
Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles /
Université libre de Bruxelles Institutional Repository
Thèse de doctorat/ PhD Thesis

Citation APA:

Boyemba Bosela, F. (2011). *Ecologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée* (Unpublished doctoral dissertation). Université libre de Bruxelles, Faculté des Sciences – Sciences biologiques, Bruxelles.

Disponible à / Available at permalink : <https://dipot.ulb.ac.be/dspace/bitstream/2013/209883/4/cbe7e4e0-3602-45bc-b0fd-ec5dcedd9d3c9.txt>

(English version below)

Cette thèse de doctorat a été numérisée par l'Université libre de Bruxelles. L'auteur qui s'opposerait à sa mise en ligne dans DI-fusion est invité à prendre contact avec l'Université (di-fusion@ulb.be).

Dans le cas où une version électronique native de la thèse existe, l'Université ne peut garantir que la présente version numérisée soit identique à la version électronique native, ni qu'elle soit la version officielle définitive de la thèse.

DI-fusion, le Dépôt Institutionnel de l'Université libre de Bruxelles, recueille la production scientifique de l'Université, mise à disposition en libre accès autant que possible. Les œuvres accessibles dans DI-fusion sont protégées par la législation belge relative aux droits d'auteur et aux droits voisins. Toute personne peut, sans avoir à demander l'autorisation de l'auteur ou de l'ayant-droit, à des fins d'usage privé ou à des fins d'illustration de l'enseignement ou de recherche scientifique, dans la mesure justifiée par le but non lucratif poursuivi, lire, télécharger ou reproduire sur papier ou sur tout autre support, les articles ou des fragments d'autres œuvres, disponibles dans DI-fusion, pour autant que :

- Le nom des auteurs, le titre et la référence bibliographique complète soient cités;
- L'identifiant unique attribué aux métadonnées dans DI-fusion (permalink) soit indiqué;
- Le contenu ne soit pas modifié.

L'œuvre ne peut être stockée dans une autre base de données dans le but d'y donner accès ; l'identifiant unique (permalink) indiqué ci-dessus doit toujours être utilisé pour donner accès à l'œuvre. Toute autre utilisation non mentionnée ci-dessus nécessite l'autorisation de l'auteur de l'œuvre ou de l'ayant droit.

----- **English Version** -----

This Ph.D. thesis has been digitized by Université libre de Bruxelles. The author who would disagree on its online availability in DI-fusion is invited to contact the University (di-fusion@ulb.be).

If a native electronic version of the thesis exists, the University can guarantee neither that the present digitized version is identical to the native electronic version, nor that it is the definitive official version of the thesis.

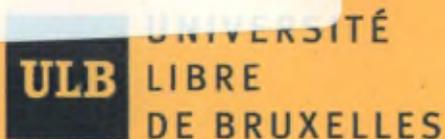
DI-fusion is the Institutional Repository of Université libre de Bruxelles; it collects the research output of the University, available on open access as much as possible. The works included in DI-fusion are protected by the Belgian legislation relating to authors' rights and neighbouring rights. Any user may, without prior permission from the authors or copyright owners, for private usage or for educational or scientific research purposes, to the extent justified by the non-profit activity, read, download or reproduce on paper or on any other media, the articles or fragments of other works, available in DI-fusion, provided:

- The authors, title and full bibliographic details are credited in any copy;
- The unique identifier (permalink) for the original metadata page in DI-fusion is indicated;
- The content is not changed in any way.

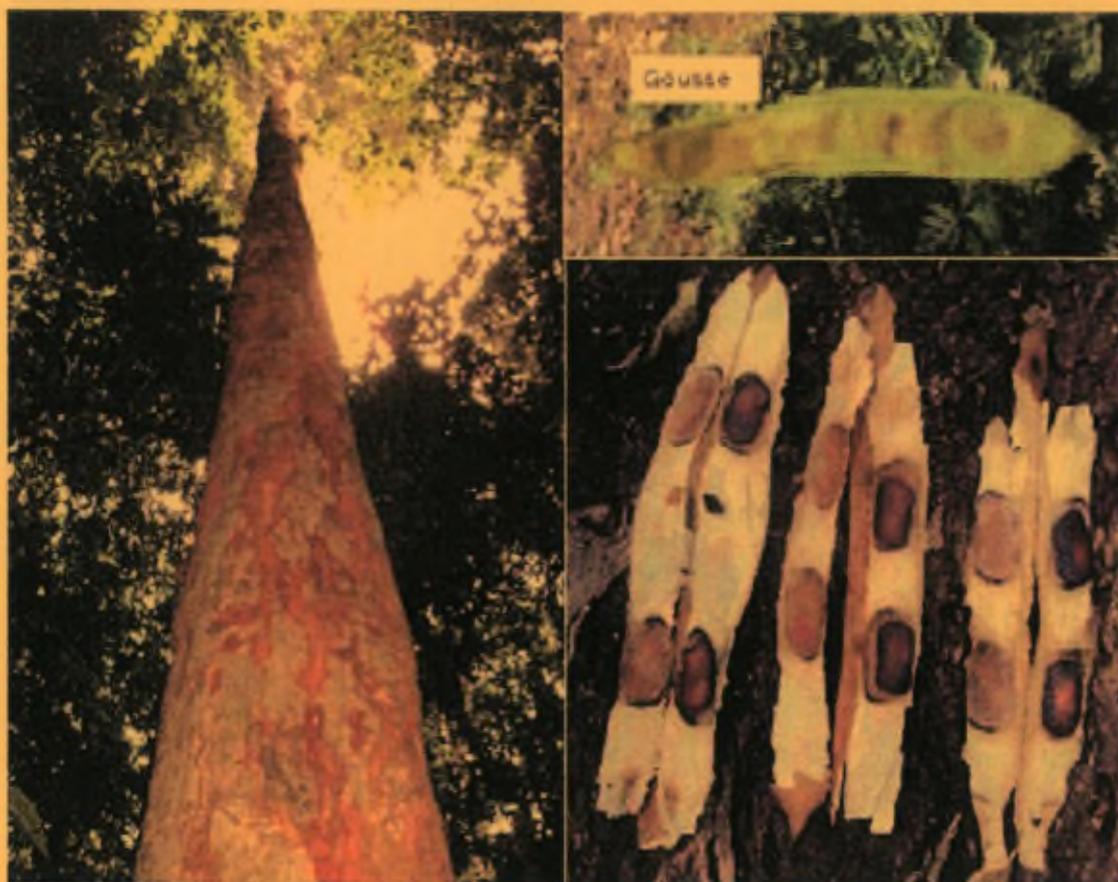
It is not permitted to store the work in another database in order to provide access to it; the unique identifier (permalink) indicated above must always be used to provide access to the work. Any other use not mentioned above requires the authors' or copyright owners' permission.

D 03811

16/05/2011



ÉCOLOGIE DE *PERICOPSIS ELATA* (HARMS) VAN MEEUWEN (FABACEAE), ARBRE DE FORÊT TROPICALE AFRICAINE À RÉPARTITION AGRÉGÉE



Thèse présentée pour l'obtention du titre de Docteur en Sciences

Par

Faustin BOYEMBA BOSELA

Promoteur : Prof. Dr. Charles DE CANNIÈRE
Co-Promoteurs : Dr. Sylvie GOURLET-FLEURY
Prof. Dr. Jean-Pierre MATE MWERU

Juin 2011

Universite Libre de Bruxelles



003482569

6

**ÉCOLOGIE DE *PERICOPSIS ELATA* (HARMS) VAN MEEUWEN
(FABACEAE), ARBRE DE FORÊT TROPICALE AFRICAINE À
RÉPARTITION AGRÉGÉE**

Faustin BOYEMBA BOSELA

Université Libre de Bruxelles
Service d'Ecologie du Paysage et Systèmes de Production Végétale
50, Avenue Franklin Roosevelt
1050 Bruxelles

Composition du Jury :

Prof. Dr. Marjolein VISSER (Présidente, Université Libre de Bruxelles / Belgique)
Prof. Dr. Olivier HARDY (Secrétaire, Université Libre de Bruxelles)
Prof. Dr. Jan BOGAERT (Membre, Université de Liège - Gembloux / Belgique)
Dr. Hans BECKMAN (Membre, Musée Royale de l'Afrique Centrale / Belgique)
Prof. Dr. Charles DE CANNIÈRE (Promoteur, Université Libre de Bruxelles)
Dr. Sylvie GOURLET-FLEURY (Co-Promoteur, CIRAD-Montpellier / France)
Prof. Dr. Jean-Pierre MATE MWERU (Co-Promoteur, Université de Kisangani /
R.D. Congo)

Année académique 2010 - 2011

BOYEMBA F.B., 2011. Ecologie de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Belgique, 181 p.

A mes parents...

A mes frères et sœurs ...

A mes enfants ...

FINANCEMENTS

La présente étude a été réalisée grâce à plusieurs sources de financement :

Je tiens à remercier le Gouvernement de la Belgique au travers de la CTB (Coopération Technique Belge) qui continue à accorder son soutien, via une coopération bilatérale, à l'élite intellectuelle de la République Démocratique du Congo et dont la bourse m'a permis d'effectuer des voyages d'aller et retour entre les deux pays et de réaliser cette thèse dans des bonnes conditions à l'Université Libre de Bruxelles.

Je remercie aussi particulièrement la Commission Européenne au travers du projet REAFOR/FAO/CIFOR/RDC (Relance de la Recherche Forestière en République Démocratique du Congo) pour la confiance accordée à ma personne et dont les bourses m'ont permis de réaliser les travaux de terrain dans des conditions particulièrement meilleures. Cette bourse m'a aussi donné l'occasion de participer à un Symposium international de l'ATBC – Association for Tropical Biology and Conservation, du 19 – 23 juillet 2010, à Bali, Indonésie. Ce voyage absolument extraordinaire fait partie de mes plus beaux souvenirs.

Enfin, je remercie le CIFOR (Centre International pour la Recherche Forestière) qui a volé à mon secours en finançant aussi quelques mois de mon dernier séjour belge. La Fondation David et Alice Van Buuren m'a en outre aidé à terminer cette thèse encore une fois dans des bonnes conditions.

REMERCIEMENTS

Au cours de ces quelques années passées à étudier l'écologie de *Pericopsis elata* (l'afromosia), une multitude de personnes m'ont soutenu et ont contribué d'une manière ou d'une autre à la construction des idées développées dans ce document. Je ne remercierai jamais assez et serai toujours infiniment reconnaissant envers ceux qui m'ont donné l'occasion de faire cette thèse.

Le Professeur Charles DE CANNIÈRE, directeur du Service d'Ecologie du Paysage et Systèmes de Production végétale, est le promoteur de cette étude. Son accord en 2007 à assurer la supervision de cette thèse m'a permis de retrouver l'espoir qui s'envolait avec l'annonce du départ en retraite du Professeur Jean LEJOLY. Ce travail lui doit donc beaucoup, son investissement ayant été constant jusqu'au bout de l'aventure.

Le Dr. Sylvie GOURLET-FLEURY, Responsable au CIRAD-ES de l'UR Biens et Services des Ecosystèmes Forestiers Tropicaux et Co-Promotrice de ce travail, est non seulement la personne qui a contribué le plus à l'élaboration du protocole de départ, mais elle est aussi la personne avec qui j'ai échangé énormément de fois, dans le cadre de ce travail, durant ses missions de terrain à Kisangani et mes séjours de stage à Montpellier. Elle a donc très fortement marqué ma façon de voir les choses en matière d'écologie des espèces forestières, avec ses connaissances hallucinantes. Sa rigueur légendaire constituait plutôt pour moi des encouragements très chaleureux.

Le professeur Jean-Pierre MATE, Doyen de la Faculté d'Agroforesterie à l'Université de Kisangani et deuxième Co-Promoteur de ce travail, m'a beaucoup aidé et soutenu durant toute la durée de la thèse. Ce travail lui doit donc beaucoup, pour les encouragements qu'il m'a adressés.

Le Professeur Emérite Jean LEJOLY, collaborateur scientifique à l'Herbarium de l'Université Libre de Bruxelles (BRLU), est à l'origine de ce travail : merci infiniment. Je tiens également à remercier du fond de coeur le professeur Léopold NDJELE, Faculté des Sciences à l'Université de Kisangani, pour avoir proposé et soutenu sans faille, en 2004, ma candidature à la Coopération Technique Belge et au Laboratoire de Botanique Systématique et de Phytosociologie de l'Université Libre de Bruxelles. Je tiens donc à lui présenter au travers de ces quelques mots ma profonde gratitude ainsi que mes meilleurs sentiments à son égard.

Remerciements

Pour continuer avec ceux qui ont joué un rôle déterminant dans la réalisation de cette étude, je tiens à remercier très sincèrement le Dr. Robert NASI, responsable au CIFOR du Programme Forêts et Environnement, pour la confiance et l'intérêt qu'il m'a toujours témoigné, les soutiens qu'il a apportés à ma personne dans le cadre de ce travail.

Je remercie aussi tous les membres de mon jury de thèse pour avoir accepté d'en faire partie et pour y avoir consacré une attention particulièrement pointue, indispensable à l'amélioration du présent document : merci infiniment.

Mes problèmes d'analyse et d'interprétation des données de sols ont été surmontés grâce à l'aide et à la disponibilité de Dr. Vincent FREYCON, du CIRAD-ES. Je remercie aussi infiniment Nicolas FAUVET pour avoir disponibilisé tous les supports d'images utilisés dans le cadre de ce travail.

Au cours de mes recherches bibliographiques, les aides ont été nombreuses. Je tiens à témoigner une reconnaissance particulière au Prof. Jean-Rémy MAKANA, aux Dr. Ingrid PARMENTIER, Nicolas PICARD, Frédéric MORTIER, Adeline FAYOLLE, Corneille EWANGO, aux doctorants Nils BOURLAND, Benjamin TOIRAMBE et Dakis OUEDRAOGO, qui m'ont transmis assez des sources qui constituent en partie le fondement de ce travail.

Je tiens également à remercier le WWF-RDC, en particulier Monsieur Bruno PERODEAU pour le soutien et l'intérêt qu'il n'a cessé de manifester à mon égard pour ce travail. Merci aussi à François MAKOLOH pour les encouragements.

Mes quatre années de thèse ont aussi grandement bénéficié des multiples moments de bonheur et de confiance, des encouragements, services, discussions et sourires, entre amis, collègues et compagnons de terrain. A tous je dis merci infiniment. Justin ASIMONYIO m'a beaucoup aidé et soutenu dans la collecte des données. Je le remercie très sincèrement pour la confiance et l'intérêt qu'il m'a témoigné. Merci à vous tous, frères, amis et collègues, que je n'ai pas mentionnés mais auxquels je pense beaucoup.

Enfin, if the good weather lasts Rosette LIKOKO. Par dessus tout je tiens à la remercier très sincèrement, elle qui m'est chère à plus de 100 %, pour le soutien sans faille et surtout l'incroyable patience et la fermeté inébranlable dont elle a fait preuve durant environ deux ans de notre éloignement. Si ces quelques mots pourront exprimer tous mes meilleurs sentiments envers elle.

RÉSUMÉ

Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) n'est présent, dans la province Orientale de la République Démocratique du Congo, que dans le District de la Tshopo (197 657 km²). Dans cette région, *P. elata* constitue la principale espèce exploitée comme bois d'œuvre par les sociétés multinationales. Cette espèce est pourtant inscrite sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) suite au constat d'un déclin marqué de ses populations en Afrique de l'Ouest et d'une absence avérée de régénération naturelle sous canopée dense. L'étude de ses populations est indispensable pour disposer d'une bonne connaissance de l'autoécologie de cette espèce, de déterminer par exemple dans quelles conditions elle se développe pour pouvoir mettre en place des règles appropriées de gestion.

A l'échelle locale, *P. elata*, espèce héliophile à dispersion anémochore, présente une répartition spatiale agrégée complexe : on trouve des agrégats faisant jusqu'à 1 ha, séparés d'une distance moyenne d'environ 100 m. Notre étude montre que *P. elata* disperse ses diaspores jusqu'à plus de 100 m du semencier. *P. elata* est un marqueur de perturbations importantes : cette espèce a besoin de trouées de grande taille pour se régénérer et s'installer en populations denses (jusqu'à plus de 20 pieds/ha d'arbres \geq 10 cm de diamètre). La lumière n'est pas le seul facteur qui détermine son installation. Certains facteurs liés au sol jouent également un rôle : *P. elata* préfère les sols argileux, avec des faibles teneurs en aluminium échangeable et plutôt riches en phosphore assimilable pour se régénérer et former des agrégats de forte densité. Enfin, suite à une mortalité importante des jeunes tiges lorsque le milieu est fermé, *P. elata* reconstitue difficilement ses effectifs exploitables : plus de 30 ans sont nécessaires pour reconstituer au moins 50 % de cet effectif.

Nos résultats permettent de formuler des recommandations relatives à la gestion de *P. elata* : (i) pratiquer des ouvertures relativement grandes (\geq 50 m de rayon) dans les peuplements à *P. elata* et/ou autour des semenciers ; (ii) tenir compte du type de sol (sol argileux) avant de pratiquer les ouvertures de la canopée ; (iii) n'exploiter que les arbres \geq 90 cm dhp (ne pas exploiter plus de 75 % d'arbres \geq 90 cm dhp est plus mieux).

Mots clés : Autoécologie, *Pericopsis elata*, agrégats, lumière, sol argileux, forêt tropicale humide africaine, République Démocratique du Congo.

