loydi, A., Eckstein, R.L., Otte, A., Donath, T.W., & Gómez-Aparicio, L. 2013. Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 101: 454–464.
- Matos, M.B. de, & Matos, D.M.S. 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology* 86: 706–708.
- Matthies, D., Bräuer, I., Maibom, W., & Tschardtke, T. 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105: 481–488.
- Menaut, J.-C., & Abbadie, L. 2006. Vegetation. In Abbadie, L., Gignoux, J., Roux, X.L., & Lepage, M. (eds.), *Lamto*, pp. 63–74. Ecological Studies. Springer, New York.
- Menaut, J.C., & César, J. 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. *Ecology* 60: 1197–1210.

-
- Menges, E.S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 51–56.
- Milton, S.J., & Dean, W.R.J. 2000. Disturbance, drought and dynamics of desert dune grassland, South Africa. *Plant Ecology* 150: 37–51.
- Mistry, J. 1998. Fire in the cerrado (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography* 22: 425–448.
- Monnier, Y. 1968. *Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire*. Ministère de l'éducation nationale de la République de Côte-d'Ivoire, Abidjan, Côte d'Ivoire. 260 p.
- Morris, W.F., Bloch, P.L., Hudgens, B.R., Moyle, L.C., & Stinchcombe, J.R. 2002. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements. *Ecological Applications* 12: 708–712.
- Moustakas, A., Sakkos, K., Wiegand, K., Ward, D., Meyer, K.M., & Eisingerd, D. 2009. Are savannas patch-dynamic systems? A landscape model. *Ecological Modelling* 220: 3576–3588.
- N'Dri, A.B., Fongbe, M., Soro, T.D., Gignoux, J., Kone, M., Dosso, K., N'dri, J.K., Kone, N.A., & Barot, S. 2018b. Principaux indices de l'intensité du feu dans une savane guinéenne d'Afrique de l'ouest. *International Journal of Biological and Chemical Sciences* 12: 266–274.
- 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: 27–37.
- N'Dri, A.B., Gignoux, J., Konaté, S., Dembélé, A., & Aïdara, D. 2011. Origin of trunk damage in West African savanna trees: the interaction of fire and termites. *Journal of Tropical Ecology* 27: 269–278.

-
- N'Dri, A.B., Soro, T.D., Gignoux, J., Dosso, K., Koné, M., N'Dri, J.K., Koné, N.A., & Barot, S. 2018. Season affects fire behavior in annually burned humid savanna of West Africa. *Fire Ecology* 14: 1–11.
- Nottebrock, H., Schmid, B., Treurnicht, M., Pagel, J., Esler, K.J., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., & Schurr, F.M. 2017. Coexistence of plant species in a biodiversity hotspot is stabilized by competition but not by seed predation. *Oikos* 126: 276–284.
- O'Connor, T.G. 1994. Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing. *The Journal of Applied Ecology* 31: 155–171.
- O'Connor, T.G. 1993. The influence of rainfall and grazing on the demography of some African savanna grasses: a matrix modelling approach. *The Journal of Applied Ecology* 30: 119–132.
- Oliva, G., Collantes, M., & Humano, G. 2005. Demography of grazed tussock grass populations in Patagonia. *Rangeland Ecology & Management* 58: 466–473.
- Orr, D.M. 1980. Effects of sheep grazing *Astrelba* grassland in Central Western Queensland. 1. Effects of grazing pressure and livestock distribution. *Australian Journal of Agricultural Research* 31: 797–806.
- Pausas, J.G., & Bradstock, R.A. 2007. Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in mediterranean shrublands of south-east Australia. *Global Ecology and Biogeography* 16: 330–340.
- Pomel, S., Pomel-Rigaud, F., & Schulz, E. 1994. Indicateurs anthropogènes de la végétation et des sols de quelques savanes de l'Afrique de l'Ouest. In Richard, M., Pomel, S., & Salomon, J.-N. (eds.), *Enregistreurs et indicateurs de l'évolution de l'environnement en zone tropicale*, pp. 124–155. Presses universitaires de Bordeaux.
- Rees, M., & Crawley, M.J. 1989. Growth, reproduction and population dynamics. *Functional Ecology* 3: 645–653.
- Ripley, B.D. 1981. *Spatial Statistics*. Wiley, New York, USA. 252 p.