ABSTRACT

In the Republic Democratic of Congo, *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) is only present in the Tshopo district (197 657 km²). Here, *P. elata* constitutes the main species commonly exploited as service wood by several multinational companies. Given the accelerating decline of its population in West Africa and the absence of natural regeneration under the closed canopy, this species is included in the IUCN red list of threatened species. The study of its population is therefore essential to better understand the autecology of this species and to determine, for example, the growth conditions of *P. elata*. This would allow an establishment of appropriate management rules.

At a local scale, *P. elata*, a heliophilic species with anemochory dispersion, show a complex clumped spatial distribution: One can find aggregates population reaching 1 ha, separated with an average distance of about 100 m. Our study shows that *P. elata* disperses its seedlings till more than 100 m from the mother tree. *P. elata* is an indicator of important disturbances: this species needs large artificial gaps to regenerate and establish dense populations (until more than 20 stems/ha of trees ≥ 10 cm of diameter). Light is not the only factor that determines its establishment. Certain factors related to soil also play a rule. To regenerate and form highly dense aggregate populations, *P. elata* prefers clay soils, with few amounts of exchange aluminium and rather rich in assimilate phosphorus. Finally, after an important mortality of young stems under a closed canopy, *P. elata* hardly reconstitutes its exploitable effectives. More than 30 years are needed to reconstitute at least 50% of this effective.

With regard to the management of *P. elata*, our results allow formulating recommendations: (i) make relatively large artificial gaps (≥ 50 m of radius) within the population of *P. elata* and/or around the mother trees; (ii) take into account the type of soil (clay soil) before creating artificial canopy gaps; (iii) exploit only trees ≥ 90 cm dbh (diameter at breast height) (it is more better to avoid exploiting more than 75% of trees ≥ 90 cm dbh).

Keywords: Autecology, *Pericopsis elata*, aggregates, light, clay soil, African tropical humid forest, Republic Democratic of Congo.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	v
ABSTRACT	vi
I. INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
I.1 Contexte général des forêts tropicales.....	2
I.2 Exploitation forestière industrielle.....	4
I.3 Un besoin urgent d'une gestion responsable des ressources forestières	7
I.4 <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen, une espèce « emblématique »	10
I.4.1 Brève présentation.....	10
I.4.2 Une espèce très exploitée	10
I.4.3 Aire de répartition en RDC	13
I.4.4 Biologie et écologie.....	15
I.4.4.1 Tempérament et croissance diamétrique.....	15
I.4.4.2 Phénologie.....	16
I.4.4.3 Mode de dispersion	17
I.4.5 Répartition spatiale et principaux facteurs déterminants	18
I.4.6 Régénération naturelle.....	20
I.4.7 Conséquences pour la gestion des populations	21
I.5 Hypothèses de travail	21
I.6 Objectifs du travail.....	22
I.7 Structure de la thèse	23
II. MILIEU D'ETUDE ET GENERALITES A PROPOS DES MATERIELS ET DES METHODES	25
II.1 Milieu d'étude.....	26
II.1.1 Situation géographique	26
II.1.2 Cadre physique	27
II.1.2.1 Contexte climatique	27
II.1.2.2 Contexte édaphique.....	29
II.1.3 Formations végétales	30
II.1.4 Actions humaines.....	32
II.2 Généralités à propos des matériels et des méthodes	33
II.2.1 Présentation des dispositifs de mesure.....	33
II.2.2 Mesures des arbres.....	35
II.2.3 Identifications botaniques	36
II.2.4 Outils d'analyses statistiques	36
III. RÉSULTATS.....	37
Chapitre 1.....	39
<i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) : une espèce indicatrice de perturbations importantes dans la réserve forestière de Yoko, R. D. Congo	39
Résumé	40
1.1 Introduction	41
1.2 Matériel et méthodes	43
1.3 Résultats	48
1.3.1 Structure des peuplements forestiers des zones étudiées.....	48

Liste des figures et des photographies

1.3.1.1	Densité et surface terrière.....	48
1.3.1.2	Structure diamétrique	49
1.3.2	Composition floristique.....	51
1.3.2.1	Richesse et diversité floristique.....	51
1.3.2.2	Similarité floristique.....	54
1.3.2.3	Espèces caractéristiques des forêts étudiées.....	56
1.4	Discussion	58
1.4.1	Les arbres des peuplements à <i>P. elata</i> ont un diamètre plus faible.....	58
1.4.2	Les peuplements avec et sans <i>P. elata</i> constituent deux communautés végétales différentes.....	60
1.4.3	Les peuplements à densité élevée de <i>P. elata</i> ont une richesse et une diversité floristique plus faible.....	61
1.4.4	<i>Pericopsis elata</i> se développe dans des trouées de grande taille	62
	Conclusion.....	64
	Remerciements	64
Influence des ouvertures de la canopée sur la régénération de <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans les forêts denses semi-décidues de Kisangani, R.D. Congo..... 65		
	Résumé	66
	2.1 Introduction	67
	2.2 Matériel et méthodes	69
	2.3 Résultats	71
	2.3.1 Structure des populations de <i>P. elata</i>	71
	2.3.1.1 Densité et surface terrière.....	71
	2.3.1.2 Structure diamétrique	72
	2.3.1.3 Répartition spatiale.....	73
	2.4 Discussion	76
	Conclusion.....	78
Chapitre 3..... 79		
Influence des conditions édaphiques sur la répartition spatiale de <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt dense humide de Yoko, R.D. Congo..... 79		
	Résumé	80
	3.1 Introduction	81
	3.2 Matériel et méthodes	83
	3.3 Résultats	86
	3.3.2 Influence de la topographie sur la répartition spatiale de <i>P. elata</i>	86
	3.3.2.1 Position des <i>P. elata</i> en fonction de la topographie	86
	3.3.2.2 Relation entre la densité de <i>P. elata</i> et la topographie (altitude et pente).....	88
	3.3.3 Influence des propriétés du sol sur la répartition spatiale de <i>P. elata</i> à Yoko	89
	3.3.3.1 Relation entre les propriétés du sol	89
	3.3.3.2 Relation entre la densité de <i>P. elata</i> et les propriétés du sol.....	91
	3.4 Discussion	93
	3.4.1 La densité de <i>P. elata</i> est corrélée négativement avec l'altitude et la pente ..	93
	3.4.2 <i>P. elata</i> préfère les sols argileux et riches en phosphore	94
	Conclusion.....	96

Chapitre 4.....	97
Régularité de la fructification et dispersion des fruits de <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt dense humide de Yoko, R.D. Congo	97
Résumé	98
4.1 Introduction	99
4.2 Matériel et méthodes	101
4.3 Résultats	104
4.3.1 Variabilité de la fructification.....	104
4.3.2 Variation individuelle et mensuelle de la quantité de fruits	105
4.3.3 Distance de dispersion des graines	108
4.4 Discussion.....	109
4.4.1 La fructification chez <i>P. elata</i> diffère entre les années, les mois et les arbres	110
4.4.2 <i>P. elata</i> disperse ses diaspores jusqu'à 100 m de la base du pied.....	111
Conclusion.....	112
Chapitre 5.....	115
Simulation de l'évolution de <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) après une exploitation dans la forêt dense humide de Yoko, R.D. Congo : définir de nouvelles règles d'exploitation.....	115
Résumé	116
5.1 Introduction	117
5.2 Matériel et méthodes	118
5.3 Résultats	122
5.3.1 Caractéristiques structurales : Densité, surface terrière et volume.....	122
5.3.2 Caractéristiques démographiques.....	122
5.3.3 Simulation de la croissance des arbres	124
5.3.3 Taux de reconstitution de l'effectif exploitable.....	126
5.3.4 Durée de la rotation	129
5.4 Discussion.....	130
Conclusion.....	132
IV. DISCUSSION GENERALE.....	133
Introduction	133
IV.1 Pourquoi interpréter la répartition spatiale d'une espèce ?	133
IV. 1.1 La répartition spatiale de <i>P. elata</i> est-elle particulière ?	133
IV.1.2 Paramètres du milieu et agrégation des espèces.....	134
IV.2 Les perturbations importantes sont le moteur de la régénération de <i>P. elata</i> ...	137
IV.2.1 Conséquences sur la diversité végétale	137
IV.2.2 Interventions sylvicoles.....	138
IV.3 Pistes de réflexion pour une gestion responsable de <i>P. elata</i>	139
V. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	143
V.1 Pratiquer des ouvertures de la canopée.....	143
V.2 Choix du type de sol	144
V.3 Définir de nouvelles normes d'exploitation	144
Références bibliographiques.....	147

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Espèces commerciales les plus exploitées en RDC de 2005 à 2008 (volumes exploités en m ³)	5
Figure 1.2 Aire de répartition de <i>P. elata</i> en Afrique	11
Figure 1.3 Aire de répartition de <i>P. elata</i> en RDC. Territoires administratifs dans lesquels l'espèce est présente (zone verte)	14
Figure 1.4 District de la Tshopo et ses territoires administratifs : aire de répartition de <i>P. elata</i> en province Orientale. Position de la réserve forestière de Yoko et du centre de Yangambi (Chef-lieu du District) par rapport à la ville de Kisangani	14
Figure 1.5 Différentes stratégies de croissance et de développement en fonction de la lumière (Oldeman & Van Dijk, 1991)	16
Figure II.1 République Démocratique du Congo et ses voisins. Localisation de la zone d'étude	26
Figure II.2 Localisation des Chefs-lieux de territoires et sites d'étude par rapport à la ville de Kisangani	27
Figure II.3 Courbes de précipitation et de température pour la région de Kisangani : (a) ville de Kisangani (site de Yoko), moyennes mensuelles des années 1987-1996 (pas de données récentes disponibles); (b) centre de Yangambi, moyennes mensuelles des années 2000-2008. La partie grisée correspond aux périodes ou mois pendant lesquels les précipitations sont supérieures à la moyenne	28
Figure II.4 La RDC : carte d'occupation des sols. La légende présente les principales formations végétales	32
Figure II.5 Dispositifs permanents de recherche pour les sites de Yoko et Yangambi.	34
Figure 1.1 Localisation de la Réserve forestière de Yoko (RFY). R : route	43
Figure 1.2 Répartition des individus de <i>P. elata</i> ≥ 10 cm de diameter (dhp) dans la parcelle de 250 ha	44
Figure 1.3 Dispersion des valeurs de surface terrière (G) pour les trois zones de densités de <i>P. elata</i> considérées	48
Figure 1.4 Distribution diamétrique des tiges inventoriées dans chaque zone étudiée	49
Figure 1.5 Distribution des catégories de diamètre pour chaque zone étudiée	50
Figure 1.6 Les cinq familles les mieux représentées dans chaque zone étudiée	52
Figure 1.7 Dispersion des valeurs de diversité pour les trois zones de densités de <i>P. elata</i> considérées	53
Figure 1.8 Courbes de raréfaction pour les trois zones étudiées	54
Figure 1.9 Ordination des placettes d'inventaire par AFC	55
Figure 1.10 Dispersion des valeurs de densité (N ind./ha) des espèces pionnières pour les deux zones à <i>P. elata</i>	56
Figure 2.1 Localisation des sites d'études et de la ville de Kisangani	69
Figure 2.2 Distribution diamétrique des tiges de <i>P. elata</i> dans les parcelles des forêts	72

étudiées	
Figure 2.3 Vue de la répartition spatiale des individus de <i>P. elata</i> \geq 1 cm de diameter (dhp) dans les parcelles d'inventaire (250 ha pour Yoko et 190 ha pour Yangambi)	73
Figure 2.4 Analyse de la répartition spatiale des populations de <i>P. elata</i> dans les parcelles d'inventaire	74
Figure 2.5 Analyse de la répartition spatiale du mélange de semis (arbres < 10 cm dhp) et semenciers (arbres \geq 30 cm dhp) de <i>P. elata</i> dans les parcelles d'inventaire	75
Figure 3.1 Localisation du site d'étude et de la ville de Kisangani	83
Figure 3.2 Cartographie des populations de <i>P. elata</i> \geq 10 cm dhp dans la parcelle d'étude (250 ha) sur un fonds topographique (altitudes)	87
Figure 3.3 Cartographie des populations de <i>P. elata</i> \geq 10 cm dhp dans la parcelle d'étude (250 ha) sur un fonds topographique (pentes)	87
Figure 3.4 Autocorrélation spatiale de chaque variable (densité locale : 1 ha ; altitude ; pente)	88
Figure 3.5 Densité locale de <i>P. elata</i> (nombre d'individus à l'hectare) et sa relation avec la topographie (moyennes altitude et pente à l'hectare)	89
Figure 3.6 Ordination des variables texturales et chimiques des sols de surface (10-20 cm de profondeur) par l'ACP.....	90
Figure 3.7 Ordination des points de prélèvement \times variables texturales et chimiques des sols de Yoko par l'ACP	91
Figure 3.8 Proportions (moyennes en %) des éléments texturaux des sols de la parcelle de Yoko pour les trois zones présentant des densités différentes en <i>P. elata</i> ..	92
Figure 4.1 Vue du dispositif de placettes au sol permettant de suivre la chute des fruits de <i>P. elata</i>	103
Figure 4.2 Proportions (%) d'arbres en fruit : (a) par années ; (b) par classes de diamètre ; (c) par portions de la couronne	104
Figure 4.3 Nombre (N) de gousses dénombrées (moyennes/m ²) par diamètres (dhp) des arbres	105
Figure 4.4 Proportions (%) d'arbres en fruits pour chaque mois d'observation	107
Figure 4.5 Nombre (N) de gousses/m ² (moyenne par arbre) par mois d'observation pour la population totale (population comprenant les arbres en fruits et sans fruits) et la population fructifiée (population comprenant uniquement les arbres en fruit) et courbe de précipitation pour la région de Kisangani	107
Figure 4.6 Proportions (%) de gousses suivant les distances de dispersion définies pour l'ensemble des pieds reproducteurs et toutes directions de chute confondues	108
Figure 4.7 Proportions (%) de gousses suivant les distances de dispersion définies pour l'ensemble des pieds reproducteurs par direction de chute	109
Figure 5.1 Exemple de structure diamétrique de la population totale d'une espèce montrant les arbres théoriquement exploitables (arbres de diamètre \geq DME) et les arbres d'avenir (arbres de diameter < DME)	120

Liste des figures et des photographies

Figure 5.2 Exemple d'une courbe d'évolution du taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables	121
Figure 5.3 Distribution diamétrique des arbres de <i>P. elata</i> \geq 10 cm dhp lors de la deuxième campagne de mesure (2009) : arbres morts et recrutés par classe de diamètre et arbres déjà présents dans la classe	123
Figure 5.4 Distribution des accroissements moyens annuels en diamètre par classes de diamètre des arbres de <i>P. elata</i> \geq 10 cm dhp dans la forêt étudiée	123
Figure 5.5 Taux (%) de mortalité annuel des arbres par classes de diamètre	124
Figure 5.6 Dispersion des valeurs d'accroissement moyen annuel e diamètre (Δd) pour les quatre catégories de diamètre considérées	125
Figure 5.7 Evolution de <i>P. elata</i> face à l'exploitation : structure diamétrique et taux de reconstitution	127
Figure 5.8 Courbes de reconstitution de l'effectif exploitable de <i>P. elata</i> dans la forêt de Yoko à Kisangani en RDC, en fonction de la rotation, avec un taux de mortalité de 0,6 %	129

LISTE DES PHOTOGRAPHIES

Photo I.1 <i>P. elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt « aménagée », c'est-à-dire ayant subi des traitements sylvicoles dans les années 40 à Yangambi (R.D. Congo) dans le but de favoriser sa régénération. Résultats des éclaircies	1
Photo I.2 Partie aérienne, gousses et graines de <i>Pericopsis elata</i>	10
Photo III.1 Peuplement à <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt de Yoko à Kisangani, R.D. Congo. Photo montrant l'image de la zone 3 (peuplement à densité élevée de <i>P. elata</i> , soit 5 pieds/ha et plus	39
Photo III.2 Jeunes plants de <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt « aménagée », c'est-à-dire ayant subi des traitements sylvicoles (éclaircies) dans les années 40 à Yangambi (R.D. Congo) dans le but de favoriser la régénération	65
Photo III.3 <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt de Yoko à Kiasangani, R.D. Congo	79
Photo III.4 Fruit (gousse légèrement ailée) et graines de <i>Pericopsis elata</i> (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae)	97
Photo III.5 Parc à bois : <i>Pericopsis elata</i> (l'afroformosa) représente environ 90 % des grumes rassemblées dans ce parc à bois	115

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 Contributions (%) des classes de diamètre au χ^2 et résidus. Les classes ≥ 8 (≥ 80 cm dhp), 6 (60-70 cm), 7 (70-80 cm), et 2 (20-30 cm) sont les plus contributives	50
Tableau 1.2 Contributions (%) des catégories de diamètre au χ^2 et résidus pour chaque catégorie de diamètre	51
Tableau 1.3 Caractéristiques floristiques des peuplements forestiers étudiés	53
Tableau 1.4 Variance expliquée par les quatre premiers axes de l'AFC sur la matrice de 60 placettes \times 169 espèces	55
Tableau 1.5 Espèces caractéristiques des forêts de chaque zone	57
Tableau 2.1 Densité et surface terrière des populations de <i>P. elata</i> ≥ 1 cm dhp dans les sites d'étude	71
Tableau 3.1 Proportions (%) de nombre d'individus de <i>P. elata</i> ≥ 10 cm dhp pour chaque valeur de pente (moyenne en %) et le nombre d'hectares (placettes) dans lesquels les individus sont distribués	88
Tableau 3.2 Coefficients de corrélation de Pearson (R) entre les propriétés du sol et les trois premiers axes de l'ACP	90
Tableau 3.3 Valeurs moyennes des paramètres physico-chimiques et texturaux des sols (moyennes pour les deux profondeurs, obtenues pour chaque zone de densité de <i>P. elata</i> dans la parcelle de Yoko (250 ha)	93
Tableau 4.1 Comparaison des arbres (diamètres) et intervalle de confiance à 95 % du nombre (N) de gousses/m ² au sein de chaque classe de diamètre	106
Tableau 4.2 Comparaison multiple des moyennes (valeurs logarithmiques) des gousses entre directions de chute	109
Tableau 5.1 Quelques caractéristiques de la structure des populations de <i>P. elata</i> dans la forêt étudiée	122
Tableau 5.2 Caractéristiques de la dynamique des populations de <i>P. elata</i> ≥ 10 cm dhp dans la forêt humide étudiée	122
Tableau 5.3 Croissance par catégorie de diamètre, suivant différents scénarios	125
Tableau 5.4 Taux de reconstitution des effectifs exploitables (% des effectifs initiaux) de l'espèce <i>P. elata</i> en fonction de l'année de rotation et de la croissance considérée	128

LISTE DES ANNEXES

Figure A.1 Quantité (m ³ /an) de bois de <i>Pericopsis elata</i> exporté durant la période 1993 – 2001 dans les trois pays d’Afrique Centrale	169
Figure A.2 Principaux pays d’importation de <i>P. elata</i> durant la période 1993 – 2001 pour le Cameroun et la République du Congo	169
Figure A.3 Principaux pays d’importation de <i>P. elata</i> durant la période 1993 – 2001 pour la République Démocratique du Congo	169
Tableau B.1 Densité (D), surface terrière (G) et indice de valeur d’importance (IVI) des espèces identifiées dans la zone 1 (peuplements sans <i>P. elata</i>)	170
Tableau B.2 Densité (D), surface terrière (G) et indice de valeur d’importance (IVI) des espèces identifiées dans la zone 2 (peuplements à densité faible de <i>P. elata</i> , soit 1 à 2 pieds/ha)	173
Tableau B.3 Densité (D), surface terrière (G) et indice de valeur d’importance (IVI) des espèces identifiées dans la zone 3 (peuplements à densité élevée de <i>P. elata</i> , soit 5 pieds/ha et plus)	176
Tableau B.4 Abondance, densité relative (D rel), surface terrière (G) et dominance relative (Do rel) des familles identifiées dans la zone 1 (peuplements sans <i>P. elata</i>) ...	179
Tableau B.5 Abondance, densité relative (D rel), surface terrière (G) et dominance relative (Do rel) des familles identifiées dans la zone 2 (peuplements à densité faible de <i>P. elata</i> , soit 1 à 2 pieds/ha)	180
Tableau B.6 Abondance, densité relative (D rel), surface terrière (G) et dominance relative (Do rel) des familles identifiées dans la zone 3 (peuplements à densité élevée de <i>P. elata</i> , soit 5 pieds/ha et plus)	181

I. INTRODUCTION GÉNÉRALE



Photo I.1 *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt « aménagée », c'est-à-dire ayant subi des traitements sylvicoles dans les années 40 à Yangambi (R.D. Congo) dans le but de favoriser sa régénération. Résultats des éclaircies.

1.1 Contexte général des forêts tropicales

Les forêts tropicales font partie des écosystèmes les plus riches de la planète. Leigh *et al.* (2004) les qualifient de « musées de diversité ». Elles couvrent globalement 1,9 milliards d'hectares, soit environ 48 % de la superficie totale des terres boisées (FAO, 2006a). On y dénombre en général plusieurs centaines d'espèces à l'hectare, parfois difficiles à identifier (Wright, 2002 ; Zobi, 2002), et le peuplement forestier proprement dit est composé d'un grand nombre d'espèces d'arbres (Clement, 1991 ; Chauvet & Olivier, 1993 ; Boyle & Sayer, 1995). Ces forêts occupent une place capitale dans la vie de l'homme en général, tant sur le plan local qu'international. Elles sont le plus souvent sollicitées pour les divers produits vitaux qu'elles renferment : aliments, médicaments, bois, énergie, etc. Outre ces produits, les forêts tropicales remplissent des fonctions fondamentales, notamment la régulation des principaux facteurs climatiques tels que la pluviométrie, l'humidité atmosphérique (Léonard & Oswald, 1996), la protection des sols contre l'érosion (Greco, 1979), le stockage de carbone permettant de lutter contre le renforcement de l'effet de serre (Batisse, 1992 ; Doucet & Kouadio, 2007). Elles constituent l'habitat naturel de la faune terrestre la plus abondante et la plus diverse du monde (Zobi, 2002).

Vue dans son ensemble, la couverture forestière tropicale est très inégalement répartie entre les continents (46 % en Amérique, 29 % en Asie et 26 % en Afrique) et aussi à l'intérieur des continents (FAO, 2009). En Amérique tropicale, le Brésil détient à lui seul 57,4 % de l'étendue globale des forêts tropicales américaines, soit environ 26,6 % du potentiel mondial. En Afrique, la République Démocratique du Congo (RDC) possède à elle seule 25,3 % de la superficie des forêts tropicales du continent et 60,2 % de la surface boisée de la région d'Afrique centrale, soit environ 9,2 % de la superficie mondiale des forêts tropicales humides (FAO, 2009).

Les forêts africaines les mieux connues actuellement sont les forêts tropicales humides de plaine (Dupuy, 1998 ; Louppe *et al.*, 2008) du fait de leur extension et surtout, de leur richesse en espèces commerciales (Aubreville, 1959 ; ATIBT, 2001). Elles couvrent environ 236 millions d'hectares (Mayaux *et al.*, 2004 ; Doucet & Kouadio, 2007) dont la majeure partie est située en Afrique centrale (203 millions d'hectares). Les forêts d'Afrique de l'Ouest n'occupent plus que 10 millions d'hectares. Depuis plusieurs dizaines d'années, ces forêts sont soumises à une déforestation intense due en grande partie à la pression des populations et à l'extension des terres agricoles. Le taux moyen annuel de

1. Introduction générale

déforestation a atteint 0,5 % durant la période 2000 – 2005 pour l’Afrique centrale et de l’Ouest avec des variations importantes selon les pays : 3,3 % au Nigeria ; 1,0 % au Cameroun et 0,2 % en RDC (Duveiller *et al.*, 2008 ; FAO, 2009).

En RDC, comme dans la majorité des pays africains, la croissance démographique est élevée. Selon les données les plus récentes de la FAO (2009) et de l’INS (2009), la population congolaise est passée de 29 millions en 1980 à 60,2 millions en 2006, et devrait atteindre 108 millions d’ici 2025. A cette poussée démographique s’ajoute l’instabilité politique suite aux récents conflits armés, et le faible développement des activités industrielles dans le pays. La pauvreté est donc aigüe (80 % de la population vit en dessous du seuil de pauvreté fixé à 2 dollars par jour) et la population rurale migre vers les villes dont les besoins en matières premières ne cessent d’augmenter.

Les besoins en bois sont les plus importants notamment pour les constructions, le feu et la fabrication de charbon de bois. Le bois de chauffage constitue la principale source d’énergie pour la totalité des familles rurales et 91,5 % des familles urbaines en RDC (Ministère de l’Energie, 2009). Il représente environ 80 % de l’exploitation forestière totale de bois, soit une consommation annuelle de 45 millions de m³ de bois comme source d’énergie domestique (Mbala, 2007). L’exploitation et la production de bois de chauffage se font en grande partie de manière artisanale, dans les zones forestières périurbaines, provoquant la déforestation et la dégradation des forêts autour des villes.

L’agriculture constitue la principale activité des populations. Elle est, en grande partie, du type traditionnel et repose partout en RDC sur l’agriculture itinérante sur abattis brûlés dont le seul mode de régénération de la fertilité du sol est la jachère plus ou moins longue, soit de 5 à 18 ans, et jusqu’à 30 ans suivant les régions et les zones forestières (Wilkie & Finn, 1988 ; Laudelout, 1990). Les principales cultures sont vivrières : manioc (variétés douces et amères), céréales (notamment maïs et le riz), bananes, et légumineuses (soja, arachide, ...).

Le développement de la RDC, comme celui de la majorité des pays d’Afrique centrale, est aussi largement basé sur l’exploitation des ressources minérales, non renouvelables (Doumenge *et al.*, 2003). Le pays possède de très riches gisements contenant une cinquantaine de minerais recensés (FAO, 2006a) dont seulement une douzaine est exploitée. Parmi ceux-ci on trouve le diamant, exploité de manière artisanale dans la région de Kisangani. Cette exploitation des minerais, qu’elle soit industrielle ou artisanale,

1. Introduction générale

contribue de manière non négligeable à la déforestation et à dégradation des forêts, voire des sols et des eaux.

Outre son impact sur la biodiversité, la déforestation tropicale prend une part importante dans les émissions des gaz à effet de serre ; elle interviendrait pour plus de 20 % des émissions totales de CO₂ (Parker *et al.*, 2008), ce qui correspond à environ 1,6 milliards de tonnes de carbone par an.

1.2 Exploitation forestière industrielle

En Afrique, les forêts naturelles restent la première source d'approvisionnement en bois rond industriel. Pour la seule année 2006, par exemple, l'Afrique a assuré 19 % de la production mondiale de bois rond. Cette exploitation forestière est souvent pointée du doigt par les organisations non gouvernementales (ONGs), tant nationales qu'internationales, et le consommateur européen. Actuellement, le bois africain est de plus en plus assimilé à une matière peu recommandable qui rime avec déforestation (Doucet & Kouadio, 2007). Bon nombre d'observateurs estiment que l'exploitation forestière joue également un rôle important dans la conquête des écosystèmes forestiers en favorisant la course ou l'accès aux terres agricoles (Nadjombe, 1992 ; Grieser Johns, 1997 ; Zobi, 2002 ; De Wasseige *et al.*, 2009). La récolte de bois est reconnue comme ayant un impact significatif sur la structure et la composition floristique des forêts à travers plusieurs types de perturbations (Hall *et al.*, 2003b ; Lawrence, 2003).

En RDC, comme dans la majorité des pays africains, l'exploitation forestière est extensive, chaque entreprise occupe plusieurs dizaines de milliers d'hectares. Selon Minnemeyer (2002), environ 39 % de la superficie forestière de la RDC est sous le statut de concession forestière. Les grandes sociétés d'exploitation forestière qui y opèrent sont des groupes à capitaux étrangers (européens ou asiatiques). Ces sociétés exportent le bois principalement sous forme de grumes ou de sciages vers l'Europe ou l'Asie (ATIBT, 2006).

Il faut noter que le marché international du bois est très sélectif et l'exploitation est limitée en conséquence à quelques espèces seulement. La figure I.1 présente les cinq espèces les plus exploitées entre 2005 et 2008 (*Millettia laurentii* – Wengé, *Entandrophragma cylindricum* – Sapeli, *E. utile* – Sipo, *Pericopsis elata* – Afrormosia, *Prioria balsamifera* – Tola). Ces espèces commerciales les plus importantes en RDC ont constitué 63 % de l'exploitation en 2007 et 72 % en 2008.

Cette grande sélectivité, constatée pour l'ensemble des pays d'Afrique centrale, a pour corollaire une exploitation moyenne à l'hectare très faible, 0,5 à 2 pieds, soit seulement 5 à 15 m³ de bois par hectare (Fargeot *et al.*, 2004 ; Doucet & Kouadio, 2007).

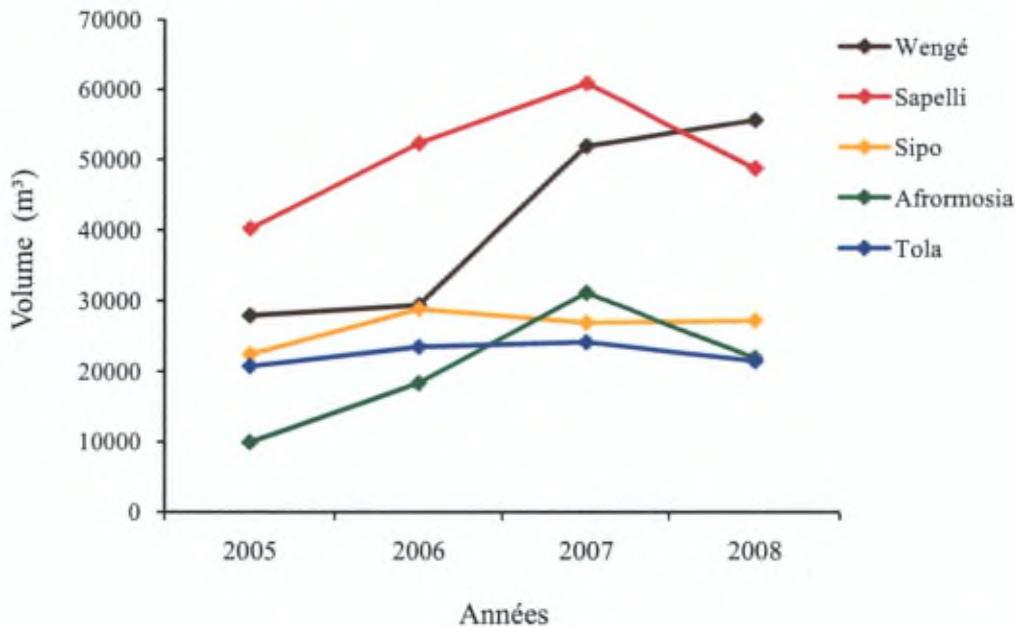


Figure I.1 Espèces commerciales les plus exploitées en RDC de 2005 à 2008 (volumes exploités en m³). Source : MECNT, 2009.

Quel impact sur le massif forestier

L'exploitation forestière telle que pratiquée en RDC semble avoir plus d'impacts négatifs sur les espèces exploitées que sur le massif forestier en place (Boyemba, 2006 ; Doucet & Kouadio, 2007). Le caractère sélectif de cette exploitation, c'est-à-dire focalisée sur un nombre très réduit d'espèces, associé au choix de pieds de qualité supérieure peut en effet conduire à un véritable écrémage génétique (Nanson, 2004). En outre, la plupart des espèces exploitées ont un tempérament héliophile (Boyemba, 2006), c'est-à-dire nécessitant une mise en lumière rapide et importante dès le stade « semis » pour poursuivre leur développement (Doucet & Kouadio, 2007). Leur régénération est donc rare dans le sous-bois et l'ouverture du couvert provoquée par l'exploitation s'avère en général insuffisante pour permettre une régénération significative. On peut donc assister à un appauvrissement progressif des forêts en certaines espèces, notamment les espèces exploitées à des fins commerciales.

I. Introduction générale

Dans certains cas, l'exploitation forestière a conduit à la rareté (diminution des populations d'arbres) ou encore à la vulnérabilité (appauvrissement du potentiel biologique et génétique) de ces espèces très recherchées (Puig, 2001 ; Doucet & Kouadio, 2007), c'est par exemple le cas de *Pericopsis elata* (Fabaceae) connue sous le nom commercial d'afrommosia ou assamela.

Par contre, cette exploitation forestière n'affecte pas nécessairement la richesse spécifique dans un sens négatif. Son impact sur le couvert forestier demeure limité, avec environ 10 % du couvert perturbé (Wilkie *et al.*, 1992 ; Doucet, 2003). Les perturbations liées à l'exploitation peuvent créer de nouvelles conditions environnementales qui permettent, parfois, un accroissement de la diversité animale et végétale (Puig, 2001). Il faut néanmoins que ces perturbations soient de faible intensité, c'est-à-dire avec un faible taux de prélèvement et de faibles dégâts d'exploitation. Les perturbations causées par une exploitation légère, comme celles induites par des chablis naturels, peuvent constituer des facteurs d'hétérogénéité et être source de biodiversité.

Relevons cependant qu'en RDC, la pression anthropique est de plus en plus élevée dans le voisinage immédiat des concessions d'exploitation forestière. Par manque de mesures d'application de la loi en vigueur (code forestier congolais) concernant l'interdiction aux populations locales avoisinantes d'utiliser les pistes d'exploitation et concernant la fermeture de celles-ci après l'exploitation, les populations humaines utilisent ces pistes et exercent ainsi une menace pour la faune et la flore, par les activités diverses qu'ils développent : chasse, braconnage, piégeage, agriculture itinérante sur brûlis, etc. De telles conséquences indirectes de l'exploitation forestière se rencontrent dans beaucoup de pays tropicaux. En Guyane française, par exemple, depuis l'ouverture de la piste de Saint – Elie (près de Sinnamary), un certain nombre d'espèces animales (singe hurleur, singe araignée, toucan, etc.) ont disparu, de part et d'autre de la piste, car elles ont été trop chassées (Puig, 2001).

De même pour la flore, après l'exploitation, l'intervention des populations humaines avoisinantes peut induire des utilisations excessives des plantes, allant jusqu'à la destruction de la forêt. Notre propre expérience vécue à Kisangani confirme ce processus, même pendant l'exploitation : les populations locales se servent des véhicules des travailleurs chaque matin (étant donné qu'il n'existe pas de camp de travailleurs, ceux-ci cohabitent avec les populations des villages) pour aller au-delà de la concession, se

trouvant parfois à plus de 10 km dans la forêt, et pratiquer l'agriculture sur abattis brûlis, la chasse et diverses cueillettes.