- Rissi, M.N., Baeza, M.J., Gorgone-Barbosa, E., Zupo, T., & Fidelis, A. 2017. Does season affect fire behaviour in the Cerrado? *International Journal of Wildland Fire* 26: 427–433.
- Roxburgh, S.H., Shea, K., & Wilson, J.B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85: 359–371.
- Russell-Smith, J., & Edwards, A.C. 2006. Seasonality and fire severity in savanna landscapes of monsoonal northern Australia. *International Journal of Wildland Fire* 15: 541.
- Saatchi, S.S., Houghton, R.A., Dos Santos Alvalá, R.C., Soares, J.V., & Yu, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13: 816–837.
- Salguero-Gómez, R., & Plotkin, J.B. 2010. Matrix dimensions bias demographic inferences: implications for comparative plant demography. *The American Naturalist* 176: 710–722.
- Salguero-Gómez, R., Siewert, W., Casper, B.B., & Tielbörger, K. 2012. A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 367: 3100–3114.
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G.H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., & Zambatis, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438: 846–849.
- Savadogo, P., Zida, D., Sawadogo, L., Tiveau, D., Tigabu, M., & Oden, P.C. 2007. Fuel and fire characteristics in savanna-woodland of West Africa in relation to grazing and dominant grass type. *International Journal of Wildland Fire* 16: 531–539.
- Sawadogo, L., Nygård, R., & Pallo, F. 2002. Effects of livestock and prescribed fire on coppice growth after selective cutting of Sudanian savannah in Burkina Faso. *Annals of Forest Science* 185–195.

- Sawadogo, L., Tiveau, D., & Nygård, R. 2005. Influence of selective tree cutting, livestock and prescribed fire on herbaceous biomass in the savannah woodlands of Burkina Faso, West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 105: 335–345.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., & Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584–606.
- Schleuning, M., & Matthies, D. 2009. Habitat change and plant demography: assessing the extinction risk of a formerly common grassland perennial. *Conservation Biology* 23: 174–183.
- Scholes, R.J., & Archer, S.R. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517–544.
- Scholes, R.J., & Walker, B.H. 1993. *An African savanna: Synthesis of the Nylsvley Study*. Cambridge University Press, New York. 322 p.
- Seastedt, T.R., & Pyšek, P. 2011. Mechanisms of plant invasions of North American and European grasslands. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 133–153.
- Shaukat, S.S., Aziz, S., Ahmed, W., & Shahzad, A. 2012. Population structure, spatial pattern and reproductive capacity of two semi-desert undershrubs *senna holosericea* and *fagonia indica* in Southern Sindh, Pakistan. *Pakistan Journal of Botany* 44: 1–9.
- Shea, R.W., Shea, B.W., Kauffman, J.B., Ward, D.E., Haskins, C.I., & Scholes, M.C. 1996. Fuel biomass and combustion factors associated with fires in savanna ecosystems of South Africa and Zambia. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 101: 23551–23568.
- Silva, J.F., & Ataroff, M. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Wester Venezuela. *Acta Oecologica* 6 (20): 41–51.
- Silva, J.F., & Castro, F. 1989. Fire, growth and survivorship in a neotropical savanna grass *Andropogon semiberbis* in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 5: 387–400.

-
- Silva, J.F., Raventos, J., & Caswell, H. 1990. Fire and fire exclusion effects on the growth and survival of two savanna grasses. *Acta Oecologica* 11: 783–800.
- Silva, J.F., Raventos, J., Caswell, H., & Trevisan, M.C. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *The Journal of Ecology* 79: 345–355.
- Silvertown, J., Franco, M., & Perez-Ishiwara, R. 2001. Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research* 3: 393–412.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *The Journal of Ecology* 81: 465–476.
- Simpson, K.J., Ripley, B.S., Christin, P.-A., Belcher, C.M., Lehmann, C.E.R., Thomas, G.H., & Osborne, C.P. 2016. Determinants of flammability in savanna grass species. *Journal of Ecology* 104: 138–148.
- Smit, I.P.J., Asner, G.P., Govender, N., Vaughn, N.R., & van Wilgen, B.W. 2016. An examination of the potential efficacy of high-intensity fires for reversing woody encroachment in savannas. *Journal of Applied Ecology* 53: 1623–1633.
- Some, A.N., Traoré, K., Traoré, O., & Tassebedo, M. 2007. Potentiel des jachères artificielles à *Andropogon spp.* dans l'amélioration des propriétés chimiques et biologiques des sols en zone soudanienne (Burkina Faso). *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 11: 245–252.
- Srikanthasamy, T., Leloup, J., N'Dri, A.B., Barot, S., Gervais, J., Koné, A.W., Koffi, K.F., Le Roux, X., Raynaud, X., & Lata, J.-C. 2018. Contrasting effects of grasses and trees on microbial N-cycling in an African humid savanna. *Soil Biology and Biochemistry* 117: 153–163.
- 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: 1063–1072.