I.3 Un besoin urgent d'une gestion responsable des ressources forestières

Depuis une vingtaine d'années, les attentes respectives des pays du Nord et du Sud vis-à-vis des forêts tropicales en général apparaissent diverses et même contradictoires. L'exploitation des forêts tropicales est devenue une préoccupation au centre des débats entre Nord et Sud, entre tenants du développement et de la conservation, entre ONGs environnementales et secteur privé. Ces débats se focalisent, entre autres, autour du concept de forêts « intouchables » pour les ONGs environnementales, ou du commerce des bois tropicaux, ou encore autour de la certification forestière pour ne citer que quelques exemples. Les forêts tropicales se trouvent donc à la croisée des regards des pays du Nord, préoccupés par des considérations environnementales (changement climatique, biodiversité,...) et des pays du Sud, guidés par leur besoin de développement. La plupart de ces derniers revendiquent ainsi leur droit d'utiliser leurs ressources forestières pour leur développement économique. Une recherche de compromis pour concilier les deux visions a été menée au sommet de la CNUED (Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement) qui s'est tenu à Rio de Janeiro en 1992. Elle a abouti au concept de « gestion durable » des forêts et à la nécessité de développer les plans d'aménagement forestier. Le principe de l'aménagement forestier repose sur une exploitation rationnelle et durable de la forêt qui concourt à sa valorisation (BayoL & Borie, 2004).

Les sommets se sont ensuite multipliés pour rappeler et renforcer les engagements des uns et des autres. Actuellement les pays d'Afrique centrale s'activent à assurer la gestion durable des forêts du bassin du Congo et se sont rassemblés dans le cadre de nombreuses initiatives, comme par exemple la Commission sur les Forêts d'Afrique Centrale (COMIFAC).

Vers une gestion durable des forêts en RDC

Depuis plusieurs années, la RDC fournit, tant bien que mal, des efforts pour se conformer à cette nouvelle approche et s'engage à gérer de manière responsable ses forêts. En 2002, avec l'appui de la Banque Mondiale, le gouvernement de la RDC a édicté une nouvelle loi forestière (Loi 011/2002 du 29 août 2002 portant Code forestier) ainsi qu'un moratoire (Arrêté n° CAB/MIN/AF.F.-E.T/194/MAS/02 du 14 mai 2002) suspendant l'attribution de

1. Introduction générale

nouveaux titres d'exploitation forestière. Le Code forestier prévoit notamment, dans son article 155, la mise en place d'un nouveau type de titre forestier en RDC, celui de « concession forestière » qui remplace tout autre type de titres forestiers antérieurs (autorisation de prospection forestière, lettre d'intention et garantie d'approvisionnement). Pour le Code forestier, l'attribution des concessions forestières devra se faire par adjudication publique ou, à titre exceptionnel et dûment justifié, de gré à gré (Article 83). L'autre point fort de cette loi est l'élaboration et l'exécution obligatoires de plans d'aménagement pour toutes les activités de gestion et d'exploitation forestière (Article 71). Le nouveau Code forestier vient donc remplacer le décret du 11 avril 1949 (époque coloniale), les normes, les procédures, et les règlements publiés en 1984 et 1986.

Notons cependant que la mise en oeuvre du projet de concessions forestières nécessite de vastes réformes dans le secteur. Ces réformes passent, parfois, par des résiliations de certains contrats mal négociés. Ainsi, le 19 janvier 2009, une commission interministérielle chargée d'examiner les contrats forestiers a publié ses résultats à l'issue d'une procédure d'appel : 91 des 156 contrats forestiers examinés ont été résiliés, tandis que les 65 autres (soit plus de 9 millions d'hectares ou 43 % de la superficie concernée) ont été convertis en contrats de concession forestière. Les contrats n'ont pu être convertis en concessions forestières de longue durée qu'à la condition de se conformer aux normes et règlements stipulés dans le nouveau Code forestier du pays.

Certification forestière comme outil incitatif à la bonne gestion des forêts

Dans la majorité des pays africains, les mesures d'application des codes forestiers visant à réduire l'impact de l'exploitation forestière ne sont pas encore largement mises en oeuvre. Actuellement, environ 6 % seulement des forêts tropicales de production sont soumises à des règles de gestion durable (FAO, 2009).

Pour concrétiser et évaluer cette gestion durable, plusieurs organismes internationaux de certification forestière (i.e. FSC – *Forest Stewardship Council*, PEFC – *Programme for Endorsement of Forest Certification Schemes*, ISO – *International Organization for Standardization*, PAFC – *Pan African Forest Certification*, ...) viennent en appui aux pays et aux entreprises forestières de la sous-région d'Afrique centrale pour mettre en place et promouvoir des normes qui permettent d'attester après vérification la gestion responsable des forêts d'où proviennent les bois commercialisés sur le marché mondial. Tous ces

systèmes de certification sont encouragés par les consommateurs occidentaux, soucieux des menaces qui pèsent actuellement sur les forêts.

Bien qu'il s'agisse d'une démarche volontaire, les exigences du marché sont de plus en plus fortes, au point d'obliger tout producteur à se conformer à l'écocertification forestière. Dans l'avenir, tous les bois tropicaux qui arrivent sur le marché doivent être labellisés. Le certificat délivré permet d'assurer les consommateurs que ces bois proviennent de forêts gérées durablement, c'est-à-dire où les systèmes de production et de gestion respectent les principes et critères définis dans les chartes des différents systèmes de certification.

La certification forestière demeure encore peu répandue en Afrique, surtout en Afrique centrale. Son obtention nécessite la mise en place de moyens non négligeables par les sociétés forestières : équipe supplémentaire multidisciplinaire (composée d'aménagiste, sociologue, juriste, ...), avec des coûts d'activités à mener importants. Sur les 306 millions d'hectares de forêts certifiées dans le monde (juin 2007), l'Afrique représente près de 3 millions d'hectares (environ 1 % seulement). La plupart des forêts certifiées d'Afrique sont des forêts plantées, dont près de la moitié se trouvent en Afrique du Sud (OIBT, 2008).

La gestion responsable des ressources forestières est plus que jamais d'actualité dans les tropiques humides. Elle s'intègre dans un ensemble de réflexions sur les schémas méthodologiques à mettre en œuvre pour réglementer l'exploitation des ressources forestières en général, et des bois tropicaux en particulier. Il fait face, d'une part, à la pression de plus en plus forte des populations pour satisfaire des besoins élémentaires de survie, et d'autre part, à la demande plus ou moins permanente et croissante de certaines essences forestières, comme *Pericopsis elata*, sur le marché international.

La demande de bois de *P. elata* inquiète les scientifiques, étant donné que plusieurs auteurs comme Louis & Fouarge (1947), Hawthorne (1995), Forni (1997), ont déjà signalé l'absence de régénération naturelle et les faibles niveaux de recrutement sous canopée dense des forêts de son aire de répartition.

I. Introduction générale

I.4 *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, une espèce « emblématique »

I.4.1 Brève présentation

P. elata est certainement l'espèce la plus emblématique de la forêt dense humide d'Afrique, au même titre que *Baillonella toxisperma* (moabi). C'est une espèce ligneuse de la famille des Fabaceae et sous-famille des Faboïdeae. L'arbre atteint jusqu'à 1,70 m de diamètre relevé à 1,30 m du sol et 30 à 50 m de haut. A l'âge adulte, il est facilement reconnaissable à son écorce crème ou grisâtre, s'écaillant en fins morceaux laissant des taches rouge-brun. Le fruit est également très reconnaissable : il s'agit d'une gousse oblongue – linéaire, lisse et vaguement ailée sur les bords, de couleur verte à brune, contenant 1 – 4 graines discoïdes, brunes.



Photo I.2 Partie aérienne, gousses et graines de *Pericopsis elata*.

I.4.2 Une espèce très exploitée

P. elata est répartie de manière disjointe (Ampofo, 1972) dans les forêts guinéo-équatoriales d'Afrique de l'Ouest et centrale (figure I.2). On la trouve en plusieurs petites populations isolées au Liberia, en Côte d'Ivoire, au Ghana et au Nigeria ; en populations

denses au Cameroun, en République du Congo, en République Centrafricaine et en République Démocratique du Congo (Voorhoeve, 1965 ; Boulvert, 1977 ; Ake Assi, 1988 ; Louppe *et al.*, 2008 ; Lebrun & Stork, 2008).

Cette espèce très recherchée, tant sur le marché international que local, pour la qualité de son bois, fait l'objet d'une exploitation intensive. Son bois est utilisé dans la construction des ponts et des bastingages des bateaux, et plus généralement encore, en ébénisterie et en menuiserie intérieure et extérieure (Taylor, 1960 ; Louppe *et al.*, 2008). Son exploitation pour le commerce international a commencé en 1948 en Afrique de l'Ouest. Les principaux pays exportateurs étaient, dans les années 50, le Ghana, la Côte d'Ivoire et le Nigeria (Taylor, 1960).

Le prix de son bois est l'un des plus élevés parmi les feuillus tropicaux sur le marché mondial du bois d'œuvre, ce qui a conduit à un abattage excessif pour alimenter l'exportation de grumes et de sciages.



Figure I.2 Aire de répartition de *P. elata* en Afrique. Sources des données : Voorhoeve (1965), Boulvert (1977), Louppe *et al.* (2008), Lebrun & Stork (2008).

I. Introduction générale

Le niveau élevé de son exploitation dans les années 50 et 60, voire 70, est la cause principale de la diminution de ses populations dans les pays d'Afrique de l'Ouest. Depuis plusieurs années, on ne trouve plus l'espèce qu'à l'état de pieds isolés dans les forêts semi-décidues de son aire de répartition en Côte d'Ivoire, ce qui a conduit à une baisse drastique de la production de son bois. Ainsi, entre 1997 et 2002, le volume total de bois de *P. elata*, principalement de sciages, exporté par la Côte d'Ivoire a été estimé à environ 160 m³, soit seulement 26,6 m³/an (OIBT, 2003). Actuellement, *P. elata* est inscrite sur la liste des espèces protégées dans ce pays.

En effet, plusieurs organisations internationales ont exprimé des craintes à propos du niveau d'exploitation de *P. elata*. L'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) classe actuellement cette espèce dans la catégorie menacée d'extinction, à la suite du constat d'un déclin marqué de l'espèce dans certains pays de son aire de répartition (Côte d'Ivoire, Ghana, Nigéria). Ce constat a également conduit la CITES (Convention sur le commerce international des espèces en danger d'extinction) à inscrire *P. elata* à l'Annexe II de la convention de Washington, sur décision de la huitième session de la conférence des parties, en 1992 (Johnson, 2007). L'inscription à l'annexe II signifie que l'exportation des produits spécifiés (grumes ou bois sciés) obtenus à partir de cette espèce exige la délivrance, par tout pays d'exportation, de certificats déclarant que l'exportation de ces produits ne nuira pas à la survie de l'espèce dans le milieu naturel. C'est ce qu'on appelle l'« Avis de Commerce Non Préjudiciable (ACNP) », destiné essentiellement à garantir la durabilité des exportations de l'espèce. C'est ainsi qu'une récente évaluation du statut, de la gestion et de la régulation du commerce de *P. elata* par cet organe de contrôle et de gestion des ressources animales et végétales, recommande la promotion d'un aménagement durable des forêts exploitées pour le bois de cette essence (Dickson *et al.*, 2005).

Il reste cependant des populations importantes de *P. elata* au Cameroun, en République du Congo et en République Démocratique du Congo (RDC) où les forêts sont plus étendues et où l'exploitation forestière est plus récente. Les figures à l'annexe A indiquent le volume moyen annuel exporté officiellement par chacun de ces pays de 1993 à 2001 ainsi que les principaux pays d'importation de ce bois. La RDC occupe la deuxième position avec environ 13000 m³ de bois exportés durant cette période, et l'Union européenne reste le marché cible.

La production de bois de *P. elata* a sensiblement augmenté ces dernières années. En RDC, l'espèce occupe la troisième position en terme de volume des principales essences prélevées en 2007 par l'exploitation forestière, soit 31140 m³ de bois (10 % du volume total exploité). Aux deux premiers rangs figurent *Entandrophragma cylindricum* (Sapelli, 19,6 % avec 60910 m³) et *Millettia laurentii* (Wengé, 16,8 % avec 52000 m³) (MECNT-FORAF, 2008 in DE Wasseige *et al.*, 2009). L'augmentation de la production en RDC témoigne de la demande croissante de bois de *P. elata* sur le marché international. Cette situation est préoccupante quand on connaît la densité de l'espèce dans son milieu naturel : 1 arbre exploitable de 60 cm de diamètre (diamètre minimum d'exploitabilité de *P. elata* en RDC) par hectare dans la région de Kisangani-Yangambi (Louis & Fouarge, 1947 ; Boyemba *et al.*, 2010).

I.4.3 Aire de répartition en RDC

La RDC possède actuellement de grandes populations de *P. elata* dans la sous-région du Bassin du Congo. Signalée en 1938 par Staner in Louis & Fouarge (1947), la répartition de *P. elata* est limitée à deux provinces, la province de l'Equateur et la province Orientale. La figure 1.3 montre l'aire de sa répartition dans ces provinces. Dans la province Orientale, l'espèce couvre tout le District de Tshopo composé des territoires de Banalia, Bafwasende, Ubundu, Opala, Isangi, Yahuma et Basoko ; tandis que dans la province de l'Equateur, elle est présente dans les territoires de Bumba, Djolu, Bongandanga, Lisala, Budjala, Libenge, Zongo, Kungu, Makanza, Bomongo. La localisation de *P. elata* dans ces territoires a été faite lors des inventaires réalisés par le SPIAF (Service Permanent des Inventaires et Aménagement des Forêts) du MECNT (Ministère de l'Environnement, Conservation de la Nature et Tourisme) entre 1974 et 1991. Sa zone de répartition dans ces deux provinces est estimée à 33 650 000 ha (Dickson *et al.*, 2005). Cette répartition part de territoires voisins de la ville de Kisangani jusqu'à ceux se trouvant le long de l'Oubangi.

Dans la région de Kisangani où elle est la principale essence commerciale, l'aire de répartition de *P. elata* s'étend sur environ 100 000 km². Elle est cependant bien représentée dans le triangle Yangambi – Banalia – Bafwasende et traverse l'hinterland de Yanonge pour atteindre la rive gauche du fleuve Congo dans les territoires d'Ubundu, Isangi et Opala (figure I.4) avant de remonter le District de la Tshuapa.

1. Introduction générale



Figure I.3 Aire de répartition de *P. elata* en RDC. Territoires administratifs dans lesquels l'espèce est présente (zone verte). Sources des données : les inventaires de SPIAF (Dickson *et al.*, 2005) complétés par nous-mêmes avec les inventaires d'aménagement des concessions forestières.



Figure I.4 District de la Tshopo et ses territoires administratifs : aire de répartition de *P. elata* en province Orientale. Position de la réserve forestière de Yoko (RFY) et du centre de Yangambi (Chef-lieu du District) par rapport à la ville de Kisangani. Le District de la Tshopo représente, dans le cadre de ce travail, la région de Kisangani.

I.4.4 Biologie et écologie

I.4.4.1 Tempérament et croissance diamétrique

P. elata est une espèce héliophile (Swaine & Whitmore, 1988 ; Kyereh *et al.*, 1999 ; Louppe *et al.*, 2008), c'est-à-dire exigeante en lumière à tous les stades de son développement, et dont la germination des graines est stimulée par des trouées dans la canopée. Sa régénération et sa croissance ne dépendent pas de la structure globale du peuplement mais plutôt de l'occurrence d'ouvertures de la canopée. Elle est présente, sous forme d'arbre dominant, dans les forêts semi-décidues où les précipitations annuelles atteignent 1000 à 2000 mm (classification sur les principales phytochories de White (1976) couplée avec celle de Köppen (1936) sur les climats). Dans les conditions naturelles non perturbées, donc caractérisées par une faible extension spatiale des ouvertures, *P. elata* présente une structure diamétrique en « cloche » avec un plus grand nombre d'individus dans les classes de diamètre médianes et très peu dans les classes de diamètre inférieures, indiquant un faible niveau de régénération. Les individus jeunes grandissent donc rapidement si les conditions de luminosité sont bonnes, et ils meurent dans le cas contraire. Les exploitants forestiers estiment (comm. pers.) que sa croissance en diamètre peut être rapide, jusqu'à 1 cm de diamètre par an dans des conditions de luminosité suffisante pour des individus < 10 cm de diamètre. Par contre, la valeur moyenne trouvée par Dickson *et al.* (2005) pour les individus ≥ 10 cm de diamètre, semble nettement inférieure, soit 0,45 cm de diamètre par an.

La lumière est essentielle au développement d'une plante et la compétition pour cette ressource est permanente au cours de sa vie. Oldeman & Van Dijk (1991) proposent une classification des espèces suivant leurs stratégies de croissance et de développement en fonction de la lumière (figure I.5). Certaines espèces – les « combattantes » (strugglers) – réalisent leurs premiers stades de développement à l'ombre mais peuvent croître en hauteur dans le sous-bois à la faveur de petites ouvertures. Elles ne pourront devenir matures que si elles atteignent les strates supérieures de la canopée. A l'inverse, les « joueuses » (gamblers) ont besoin d'une lumière importante pour germer et croître dans les jeunes stades mais peuvent réaliser leur développement complet même si elles sont dominées. Ces espèces subissent moins l'effet de la compétition interspécifique mais sont inféodées aux chablis. Aux deux extrêmes, on trouve les « hard strugglers » qui peuvent réaliser leur développement complet en sous-bois et les espèces pionnières (hard gamblers), qui ont

1. Introduction générale

besoin de beaucoup de lumière durant tout leur cycle de vie (i.e. *P. elata*). Dans un peuplement forestier, la distribution diamétrique de ce dernier groupe a l'allure d'une courbe en cloche (Rollet, 1978).

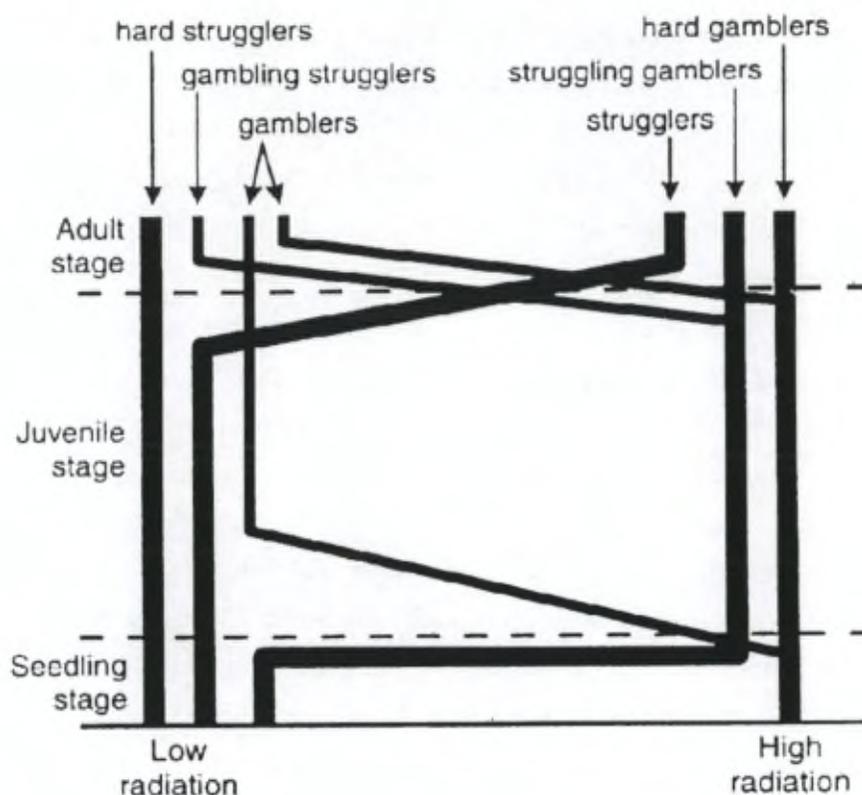


Figure 1.5 Différentes stratégies de croissance et de développement en fonction de la lumière (Oldeman & Van Dijk, 1991).

1.4.4.2 Phénologie

Chez *P. elata*, les périodes de défoliation, de refeuillaison, de floraison et de fructification varient d'une année à l'autre (Louis & Fouarge, 1947 ; Louppe *et al.*, 2008) et d'un arbre à l'autre. Elles dépendent du climat et suivent un rythme saisonnier comme chez la plupart des espèces d'arbres tropicaux (Alexandre, 1980 ; White, 1994a ; Sun *et al.*, 1996). La pluviométrie et la température semblent être les facteurs qui induisent cette saisonnalité (Tutin & Fernandez, 1993 ; Debroux, 1998). Dans la région de Kisangani, la défoliation a lieu entre janvier et février, période correspondant à la grande saison sèche de l'année. La floraison, qui accompagne directement la refeuillaison, survient entre mars et mai ou juin

couvrant ainsi la période de transition entre saison sèche et saison des pluies et toute la période de la petite saison des pluies. *P. elata* produit des gousses, qui peuvent être dispersées à partir du mois de juin jusqu'au mois de novembre ou décembre (Hawthorne, 1995). La maturation des gousses prend 2 à 3 mois, soit de juin à août (période de la petite saison sèche). La fructification et la germination sont, dans la plupart des cas et suivant les années, massives dans la région de Kisangani en général. Les gousses étant indéhiscentes, les graines, entourées d'un tégument dur, germent pendant la période des grandes pluies, soit de fin septembre à début décembre. Nous constatons à la suite de nos observations qu'il existe quand même une disparité entre le nombre de gousses tombées et le nombre de graines germées. Ces observations corroborent celles de Louis & Fouarge (1947). Selon ces auteurs, les graines des années de fructification abondante ont généralement un faible pouvoir germinatif, soit par suite du parasitisme, soit à cause de l'abondance des graines stériles ou incomplètement formées. Ils ajoutent que, chez *P. elata*, ce sont surtout des graines du début de la maturation (les graines de juin – juillet) qui sont vaines (avortées et donc ne germent pas).

1.4.4.3 Mode de dispersion

P. elata est une espèce anémochore (Hawthorne, 1995). Les gousses, légèrement ailées, peuvent être dispersées par de forts vents. Ce mode de dispersion est le second en ordre d'importance, après la zoochorie qui concerne environ 83 % des espèces en forêt tropicale primaire guyanaise (Sabatier, 1983). Les espèces anémochores représentent 8 % des ligneux (arbres et lianes) d'après Loubry (1993). Les arbres atteignent le plus souvent des hauteurs élevées et la morphologie des diaspores leur assure une bonne portance dans l'air (Nathan *et al.*, 1999).

En forêt tropicale dense humide, l'efficacité de l'anémochorie est assez variable. La distance de dispersion est fortement dépendante de la force du vent, de la morphologie et de la position des fruits dans la canopée (Nathan *et al.*, 2001). En forêt tropicale guyanaise, les distances de dispersion varient de 20 à 100 m, voire 150 m du semencier (Riéra *et al.*, 1990 ; Durrieu de Madron, 1993). Selon Collinet (1997), l'anémochorie conduit à une dispersion des diaspores de façon isolée, avec un gradient de densité des diaspores depuis la base du semencier jusqu'aux limites de la zone de dispersion. Loubry (1993) termine en disant que la surface de dispersion des diaspores n'est pas sphérique mais plutôt ellipsoïde et déportée dans le sens des vents dominants.

1.4.5 Répartition spatiale et principaux facteurs déterminants

La répartition spatiale de *P. elata* est localement agrégée (Louis & Fouarge, 1947 ; Ampofo, 1972 ; Louppe *et al.*, 2008), comme chez beaucoup d'espèces d'arbres structurantes des forêts tropicales (Hubbel, 1979 ; Collinet, 1997 ; Condit *et al.*, 2000). La caractérisation de la répartition spatiale d'une espèce d'arbre au sein d'une forêt dépend de l'échelle d'observation à laquelle on se place (Ribbens *et al.*, 1994 ; Goreaud, 2000). Pour notre étude, nous nous plaçons à une échelle locale de l'ordre de plusieurs centaines d'hectares.

La lumière est considérée par nombre d'auteurs comme un des principaux facteurs d'agrégation des espèces d'arbres tropicaux. Selon Traissac (2003), l'influence de la répartition des chablis sur la dynamique spatiale d'une espèce dépend de sa tolérance à l'ombre. Pour des espèces ayant besoin de lumière pour germer et ne pouvant pas croître sous de faibles intensités lumineuses (c'est le cas de *P. elata*), l'effet de taches de lumière peut entraîner une survie massive des individus. Ce processus a été observé pour différents stades de développement : la germination (Canham, 1989), les plantules (Gavin & Peart, 1997), les jeunes plants < 10 cm de diamètre (Leemans, 1991), les arbres \geq 10 cm de diamètre (Traissac, 2003).

La lumière ne semble cependant pas être le seul facteur qui détermine ce type de répartition. Plusieurs auteurs ont démontré l'influence d'autres facteurs, comme le mode de dispersion de l'espèce (Nathan & Muller-Landau, 2000 ; Muller-Landau, 2002), le sol (texture, phosphore assimilable, capacité d'échange cationique, pH du sol) et la topographie (Harms *et al.*, 2001 ; Potts *et al.*, 2002 ; Hall *et al.*, 2004), dans la mise en place de l'agrégation spatiale.

Selon Jesel (2005), la répartition spatiale des individus ne se fait pas au hasard. Lorsqu'une espèce est agrégée, la probabilité de trouver un autre individu de cette espèce dépend de la distance à ses congénères (particulièrement aux individus reproducteurs) et est d'autant plus forte que cette dernière est faible. Une fois la graine arrivée dans un milieu, sa survie dépend de ses capacités de germination dans ce milieu. La germination chez les espèces héliophiles par exemple (i.e. *P. elata*) ne peut se faire que dans des conditions de forte luminosité (Vasquez-Yantes & Orozco Segovia, 1984). C'est pourquoi ces espèces sont inféodées aux chablis (Whitmore, 1989).

Les facteurs édaphiques et la topographie semblent également impliqués dans le phénomène d'agrégation. En forêt tropicale, des études ont montré l'influence de facteurs liés au sol et/ou à la topographie sur la répartition spatiale des espèces à l'échelle du paysage (Baillie *et al.*, 1987 ; Swaine, 1996), comme à l'échelle locale (Sabatier & Prévost, 1990b ; Veenendaal & Swaine, 1998 ; Clark *et al.*, 1999 ; Plotkin *et al.*, 2000). Selon Tilman (1990), une fois que l'individu a dépassé le stade plantule, pour survivre et soutenir une bonne croissance, il lui faut, avoir accès aux ressources en eau et nutriments de façon continue. Une espèce susceptible d'atteindre la canopée a donc besoin de rencontrer, au cours de sa vie, des ouvertures plus ou moins grandes telles que celles créées par les chablis et un type de sol approprié contenant une réserve en eau et des éléments nutritifs en quantité suffisante lui permettant de réaliser sa stratégie d'occupation du milieu et atteindre la canopée. Pour les espèces héliophiles dont l'installation dépend des perturbations (trouées ou chablis), ces caractéristiques du sol interagissent souvent avec le besoin en lumière pour conditionner leur installation (Ashton *et al.*, 1995 ; Molino & Sabatier, 2001). Lorsque ces ressources sont insuffisantes, la survie d'un individu peut donc être compromise (Augsburger, 1984 ; Tilman, 1994 et 2000).

Sollins (1998) fait le bilan des facteurs du sol ayant montré un effet sur la répartition spatiale des espèces d'arbres en forêt tropicale et liste également d'autres facteurs pour lesquels cet effet reste à prouver. Selon cet auteur, les principaux facteurs qui devraient avoir un effet direct sur la répartition spatiale sont : (i) le phosphore assimilable, nutriment essentiel pour les plantes, souvent limitant en forêt et pouvant ainsi conditionner la répartition spatiale de certaines espèces d'arbres à l'échelle locale (Högberg, 1992 ; Vitousek, 1984 ; Hall *et al.*, 2004) ; (ii) la toxicité aluminique (Al), responsable de dysfonctionnements racinaires ; (iii) la profondeur de la nappe phréatique indiquant la disponibilité en eau ; (iv) la porosité du sol, responsable de la qualité du drainage et de l'aération du sol ; (v) la disponibilité en cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^{2+}), en oligoéléments et en azote.

Le pH du sol, presque toujours acide en forêt tropicale, a plutôt des effets indirects, au travers de la toxicité aluminique à laquelle il est très fortement corrélé. En effet, la toxicité aluminique apparaît en dessous de pH 5,3 et est d'autant plus forte que le pH diminue (Baize, 2000 ; Morneau, 2007). Pour Sollins (1998), la plupart des facteurs du sol sont naturellement corrélés entre eux, ce qui complique fortement l'interprétation de l'effet élémentaire de chacun d'eux.

1. Introduction générale

Dans la majorité des études portant sur l'analyse des effets des caractéristiques du sol sur la végétation, il apparaît clairement que la disponibilité en eau du sol joue un rôle important sur la répartition des espèces de forêts tropicales. Ce constat apparaît dans un grand nombre d'études réalisées sur la topographie, le drainage, l'engorgement (Collinet, 1997 ; Baraloto *et al.*, 2007) et le type de sol (texture). Toutes ces caractéristiques sont reliées, en effet, à la dynamique de l'eau dans le sol, facteur majeur de l'organisation spatiale et de la diversité en forêt tropicale, au moins à l'échelle locale (Ashton & Brunig, 1975 ; Johnston, 1992 ; Nebel *et al.*, 2001c).

La topographie en tant que telle n'a pas d'effet direct reconnu sur la répartition spatiale des espèces arbrées. Elle agit au travers des caractéristiques du sol, auxquelles elle est souvent fortement corrélée (Chen *et al.*, 1997). Ainsi, plusieurs auteurs ont montré que les teneurs en certains éléments chimiques du sol peuvent être corrélées à la topographie (pente et altitude) avec un effet significatif sur l'agrégation des espèces (Gartlan *et al.*, 1986 ; Clark *et al.*, 1998 ; Plotkin *et al.*, 2000 ; Webb & Peart, 2000 ; Plotkin *et al.*, 2002 ; Miyamoto *et al.*, 2003 ; Hall *et al.*, 2004 ; Jones *et al.*, 2006).

1.4.6 Régénération naturelle

Les graines dont la formation et la maturité ont été complètes germent sans difficulté. Si elles peuvent germer en grand nombre sous les semenciers ou à proximité, il est cependant difficile de trouver un jeune plant de *P. elata* s'élevant à 1 m de hauteur sous la canopée. Nos observations dans le cadre de ce travail montrent que les jeunes plantules disparaissent entre 1 et 3 mois après leur germination. On observe une nécrose des feuilles qui commence quelques jours après la chute des cotylédons, soit une quinzaine de jours après la germination. Aucune étude n'a été menée pour savoir si ce phénomène avait une cause pathologique ou physiologique. Force est de constater que la plantule n'arrive pas à survivre après la chute des cotylédons. Un manque de lumière dans le sous-bois semble constituer la principale hypothèse explicative, étant donné qu'on note la présence de jeunes plants à feuilles composées-pennées bien développées dans des endroits ouverts où l'action anthropique s'est manifestement exercée, comme les pistes de débardage ou les trouées d'abattage fortement perturbées.

I.4.7 Conséquences pour la gestion des populations

Ce problème de faible survie liée aux conditions d'éclairement a déjà été relevé dans les observations faites par Louis & Fouarge (1947) lors de leurs parcours dans les forêts de Yangambi. Il se pose donc manifestement un problème de déséquilibre dans le cycle biologique de *P. elata*. Le constat d'une régénération naturelle très déficitaire se vérifie dans la région de Kisangani. Cette absence de régénération naturelle est aussi mentionnée par Hawthorne (1995) dans toutes les forêts de son aire de répartition au Ghana. L'étude de *P. elata* dans une forêt inexploitée du Sud-Est du Cameroun indique également de faibles niveaux de recrutement et de régénération sous canopée dense (Forni, 1997). Ce déficit de régénération naturelle constitue un sérieux problème pour la gestion durable de l'espèce.

P. elata a fait l'objet de plantations forestières à l'INERA (Institut National pour l'Etude et la Recherche Agronomique - Yangambi). Les expérimentations remontent aux années 1938 – 1942 et plusieurs méthodes ont été utilisées : (i) la méthode du layon, basée sur des tracés de couloirs rectilignes d'environ 2 m de large dans la forêt existante au sein desquels les arbres étaient plantés ; (ii) la méthode Martineau, consistant à couper le sous-bois constitué de tiges jusqu'à 10 cm de diamètre et à détruire chaque année le couvert principal autour des plants de *P. elata* repiqués, et cela, jusqu'à la dixième année ; (iii) la méthode de la coupe à blanc-étoc, consistant à éliminer la forêt initiale avant de repiquer les plants de *P. elata*. Un mémoire initié en 2009 par la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani dans le cadre du projet REAFOR (Relance de la Recherche Agricole et Forestière en RDC) a fait le point sur ces trois méthodes environ 60 ans après l'installation des dispositifs. Ces derniers n'ayant pas été entretenus durant les périodes des troubles qu'a connus cette région, le potentiel de production de *P. elata* en plantation n'a pu être évalué de façon satisfaisante, laissant ainsi en suspend la question de la gestion de telles plantations.

I.5 Hypothèses de travail

P. elata est une espèce arborée dont la répartition spatiale observée sur le dispositif permanent de Yoko, est agrégée. Elle forme des agrégats, parfois de grande taille (jusqu'à 1 ha et plus) à l'échelle locale. Compte tenu des caractères héliophile et anémochore de l'espèce que nous avons présentés dans les précédents points, le type de répartition spatiale observé nous amène à formuler les **hypothèses** explicatives suivantes :

1. Introduction générale

Hypothèse 1. *P. elata* a besoin de trouées de grande taille pour se régénérer. Si cette hypothèse est vraie, l'effet de ces grandes trouées devrait pouvoir être mis en évidence dans les peuplements immédiatement voisins de ceux de *P. elata*, et de manière d'autant plus marquée que la densité locale de *P. elata* est élevée.

Hypothèse 2. La taille d'agrégat importante observée est liée à l'historique de la colonisation du site (occupations humaines par exemple) : la régénération naturelle de *P. elata*, absente sous canopée dense, peut être favorisée par de grandes ouvertures de la canopée qui modifient la structure de sa population.

Hypothèse 3. Certains facteurs du milieu comme la topographie et les éléments physico-chimiques du sol (texture et/ou fertilité : phosphore, capacité d'échange cationique), sont aussi limitant que la lumière pour *P. elata*, et les individus ne survivent que dans les endroits riches en nutriments.

Hypothèse 4. Le type de fructification joue aussi un rôle capital dans le type de répartition spatiale observé : (i) la fructification chez *P. elata* diffère entre les années, les mois et les arbres ; (ii) la distance de dispersion des diaspores de *P. elata* est assez limitée, 20 à 50 m du tronc du semencier.

Hypothèse 5. Etant une espèce à structure diamétrique en « cloche » montrant un déficit en petites tiges, *P. elata* a du mal à reconstituer son effectif exploitable.