- Staver, A.C., Bond, W.J., Stock, W.D., van Rensburg, S.J., & Waldram, M.S. 2009. Browsing and fire interact to suppress tree density in an African savanna. *Ecological Applications* 19: 1909–1919.
- Stevens, N., Lehmann, C.E.R., Murphy, B.P., & Durigan, G. 2017. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology* 23: 235–244.
- Tenhumberg, B., Crone, E.E., Ramula, S., & Tyre, A.J. 2018. Time-lagged effects of weather on plant demography: drought and *Astragalus scaphoides*. *Ecology* 99: 915–925.
- Tilman, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press. 312 p.
- Titlyanova, A.A. 2008. Net primary production of the grass and swamp ecosystems. *Contemporary Problems of Ecology* 1: 278–283.
- Valverde, T., & Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545–562.
- Van Groenendael, J., De Kroon, H., & Caswell, H. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264–269.
- Van Wilgen, B.W., Govender, N., Biggs, H.C., Ntsala, D., & Funda, X.N. 2004. Response of savanna fire regimes to changing fire management policies in a large African National Park. *Conservation Biology* 18: 1533–1540.
- Walker, B.H., Ludwig, D., Holling, C.S., & Peterman, R.M. 1981. Stability of Semi-Arid Savanna Grazing Systems. *The Journal of Ecology* 69: 473.
- Wallace, J.M., & Prather, T.S. 2013. Comparative demography of an exotic herbaceous annual among plant communities in invaded canyon grassland: inferences for habitat suitability and population spread. *Biological Invasions* 15: 2783–2797.
- Warner, R.R., & Chesson, P. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *American Naturalist* 125: 769–787.

- Watkinson, A.R., & White, J. 1986. Some life-history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 313: 31–51.
- Weaver, S.E., & Cavers, P.B. 1980. Reproductive effort of two perennial weed species in different habitats. *The Journal of Applied Ecology* 17: 505–513.
- Werner, P.A., & Caswell, H. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103–1111.
- Williams, R.J., Gill, A.M., & Moore, P.H.R. 1998. Seasonal changes in fire behaviour in a tropical savanna in Northern Australia. *International Journal of Wildland Fire* 8: 227–239.
- Williams, R.J., Müller, W.J., Wahren, C.-H., Setterfield, S.A., & Cusack, J. 2003. Vegetation. In Andersen, A.N., Cook, G.D., & Williams, R.J. (eds.), *Fire in Tropical Savannas*, pp. 79–106. Ecological Studies. Springer, New York.
- Yé, L., Abbadie, L., Bardoux, G., Lata, J.-C., Nacro, H.B., Masse, D., de Parseval, H., & Barot, S. 2015. Contrasting impacts of grass species on nitrogen cycling in a grazed Sudanian savanna. *Acta Oecologica* 63: 8–15.
- You, H., Liu, Y., & Fujiwara, K. 2013. Effects of life-history components on population dynamics of the rare endangered plant *Davidia involucrata*. *Natural Science* 05: 62–70.
- Yuan, J., Liang, D., & Zhang, S. 2016. Litter and its interaction with standing vegetation affect seedling recruitment in Tibetan alpine grasslands. *Plant Ecology & Diversity* 9: 89–95.
- Zida, D., Sawadogo, L., Tigabu, M., Tiveau, D., & Odén, P.C. 2007. Dynamics of sapling population in savanna woodlands of Burkina Faso subjected to grazing, early fire and selective tree cutting for a decade. *Forest Ecology and Management* 243: 102–115.

Zimmermann, J., Higgins, S.I., Grimm, V., Hoffmann, J., & Linstädter, A. 2010. Grass mortality in semi-arid savanna: the role of fire, competition and self-shading. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 1–8.

Liste des figures

Figure 1. Diagramme conceptuel montrant l'influence globale des facteurs abiotiques sur la dynamique de la végétation d'une savane.....	11
Figure 2. Exemple de cycle de vie montrant des taux de survies (P), de rétrogression (R), de fécondité (F) et de croissances (G) entre les différents stades de développement chez le palmier de savane (<i>Borassus aethiopum</i>).....	13
Figure 3. Carte de la répartition globale des biomes terrestres montrant la répartition des savanes dans le monde.	17
Figure 4. Différents types de savanes correspondant à une savane sahélienne (a) une savane soudanienne (b) et une savane guinéenne (c).....	18
Figure 5. Schéma simplifié du fonctionnement global d'un écosystème de savane	19
Figure 6. Carte de l'Afrique de l'Ouest montrant la répartition des foyers de feu de savanes.	20
Figure 7. Rôle du feu dans le maintien des savanes.....	22
Figure 8. Photo des trois régimes de feu à Lamto (Côte d'Ivoire).....	23
Figure 9. Carte de la Côte d'Ivoire montrant la situation géographique de la réserve de Lamto	29
Figure 10. Diagrammes ombrothermiques de la réserve de Lamto (Côte d'Ivoire) montrant les précipitations et températures moyennes annuelles en 2015, 2016 et 2017.	31
Figure 11. Carte de la végétation de la réserve scientifique de Lamto, Côte d'Ivoire	32
Figure 12. Touffes de Poacées pérennes de la savane de Lamto au début du cycle 2 mois et 1 mois après le feu de janvier 2016.....	34
Figure 13. Feu de mi-saison à Lamto en janvier 2018	35