Cette dernière hypothèse est en rapport direct avec la vulnérabilité de *P. elata* face à l'exploitation. En RDC, le diamètre minimum d'exploitabilité de *P. elata* est de 60 cm dhp et, selon la loi forestière en vigueur actuelle dans le pays (Code forestier de 2002), la durée de rotation (le temps qui sépare deux passages successifs de l'exploitation sur la même parcelle) est de 30 ans. Nous voulons tester dans le cadre de ce travail, si cette durée de temps permet à une population de *P. elata* d'atteindre un taux de reconstitution raisonnable ($\geq 50\%$) de son effectif initial.

1.6 Objectifs du travail

L'étude des populations d'arbres d'intérêt commercial, est indispensable pour orienter l'exploitation forestière dans le cadre de l'aménagement durable des forêts. Il s'agit de disposer d'une bonne connaissance de l'autécologie de ces espèces, de déterminer par exemple dans quelles conditions environnementales elles se développent pour pouvoir

mettre en place des règles appropriées de gestion. Le manque actuel d'informations sur l'écologie de *P. elata* en particulier, couplé à l'enjeu commercial de son exploitation, justifient l'**objectif global** de ce travail : contribuer à l'amélioration des connaissances sur son écologie afin de pouvoir proposer un mode de gestion durable de l'espèce dans les forêts centro-guinéo-congolaises de son aire de répartition.

Dans ce cadre, nos **objectifs spécifiques** sont les suivants :

(i) Caractériser et comparer dans une même forêt tropicale humide de plaine, les peuplements de trois zones présentant des densités contrastées en *P. elata*.

(ii) Mettre en évidence l'influence des ouvertures de la canopée sur la régénération et la répartition spatiale de *P. elata*.

(iii) Mettre en évidence l'influence des conditions édaphiques sur la répartition spatiale de *P. elata*.

(iv) Déterminer le diamètre de floraison et de fructification de *P. elata*, la variabilité reproductive entre les individus et les saisons au sein de la population et la distance de dispersion de diaspores.

(v) Déterminer le laps de temps nécessaire pour que *P. elata* reconstitue au moins la moitié de l'effectif de sa population après exploitation.

I.7 Structure de la thèse

Après l'introduction générale (I) et la présentation du milieu d'étude et des généralités à propos des matériels et des méthodes (II), nous développons la partie résultats (III) de nos recherches en cinq chapitres de façon à répondre aux différentes questions soulevées ci-dessus. Les cinq chapitres constituent des articles soumis ou des projets d'articles. Notons que dans la deuxième partie consacrée au milieu d'étude, nous décrivons succinctement le cadre physique et biologique dans lequel nous avons travaillé, afin d'éviter les redites dans les chapitres de résultats.

Le chapitre 1 traite d'une étude comparative de peuplements issus de trois zones présentant des densités contrastées en *P. elata* dans la forêt semi-décidue de Yoko. Ce chapitre permet de tester la première hypothèse de ce travail. Il est basé sur une comparaison directe des caractéristiques structurales et floristiques entre les peuplements à *P. elata* et leurs voisins

1. Introduction générale

sans *P. elata*. La comparaison porte également sur le tempérament des espèces caractéristiques ou indicatrices des peuplements en question.

Le chapitre 2 a pour objectif de tester l'hypothèse 2. Ce chapitre met en évidence l'influence des ouvertures de la canopée sur la régénération et la structure de *P. elata*. Il traite de l'analyse comparative des paramètres structuraux entre deux populations de *P. elata* issues de deux parcelles différentes : la parcelle de Yoko, représentant les conditions naturelles de son installation et la parcelle de Yangambi, soumise à des traitements sylvicoles dans le but de favoriser sa régénération.

Le chapitre 3 met en évidence l'influence des caractéristiques topographiques et des conditions édaphiques sur la répartition spatiale de *P. elata*. Il permet de tester l'hypothèse 3 et de déterminer les conditions édaphiques du milieu dans lequel *P. elata* s'est développé dans la forêt naturelle de Yoko.

Les résultats sur le suivi de la fructification et la distance de dispersion des diaspores de *P. elata* sont présentés dans le chapitre 4. Ils permettent de tester l'hypothèse 4. Cette étude a été réalisée sur le site de Yoko. Quelques semenciers (arbres ≥ 20 cm dhp), isolés (n'ayant pas de voisin dans un rayon de 200 m), ont été suivis pendant trois ans, soit de 2007 à 2009.

Le chapitre 5 traite des mesures nouvelles à définir pour l'exploitation de *P. elata*. Les résultats de ce chapitre permettent d'évaluer l'hypothèse 5 par une analyse de la dynamique des populations de cette espèce, dans les conditions naturelles de forêt, face aux mesures actuelles d'exploitation. Il s'agit de déterminer le temps dont *P. elata* a besoin pour reconstituer un taux satisfaisant de reconstitution de sa population après le prélèvement.

Avant de présenter la conclusion générale (V) de ce travail et de dresser une série de recommandations pour la gestion responsable de cette ressource forestière très importante pour la RDC, une discussion générale est développée au chapitre IV. Les différents résultats sont confrontés entre eux puis, débattus par rapport aux résultats d'autres auteurs.

II. MILIEU D'ETUDE ET GENERALITES A PROPOS DES MATERIELS ET DES METHODES

II.1 Milieu d'étude

II.1.1 Situation géographique

La zone d'étude est située dans la région de Kisangani en province Orientale de la République Démocratique du Congo (RDC) (figure II.1). Localisée en Afrique centrale, la RDC, ex Zaïre, est un vaste pays situé à cheval sur l'Equateur entre les latitudes de 5° 10' N et 13° 00' S et les longitudes de 11° 30' et 31° 00' E (Laclavère, 1978 ; Geodata, 1994). Sa superficie d'environ 2 329 374 km² (De Wasseige *et al.*, 2009) le place en troisième position en Afrique après le Soudan (2 506 000 km²) et l'Algérie (2 380 000 km²).

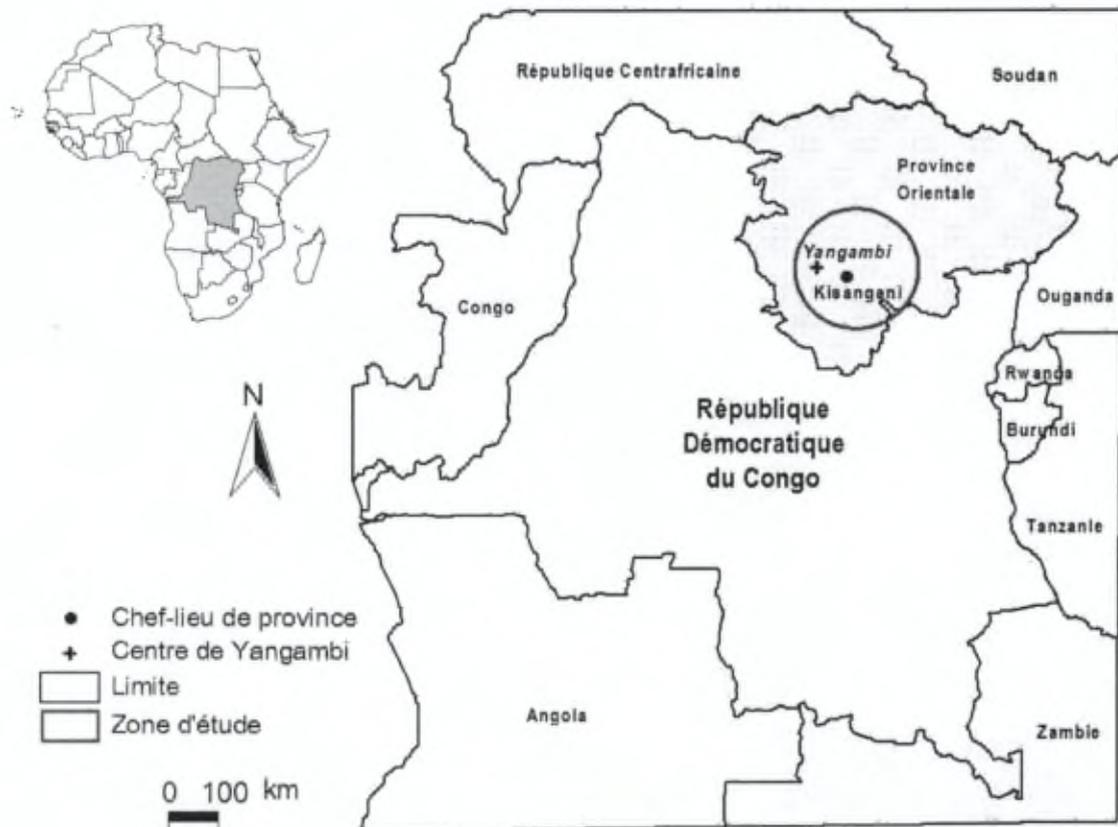


Figure II.1 République Démocratique du Congo et ses voisins. Localisation de la zone d'étude.

Les travaux ont été menés dans deux sites : le site de Yoko situé entre $0^{\circ} 15'$ et $0^{\circ} 20'$ N, $25^{\circ} 14'$ et $25^{\circ} 20'$ E à 32 km au Sud-Est de la ville de Kisangani dans le territoire d'Ubundu, et le site de Yangambi situé entre $0^{\circ} 38'$ et $1^{\circ} 10'$ N, $24^{\circ} 16'$ et $25^{\circ} 08'$ E à 100 km à l'Ouest de la ville dans le territoire d'Isangi (figure II.2).

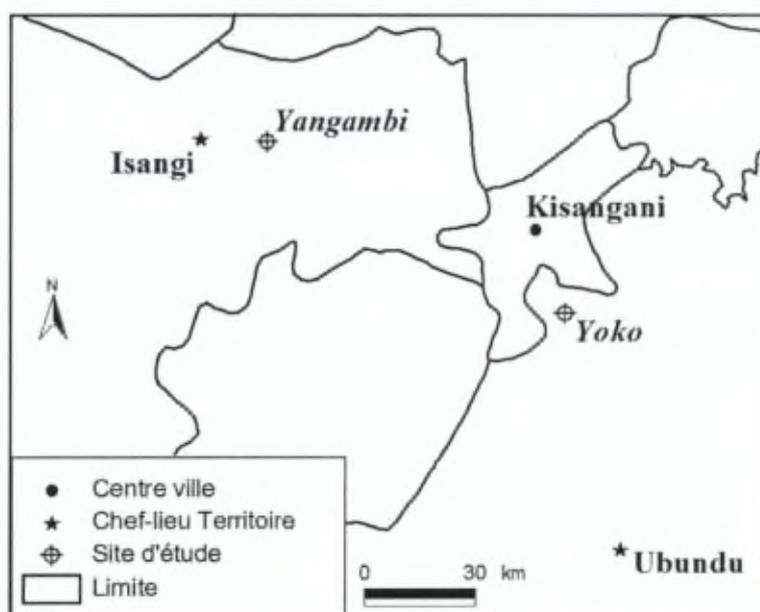


Figure II.2 Localisation des Chefs-lieux de territoires et sites d'étude par rapport à la ville de Kisangani

II.1.2 Cadre physique

II.1.2.1 Contexte climatique

La RDC comprend plusieurs zones climatiques différentes. Contrairement à ce qui se passe dans les régions éloignées de l'Equateur où les variations de température moyenne distinguent les saisons, c'est avant tout la pluviométrie qui crée la différenciation saisonnière dans la plus grande partie du territoire national (Vandenput, 1981 ; Ngongo *et al.*, 2009).

Situé dans la zone équatoriale, notre milieu d'étude bénéficie d'un climat équatorial : la température moyenne mensuelle varie entre $22,4$ et $29,3$ °C, avec une moyenne annuelle proche de 25 °C (figure II.3). Comme c'est le cas dans toute la zone de la cuvette forestière

II. Milieu d'étude – Matériel et méthodes

centrale, les précipitations annuelles varient entre 1500 et 2000 mm, avec une moyenne de 1750 mm (Vandenput, 1981). D'après le système de classification de Köppen (1936), les deux sites d'étude, Yoko et Yangambi, se retrouvent dans une même zone climatique de type Af (pas de mois sec - mois où le double de la température est supérieur ou égal aux précipitations).

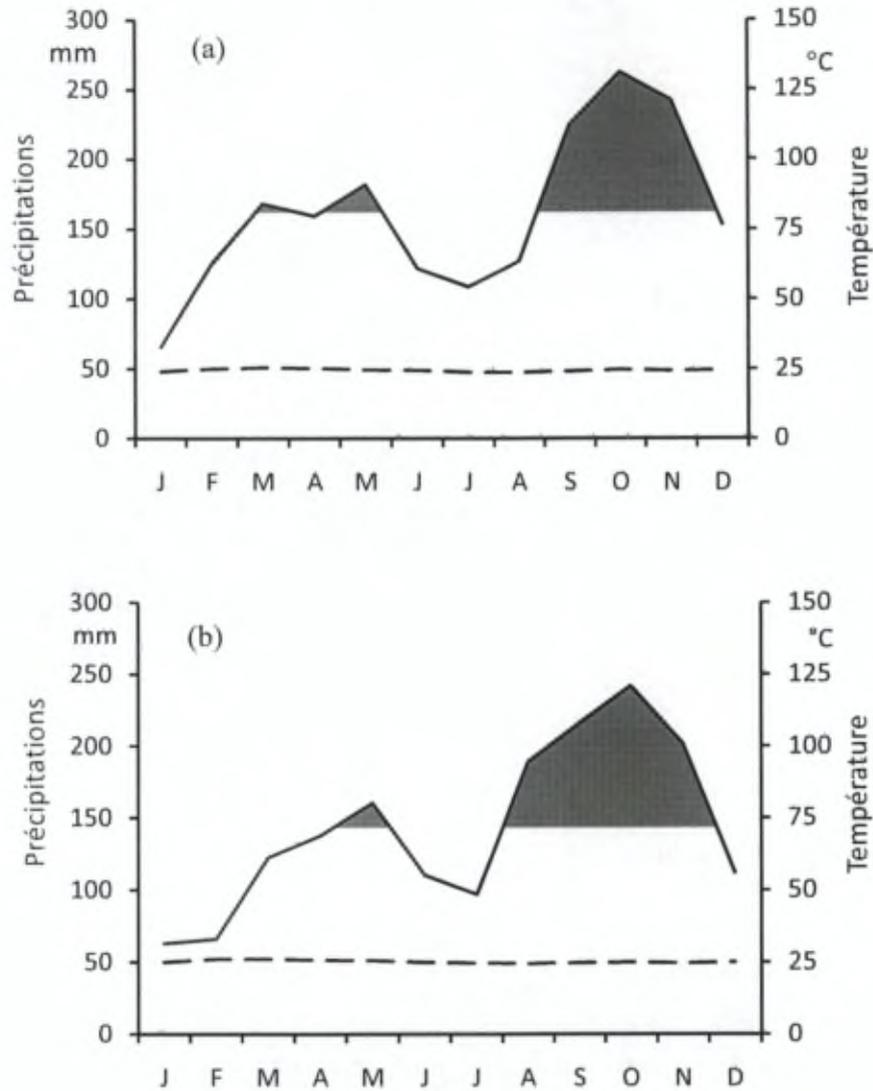


Figure II.3 Courbes de précipitation et de température pour la région de Kisangani : (a) ville de Kisangani (site de Yoko), moyennes mensuelles des années 1987 – 1996 (pas de données récentes disponibles) ; (b) centre de Yangambi, moyennes mensuelles des années 2000 – 2008. La partie grisée correspond aux périodes ou mois pendant lesquels les précipitations sont supérieures à la moyenne.

II.1.2.2 Contexte édaphique

Géologie et géomorphologie

La RDC a une histoire géologique très ancienne, fort tourmentée et complexe, expliquant sa grande richesse minière. Cette histoire géologique peut être subdivisée en deux grandes périodes (Cahen, 1954 ; Ngongo *et al.*, 2009) : les formations du soubassement d'âge précambrien et les terrains de couverture (= terrains phanérozoïques) allant du Carbonifère supérieur à l'Holocène. Les formations du soubassement, plus ou moins métamorphiques, gneissiques et régionalement très granitisées affleurent surtout en bordure de la cuvette centrale.

Située au centre de la cuvette congolaise, la zone d'étude est constituée de terrains de couverture, d'allure horizontale à subhorizontale, non métamorphiques. Le substrat géologique de profondeur est composé d'un mélange de grès et d'argiles rouges, de marnes et de calcaires. Ce substrat fut déposé par des apports fluviaux torrentiels et de sables éoliens sous un climat aride à semi-aride du Néogène (Tertiaire supérieur), du Pléistocène et de l'Holocène (Quaternaire) (Van Wambeke & Evrard, 1954 ; Ngongo *et al.*, 2009). Les sols de nos parcelles d'étude dérivent des sables éoliens jeunes et de leurs produits de remaniement.

Du point de vue géomorphologique, la cuvette centrale a accusé, au début du Cénozoïque au moins, une tendance relative à l'affaissement. Les terrains de couverture ont dû, au Paléozoïque et au Mésozoïque, recouvrir presque toute la RDC ; les soulèvements répétés, accompagnés et suivis d'érosion, les ont presque entièrement éliminés du bourrelet rocheux périphérique (où affleurent les terrains de soubassement) et les ont rassemblés dans la cuvette centrale où l'altitude moyenne est de 500 m (De Heinzelin, 1952 ; Pain, 1978). Nos deux sites d'étude se trouvent dans une zone au relief particulièrement peu marqué, avec une altitude moyenne d'environ 400 m. La topographie y est peu accidentée variant de 50 à 100 m au-dessus du fleuve Congo (Pain, 1978).

Pédologie

Les conditions climatiques des tropiques humides, climat chaud et pluvieux, ont favorisé une altération poussée de tous les minéraux primaires et déterminé la formation de sols anciens, ferrallitiques, sur la grande majorité de la région d'étude (Van Wambeke & Evrard, 1954 ; Kombele, 2004 ; Ngongo *et al.*, 2009). Les sols récents, hydromorphes,

II. Milieu d'étude – Matériel et méthodes

faiblement évolués et les plus fertiles (Fahem, 1978) n'occupent que la partie basse et mal drainée de la zone correspondant aux vallées et affluents du fleuve Congo. En effet, au contact des pluies tropicales, les silicates complexes de la roche-mère géologique (gneiss, granites, schistes, basaltes, ...) subissent une hydrolyse complète, libérant la silice (SiO_2) à l'état colloïdal et les sesquioxides de fer ($\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) et d'aluminium ($\text{Al}_2\text{O}_3 \cdot n\text{H}_2\text{O}$). Les cations Ca, Mg, K et Na des minéraux d'origine (feldspaths, micas, ...) et une partie de la silice colloïdale sont entraînés par les eaux d'infiltration. Le sol s'acidifie, s'enrichit en hydroxydes de fer et d'aluminium (goethite et gibbsite) et la silice restante se recombine avec l'aluminium pour donner la kaolinite, une argile de néoformation du type 1:1 à faible capacité d'échange cationique (CEC) (Kombele, 2004).

Dans nos sites d'étude, la plupart des horizons supérieurs présentent les caractéristiques générales des vieilles couvertures ferrallitiques : bonnes propriétés physiques (macro et microporosités importantes), dues à une structure microagrégée des constituants élémentaires (kaolinite, gibbsite, hématite, goethite, quartz), et une fertilité chimique en revanche très limitée (faible capacité d'échange cationique - CEC : le plus souvent entre 2 et 8 méq/100 g), acidité marquée (pH compris entre 3,5 et 5,5), abondance de l'aluminium échangeable (environ 40 - 70 % voire 80 % de la CEC), forte rétention du phosphore sur les oxydes de fer (Van Wambeke *et al.*, 1957 ; Calembert, 1995).

II.1.3 Formations végétales

La RDC comprend un peu plus d'un million de km^2 de forêts tropicales abritant de nombreuses espèces végétales et animales avec un taux d'endémisme très élevé. La flore est caractérisée par une diversité de formations végétales (Di Gregorio & Jansen, 2000 ; Vancutsem *et al.*, 2006). Parmi ces formations végétales, deux types principaux couvrent la région forestière de Kisangani : les forêts denses humides sur terre ferme et les forêts sur sols hydromorphes. A l'intérieur de ces forêts et suite aux activités humaines, on observe des formations secondaires ou en reconstitution et des complexes agricoles (figure II.4). Nous décrivons ici les deux principaux types de formations végétales qui couvrent la région d'étude.

Forêts denses humides sur terre ferme

Elles comprennent les forêts sempervirentes et les forêts semi-décidues. Ces deux types de forêts constituent les deux variantes de l'écosystème-climax des forêts tropicales (Girard &

Sigala, 1991 ; Hawthorne, 1995) de cette partie du bassin congolais. La strate supérieure (35 – 45 m de haut) de la forêt sempervirente, qui n'existe qu'en îlots épars, est caractérisée par la dominance d'une espèce sempervirente tolérante à l'ombrage. Les forêts sempervirentes constituent des forêts monodominantes. *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard et *Brachystegia laurentii* (De Wild.) Louis ex J. Léonard sont les deux principales espèces sempervirentes présentes dans la région de Kisangani.

La forêt dense semi-décidue est une forêt mixte ou hétérogène, dont la strate supérieure est constituée d'un mélange d'espèces. Elle occupe la majorité de la cuvette centrale (32 % de la superficie de la RDC). La strate supérieure, irrégulièrement distribuée en diamètres, peut contenir une proportion variable d'espèces décidues, jusqu'à 70 % (Vancutsem *et al.*, 2006). Sa composition floristique est fort variable, *Scorodophloeus zenkeri* Harms toutefois, est présente presque partout. De fortes dominances locales se présentent, les plus importantes étant : *Scorodophloeus zenkeri* Harms, *Cynometra hankei* Harms, *Cynometra alexandri* C.H. Wright. D'autres espèces, notamment les espèces exploitées, sont plus abondantes par endroits, par exemple *Prioria balsamifera* (Vermoesen) Breteler, *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, plusieurs espèces de Méliacées, etc. Le sous-bois est dominé principalement par *Scaphopetalum thonneri* De Wild. & Th. Dur. (Van Wambeke & Evrard, 1954 ; Evrard, 1968).

Forêts sur sols hydromorphes

Les forêts denses sur sols hydromorphes, situées principalement le long du réseau hydrographique, résultent de la présence de sols mal drainés et/ou de fréquentes inondations (Lebrun, 1936 ; Léonard, 1953). Elles possèdent une flore endémique diversifiée, quoique assez pauvre (*Guibourtia demeusei* (Harms) J. Léonard, *Myragina spp.*, *Raphia spp.*, *Uapaca spp.*) (Evrard, 1968) et peuvent, dans les meilleures conditions, atteindre jusqu'à 45 m de hauteur.

Notons que nos deux parcelles d'étude sont couvertes de forêts denses semi-décidues, dans lesquelles certaines espèces de Fabaceae, telles que *Scorodophloeus zenkeri*, et *Cynometra alexandri* sont abondantes. Suivant la classification phytosociologique de Lebrun & Gilbert (1954), cette végétation peut être classée dans le groupe de forêts mixtes semi-décidues à *Scorodophloeus zenkeri*, dans l'alliance *Oxystigmo-Scorodophloeion*, dans l'ordre *Piptadenio-Celtidetalia* au sein de la classe *Strombosio-Parinarietea*.

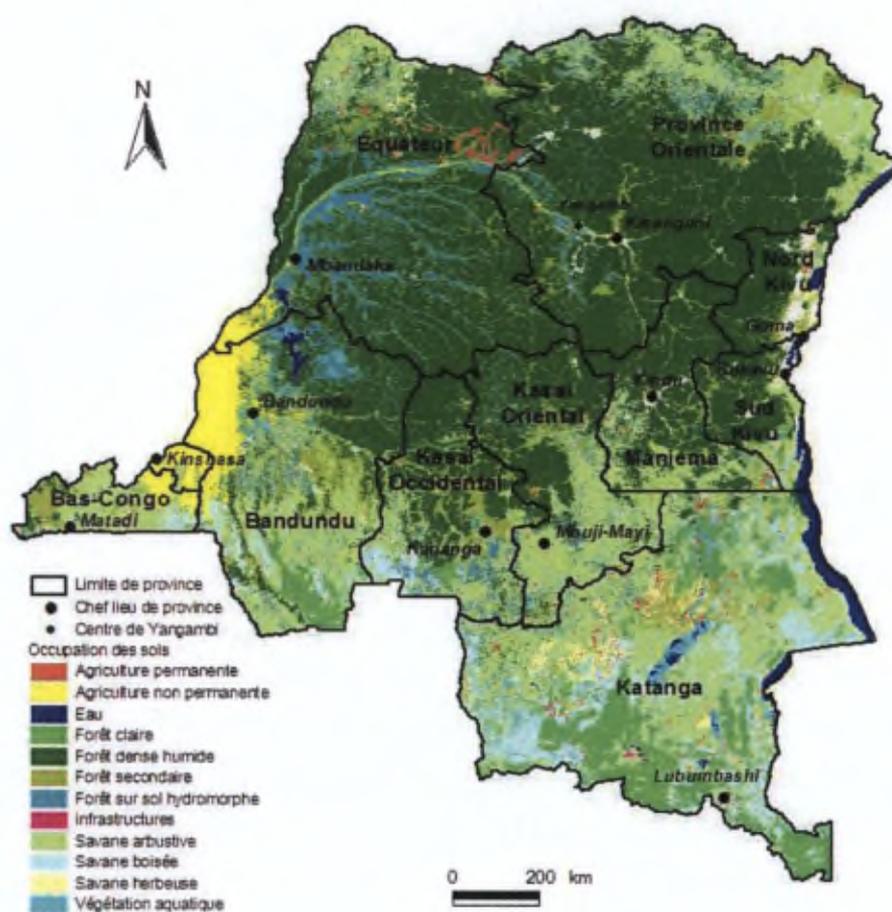


Figure II.4 La RDC : carte d'occupation des sols. La légende présente les principales formations végétales. Source des données : Vancutsem *et al.* (2006).

II.1.4 Actions humaines

La région de Kisangani renferme une population d'environ 2.163.000 habitants, soit 30 % de la population totale de la province Orientale (INS, 2009). Notons que plus de 80 % de cette population sont tributaires des forêts. Comme dans toute la RDC, la chasse et l'agriculture itinérante sur abattis brûlis sont les principales activités de survie des populations. Elles sont pratiquées depuis plus d'un siècle, comme dans la plupart des forêts africaines (Bahuchet & Joiris, 1993). Ces deux activités ont mené à sédentariser et concentrer les populations dans les villages le long des axes routiers pour des raisons liées à l'évacuation des produits et à la monétarisation. Les populations effectuent une chasse dite « traditionnelle », au piège ou au fusil de chasse, dans un but alimentaire ou

commercial. Cette chasse vise essentiellement les espèces animales (i.e céphalophes, primates, ...) ne faisant pas l'objet d'une mesure de protection dans le pays, et est pratiquée seulement pendant les mois d'ouverture pour favoriser leur reproduction.

Rappelons qu'avant l'indépendance du pays en 1960 et les constructions des routes et chemins de fer par les colons belges, les populations locales vivaient disséminées dans les forêts. Les traces ou signes de leur présence sont restés visibles jusqu'à aujourd'hui : on observe notamment des grandes zones forestières dominées par des espèces pionnières, cicatricielles des perturbations, à durée de vie longue (Oldeman, 1990), c'est-à-dire plusieurs décennies voire centaines d'années (*Petersianthus macrocarpus*, *Ricinodendron heudelotii*, *Pericopsis elata*,...), des marantacées et/ou des rotins. Dans ces zones, il est aussi possible d'observer des résidus de charbon de bois dans le sol, parfois à plus de 50 cm de profondeur.

II.2 Généralités à propos des matériels et des méthodes

II.2.1 Présentation des dispositifs de mesure

Deux grands dispositifs d'observation permanents ont servi de support à notre étude : la parcelle du site de Yoko (250 ha) et la parcelle du site de Yangambi (190 ha) (figure II.5). Ces parcelles ont été installées, respectivement en 2007 et 2009, par l'Université de Kisangani. Plusieurs études sur l'écologie des espèces et la biodiversité animale et végétale sont en cours dans ces dispositifs dans le cadre du projet REAFOR (Relance de la Recherche Agricole et Forestière en République Démocratique du Congo) et sous la supervision scientifique du CIFOR (Centre International pour la Recherche Forestière), du CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) et de l'ULB (Université Libre de Bruxelles).

La délimitation de chaque parcelle et la localisation des arbres ont été faites selon la méthode développée par Picard & Gourlet-Fleury (2008). La parcelle a été délimitée par des layons rectilignes, espacés de 100 m, orientés vers le Nord (y), et par de petites percées orientées vers l'Est (x). Ceci a permis de mettre en place des carrés de 1 ha.

Un préinventaire des arbres ≥ 10 cm dhp de *P. elata* a été réalisé dans les deux parcelles d'étude. La cartographie des arbres (coordonnées (x, y)) a nécessité, en plus de la boussole, l'utilisation de deux décamètres positionnés au sol, en x et en y, le long du layon et de la

percée intermédiaire. Trois opérateurs ont conduit les travaux du préinventaire : un opérateur A se déplace à l'intérieur du carré d'un hectare et passe d'arbre en arbre et les deux autres opérateurs, B et C, se déplacent le long du layon y et de la percée x tenant chacun un décamètre et une boussole. Chaque opérateur, B et C, vise l'arbre désigné par l'opérateur A au point du perpendiculaire à la direction du layon ou de la percée. La lecture du décamètre donne la valeur de distance x ou y par rapport à l'origine du carré (distance 0 d'origine, soit le coin Nord-Ouest du carré ou hectare), on fournit alors les coordonnées cartésiennes des arbres (coordonnées (x, y)).

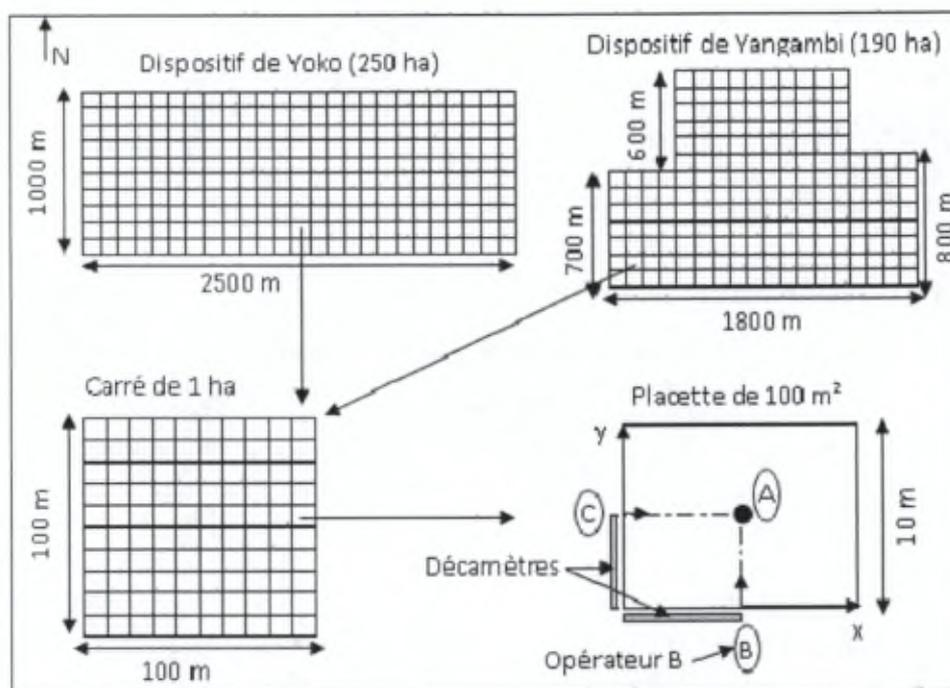


Figure II.5 Dispositifs permanents de recherche pour les sites de Yoko et Yangambi.

Pour les besoins de l'étude, nous avons installé d'autres dispositifs permanents à Yoko, en dehors de la parcelle de 250 ha. Il s'agit de deux parcelles de 9 ha chacune dans lesquelles tous les arbres de *P. elata* ≥ 10 cm dhp ont été également inventoriés, positionnés et suivis, et d'un dispositif de sentier phénologique reliant plusieurs arbres de *P. elata* ≥ 20 cm dhp, principalement pour le suivi de la fructification.

Les détails sur les méthodes utilisées pour la collecte des données traitées dans le cadre de ce travail seront donnés dans les chapitres concernés.

II.2.2 Mesures des arbres

La circonférence des arbres a été mesurée à 1,3 m du sol en général ou, le cas échéant, au-dessus des contreforts ou d'un gros défaut, à l'aide d'un ruban métallique. La hauteur de mesure est matérialisée sur l'arbre par un trait de peinture.

Nous avons réalisé deux campagnes de mesure des arbres de *P. elata*, à intervalle de deux ans (2007 – 2009). A la deuxième campagne de mesure, nous avons rencontré un problème de précision de mesure, relevé déjà par Rondeux (1993) et Favrichon (1995), notamment celui de trait de peinture, parfois effacé, parfois plus large que le ruban. Ce qui a conduit à un risque de mauvais positionnement de ce dernier et à une nécessité de prendre le temps nécessaire pour bien le placer. Tous les nouveaux individus qui ont atteint 10 cm dhp ont été inventoriés lors de la deuxième campagne d'inventaire. Ce sont les « recrutés » et leur effectif constitue le « recrutement ». Il est déterminé pour chaque année (recrutement annuel). Pour les individus morts, le type de mortalité apparent a été noté, la mort d'un arbre pouvant appartenir à trois catégories : mort sur pied, chablis primaire, et chablis secondaire (arbre dont la chute a été causée par celle d'un chablis primaire).

Notons que tous les individus trouvés morts dans le cadre de cette étude sont des morts sur pied. La détection des individus morts n'est pas du tout aisée, elle exige une observation fine de chaque individu et notamment de son houppier et de son tronc. Certains individus morts peuvent échapper à la vigilance des opérateurs de terrain ou, inversement, un individu noté mort peut finalement ne pas l'être.

La mortalité par chablis peut également prêter à confusion, notamment lors de la détermination du type de chablis (Morneau, 2007). Le chablis primaire est l'arbre qui tombe en premier et entraîne un certain nombre d'autres, les chablis secondaires. Dans un enchevêtrement de troncs à terre, il n'est pas toujours aisé d'identifier celui qui est tombé en premier et a entraîné les autres.

Par contre, les inventaires réalisés dans le cadre de la comparaison des peuplements à *P. elata* avec leurs voisins sans *P. elata* (chapitre I des résultats), ont été effectués de manière ponctuelle, c'est-à-dire suivant la disponibilité de l'équipe d'opérateurs sur le terrain.