Figure 14. Localisation des parcelles d'étude dans les trois sites de savane arbustive sur la réserve de Lamto	36
Figure 15. Dispositif expérimental	36
Figure 16. Marquage des touffes d'herbe à l'aide de piquets métalliques muni d'une étiquette en lame d'acier	37
Figure 17. Différence entre une touffe d'herbe vide dans la partie centrale (a) et une touffe d'herbe pleine (b)	38
Figure 18. Mesure de la circonférence d'une touffe de Poacée pérenne à l'aide d'un mètre ruban à	39
Figure 19. Photo d'une touffe de Poacée pérenne morte (a) et fragmentée (b) donnant une touffe mère en haut à droite de la photo et trois fragments	40
Figure 20. Modèle de cycle de vie des Poacées pérennes comportant toutes les probabilités de réalisation des différentes transitions.	42
Figure 21. Relative abundances of grass species in each fire treatment in the Lamto savanna, Ivory Coast.	51
Figure 22. Tussock circumference according to grass species for each fire treatment in the Lamto savanna, Ivory Coast.....	54
Figure 23. Overall relative abundance of grass tussocks in circumference classes for the four fire treatments and the four dominant grass species of the Lamto savanna, Ivory Coast.	55
Figure 24. Proportion of tussocks with a central die-back for the four dominant grass species, according to fire treatments in Lamto, Ivory Coast.	57
Figure 25. Proportion of tussocks with a central die-back as a function of tussock circumference for the nine grass species of the Lamto savanna, Ivory Coast.....	58
Figure 26. Tussock mortality as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference.	77

Figure 27. Fragmentation of tussocks as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference.	78
Figure 28. Tussocks growth as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference.	80
Figure 29. Tussock retrogression as a function of fire treatment, grass species and tussock circumference.	82
Figure 30. Seed production by tussock as a function of fire treatment (a), grass species (b) and tussock circumference (c and d).	84
Figure 31. Fecundity measured as the number of new tussocks per tussock of the same species as a function of species.	85
Figure 32. Life cycle diagram of the five size-class matrix model.	108
Figure 33. Sensitivity matrices for the five size classes average matrix models of <i>A. canaliculatus</i> for the four fire treatments.	114
Figure 34. Sensitivity matrices for the five size classes mean matrix models of the four species in the mid-season fire treatments.	115
Figure 35. Elasticity matrices for the mean matrix models of <i>A. canaliculatus</i> for the four fire treatments.	116
Figure 36. Elasticity matrices for the average matrix models of the four species for the mid-season fire treatments.	117
Figure 37. Comparison of predicted size class distribution (PSCD) and observed size class distribution (OSCD) of all species for the mid-season fire treatment.	118
Figure 38. Comparison of predicted size class distribution (PSCD) and observed size class distribution (OSCD) of <i>A. canaliculatus</i> for all fire treatments.	119
Figure 39. Difference between plots subject to the late fire and those subjected to the mid-season fire.	123

Figure 40. Densité des touffes de Poacées pérennes en fonction des traitements de feu en 2016 et en 2017 146

Figure 41. Cartographie montrant la distribution de toutes les touffes de Poacées pérennes sur une parcelle de feu précoce et une parcelle de feu tardif en 2015..... 148

Liste de tableaux

Table 1. Description succincte des principaux paramètres démographiques mesurés.	14
Table 2. Mean tussock circumference \pm standard error (cm) for each grass species and fire treatment in Lamto savanna in Ivory Coast.	53
Table 3. Abundance and proportion of perennial grasses on all subplots the first and second years of study (overall tussocks).	75
Table 4. Table showing (1) the χ^2 values of binary logistic regressions analyzing the effect of fire treatment, grass species, tussock circumference and two and three way interactions the interactions on tussock probability to die, to become fragmented, to grow and to retrogress using the glmer procedure, (2) the F values for linear regression analyzing the effect of fire treatment, grass species, tussock circumference and two and three way interactions on the number of seed produced by grasses and the production of new tussocks using the lm procedure.	76
Table 5. Average number of individuals of each grass species in each fire treatment, censused by size class in 2018 in the Lamto savanna of Ivory Coast.	111
Table 6. Asymptotic grow rates of the mean transition matrix calculated over the three monitored one-year transitions.	112
Table 7. Values of λ calculated for each one-year transition matrix for each species and fire treatment.	113
Table 8: Mean age in each tussock size class for the four grass species and four fire treatments.	120