II.2.3 Identifications botaniques

Les inventaires des arbres nécessitent une analyse botanique fine, tant sur le terrain que dans les laboratoires pour identifier le plus correctement possible les arbres rencontrés dans les parcelles d'étude. En effet, les arbres mesurés ont été déterminés, pour la plupart, sur le terrain avec des récoltes systématiques de feuilles, de fleurs et/ou de fruits lorsque cela était possible. Un herbier a donc été confectionné. Il contient près de 250 spécimens. La détermination a dû se poursuivre aux Laboratoires de Botanique Systématique de l'Université de Kisangani et de l'Université Libre de Bruxelles pour les espèces posant problème. Les Flores (Volume I à V) de Lebrun & Stork (2008), les critères décrits par Letouzey (1982) et les caractéristiques d'architecture générale (Hallé, 2004), ont été utilisés pour la détermination.

II.2.4 Outils d'analyses statistiques

Nous avons utilisé différents logiciels pour réaliser l'ensemble des calculs, des analyses statistiques et la plupart des graphiques présentés dans ce travail. Les calculs d'indices de richesse, de diversité et de similarité floristique des peuplements étudiés (chapitre 1) ont été réalisés grâce aux logiciels BiodivR version 1.1 (Hardy, 2009a) et PAST (PALaeontological STATistics ; Hammer *et al.*, 2001). Les courbes de réfraction (Hurlbert, 1971) ont été obtenues par l'utilisation du logiciel Estimate S version 8.0 (Colwell, 2005). Les tests statistiques (i.e. tests de Chi-carré, t de Student, ANOVA F et de corrélation) effectués dans les différents chapitres et les analyses multivariées (AFC – Analyse Factorielle des Correspondances et ACP – Analyse des Correspondances Principales) réalisées dans les chapitres 1 et 3, ont été réalisés avec le logiciel R version 2.10.1 (Cornillon *et al.*, 2008). L'identification des espèces caractéristiques ou indicatrices des zones ou peuplements étudiés (chapitre 1) a été faite grâce au logiciel IndVal version 2.0 mis au point par Dufrene (2001). Enfin, le test des translations toroïdales (Harms *et al.*, 2001), réalisé pour tester l'hypothèse d'indépendance de données d'une variable (i.e. répartition spatiale des arbres, altitude, pente) dans le chapitre 3, a été réalisé par le logiciel Torocor version 1.0 mis au point par Hardy (2009b).

Les différentes méthodes d'analyse utilisées dans le cadre de ce travail seront présentées en détail dans les chapitres concernés.

III. RÉSULTATS



***Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) : une espèce indicatrice de perturbations importantes dans la réserve forestière de Yoko, R. D. Congo**



Photo III.1 Peuplement à *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt de Yoko à Kisangani, R.D. Congo. Photo montrant l'image de la zone 3 (peuplement à densité élevée de *P. elata*, soit 5 pieds/ha et plus).

Résumé

P. elata est une espèce héliophile. La caractérisation des peuplements dans lesquels elle se développe et leur comparaison avec les peuplements voisins sans *P. elata*, sont menées afin de déterminer si la présence de cette espèce est bien le reflet d'un peuplement mis en place suite à une perturbation (trouée ou chablis) de taille importante. En terme d'évolution, ce peuplement serait à un stade de succession moins avancé par rapport au peuplement voisin non perturbé. Une parcelle de 250 ha installée dans la réserve forestière de Yoko à Kisangani en République Démocratique du Congo (RDC) a servi de terrain d'étude. Dans cette parcelle, les individus de *P. elata* ≥ 10 cm de diamètre ont été cartographiés. Trois zones ont été identifiées en fonction de leur densité en pieds de *P. elata* : densité nulle pour la zone 1, densité faible (1 à 2 pieds/ha) pour la zone 2, densité élevée (5 pieds/ha ou plus) pour la zone 3. Dans chaque zone, des inventaires de tous les arbres ≥ 10 cm de diamètre, toutes espèces confondues, ont été réalisés sur 20 placettes circulaires de rayon 20 m (0,1256 ha), soit un total inventorié de 2,5 ha/zone. Les peuplements présents ont été caractérisés du point de vue de leur structure (densité, surface terrière et structure diamétrique), de leur composition floristique (richesse, diversité et similarité floristique) et du tempérament des espèces indicatrices de chaque zone. Il apparaît que *P. elata* aurait profité de perturbations importantes (grosses trouées) pour s'installer. Le peuplement forestier dans lequel cette espèce se développe est caractérisé par des espèces des stades relativement jeunes (espèces pionnières) de la succession secondaire, parmi lesquelles on trouve *Petersianthus macrocarpus* (une espèce pionnière cicatricielle) avec la valeur indicatrice la plus élevée (IV = 89,6 %).

Mots-clés : *Pericopsis elata*, perturbations (trouées, chablis), réserve forestière de Yoko, R.D. Congo.

1.1 Introduction

Les causes de l'existence d'une forte diversité d'espèces végétales dans les forêts tropicales ont fait l'objet d'études et de nombreux débats au cours de ces cinq dernières décennies et demeurent un problème central en écologie (Seidler & Plotkin, 2006). La plupart des études réalisées sur ce sujet ont porté sur l'identification des mécanismes permettant d'expliquer le maintien de cette diversité. Elles ont testé les hypothèses de densité-dépendance (Chave *et al.*, 2002), de limitation de la dispersion des diaspores et du recrutement (Hubbell, 2001 ; Muller-Landau, 2002) et de perturbations (trouées ou chablis) à l'échelle locale (Molino & Sabatier, 2001). La présence de zones perturbées en forêt naturelle fait partie d'un équilibre dynamique. La forêt est composée d'une alternance d'« éco-unités » (Oldeman, 1989), zones matures stables et zones perturbées (trouées ou chablis) qui forment des mosaïques (Aubreville, 1938). Les zones perturbées, qu'elles soient naturelles ou causées par l'homme, jouent un rôle moteur dans cette dynamique en permettant l'installation des espèces pionnières et la croissance des individus présents dans le sous-bois (Florence, 1981 ; Kiama & Briske, 2001). De ce fait, elles modifient localement la structure et la composition floristique de la forêt (Chapman *et al.*, 1999). Certains auteurs comme Florence (1981), Rollet (1983), Doumenge (1990) s'appuient sur l'idée que la perturbation (i.e. chablis), en tant que résultat de la chute d'un grand arbre occasionnant une ouverture de la voûte forestière, est le moteur de la sylvigénèse (Oldeman, 1989). Ils mettent ainsi l'accent sur la disparition locale de la forêt et la genèse d'un nouveau peuplement arborescent.

Selon Riéra (1983) et Riéra *et al.* (1990), les modifications encourues sont fonction de la taille de la perturbation. D'après les études réalisées par Durrieu De Madron (1994) en forêt tropicale guyanaise, la taille d'un chablis naturel varie de quelques m² à 1688 m² avec une taille moyenne de 141 m². Plus le chablis est de grande taille, plus l'éclaircissement est important et plus les espèces pionnières ont la possibilité de s'installer et croître rapidement. Schnell (1976) indique que la densité des arbres d'espèces pionnières anémochores dans les forêts africaines est liée à l'importance des perturbations anthropiques qu'elles ont subies. Dans les perturbations de grande étendue, notamment celles causées par la présence humaine, les vents violents et/ou les feux, la richesse spécifique demeure souvent moindre par rapport aux forêts anciennes ou matures non perturbées (Doucet, 2003). Tandis que les perturbations légères ou modestes, comme celles

induites par des chablis naturels, constituent des sources d'hétérogénéité intra-forestière et peuvent augmenter la diversité (Puig, 2001).

P. elata est une espèce anémochore (Hawthorne, 1995) dont les gousses légèrement ailées peuvent être transportées par de forts vents. Ses graines ont donc une probabilité raisonnable de trouver des lieux et conditions favorables à son installation. Selon Riéra *et al.* (1990) et Durrieu De Madron (1993), une espèce anémochore dissémine ses diaspores plus loin qu'une espèce autochore ou barochore, la distance pouvant atteindre 20 à 150 m du pied reproducteur. Le facteur limitant la survie et l'installation de *P. elata* est la lumière : cette espèce est une espèce pionnière héliophile ayant besoin de beaucoup de lumière dans tous les stades de son développement (Louppe *et al.*, 2008). Sa régénération naturelle sous une canopée dense est quasi absente (Hawthorne, 1995 ; Forni, 1997) et son installation semble dépendre directement de l'existence de larges ouvertures. Ces deux facteurs, la distance de dissémination et le caractère héliophile, expliquent l'une des caractéristiques importantes de l'espèce : sa répartition spatiale est agrégée (Louis & Fouarge, 1947 ; Louppe *et al.*, 2008). Le fort degré d'agrégation observé, à une échelle très supérieure à celle des chablis naturels (cf. Durrieu De Madron, 1994), laisse supposer que *P. elata* a besoin de trouées de grande taille pour se régénérer. Si cette hypothèse est vraie, l'effet de ces grandes trouées devrait se voir dans les peuplements immédiatement voisins de ceux de *P. elata*, et d'autant plus fortement que la densité locale de *P. elata* est élevée.

Notre objectif est de caractériser et comparer dans une même forêt tropicale humide de plaine, les peuplements de trois zones présentant des densités contrastées en *P. elata*. Nous formulons les hypothèses spécifiques suivantes : (i) les peuplements ou zones à *P. elata* sont constitués d'arbres plus jeunes, et donc caractérisés par des distributions diamétriques différentes de celles des peuplements voisins sans *P. elata* ; (ii) les peuplements à *P. elata* constituent une communauté végétale spécifique, différente de celle des peuplements voisins sans *P. elata* ; la perturbation qui a favorisé l'installation de *P. elata* a également favorisé l'installation d'autres espèces pionnières, cicatricielles des trouées ; (iii) les différences entre peuplements à *P. elata* et leurs voisins sans *P. elata* sont d'autant plus marquées que la densité en *P. elata* est élevée ; (iv) la diversité dans les trouées (peuplements à *P. elata*) est plus faible que dans les peuplements environnants. Les résultats de ce travail permettront d'améliorer les connaissances sur l'écologie de cette espèce très exploitée dans toute son aire de répartition en Afrique de l'Ouest et Centrale.

1.2 Matériel et méthodes

Site d'étude et protocole d'inventaire

La réserve forestière de Yoko (RFY) a été créée en 1959. Cette aire protégée, d'environ 6650 hectares, est située entre 0°15' et 0°20'N, 25°14' et 25°20'E à 32 km au sud-est de la ville de Kisangani, dans la province Orientale, en République Démocratique du Congo (RDC) (figure 1.1). L'altitude de la réserve varie entre 400 et 500 m. Le climat est équatorial : la température moyenne mensuelle varie entre 22,4 °C et 29,3 °C, avec une moyenne annuelle proche de 25 °C. Les précipitations annuelles varient de 1500 à 2000 mm, avec une moyenne de 1750 mm (Vandenput, 1981). D'après le système de classification de Köppen (Köppen, 1936), cette zone climatique est classée dans le type Af (pas de mois sec - mois où le double de la température est supérieur ou égal aux précipitations).

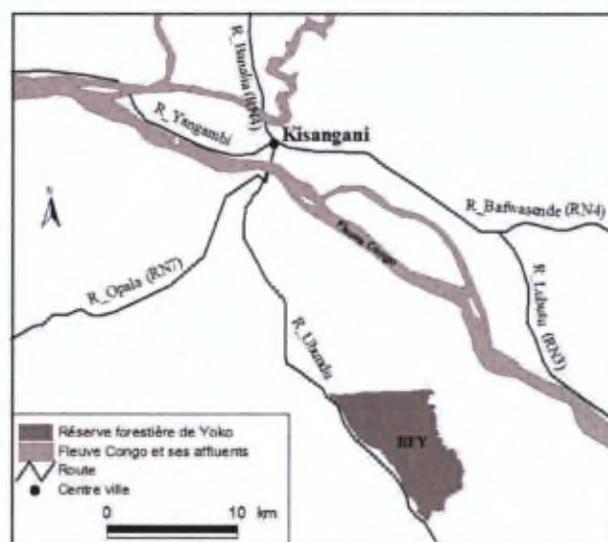


Figure 1.1 Localisation de la Réserve forestière de Yoko (RFY). R : route.

Nous avons travaillé dans une parcelle d'observations permanentes de 250 ha, installée en 2007 dans la forêt dense hétérogène de la partie Sud de la RFY. Dans cette parcelle, tous les individus de *Pericopsis elata* ≥ 10 cm dhp (diamètre à hauteur de poitrine) ont été cartographiés (coordonnées (x, y)). Après analyse de la répartition spatiale de l'espèce (figure 1.2), nous avons identifié trois zones contrastées du point de vue de leur densité en pieds de *P. elata* : densité nulle pour la zone 1, densité faible (1 à 2 pieds/ha) pour la zone

2, densité élevée (5 pieds/ha ou plus) pour la zone 3. Dans chaque zone, un inventaire des arbres ≥ 10 cm dhp de toutes les espèces identifiées (excepté *P. elata*), a été réalisé sur 20 placettes circulaires de 20 m de rayon (0,1256 ha par placette), soit un total inventorié de 2,5 ha/zone. Le rayon de 20 m (soit 40 m de diamètre) correspond à la hauteur de chute d'un grand émergent et donc plus ou moins au diamètre de la trouée qu'il peut créer. Les placettes ont été installées au hasard dans les zones dépourvues de *P. elata*, et autour des pieds de *P. elata*, choisis au hasard, dans les autres zones. Dans chaque placette, chaque arbre a fait l'objet d'une mesure de son diamètre à 1,3 m du sol (dhp) et la surface terrière a été calculée.

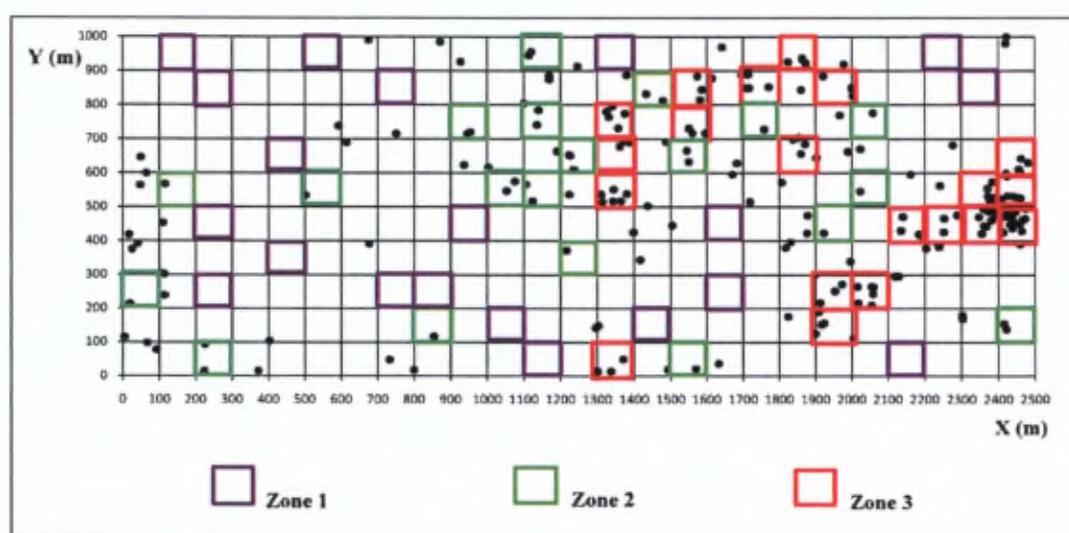


Figure 1.2 Répartition des individus de *P. elata* ≥ 10 cm de diamètre (dhp) dans la parcelle de 250 ha. Le quadrillage délimite des carrés de 1 ha au sein desquels ont été positionnées les placettes circulaires. Zone 1 = densité nulle ; Zone 2 = 1 à 2 pieds/ha ; Zone 3 = 5 pieds/ha et plus.

Analyse des données

Le diamètre relevé sur les arbres a permis de calculer la surface terrière des peuplements étudiés et d'établir la distribution des tiges en classes de diamètre de 10 cm. Afin de comparer les structures diamétriques, 8 classes de diamètre ont été constituées. La dernière classe regroupe toutes les tiges ≥ 80 cm dhp. Dans cette évaluation, les individus de *P. elata* ne sont pas repris étant donné que l'objectif est d'interpréter le milieu dans lequel l'espèce se développe. La surface terrière représente, pour une parcelle donnée, la somme des surfaces terrières individuelles de n arbres mesurés. Elle est exprimée en m^2/ha .

$$G = \sum_{a=1}^n \frac{\pi D_a^2}{4} \quad [1.1]$$

G = surface terrière ; D_a = diamètre à 1,3 m du sol de l'arbre a ; n = nombre total d'arbres de l'espèce.

Pour caractériser et comparer la richesse et la dominance spécifique des zones étudiées, nous avons calculé :

(i) La courbe de raréfaction pour chaque peuplement : elle montre l'évolution de la richesse spécifique en fonction de la taille de l'échantillon définie par le nombre d'arbres. La courbe obtenue donne le nombre d'espèces attendu, $E(S_k)$, dans un échantillon de k arbres tirés au hasard (sans remise) à partir d'un groupe contenant N arbres, S espèces, et k_i arbres appartenant à l'espèce i .

(ii) L'Indice de Valeur d'Importance (*IVI*), dérivé de l'*Importance Value Index* de Curtis & McIntosh (1950). Calculé pour chacune des espèces, cet indice nous sert à déterminer la(les) espèce(s) la(les) plus dominante(s) dans le peuplement. Il représente la somme, pour chaque espèce i , de la densité relative (*Drel*) et de la surface terrière relative (*Grel*). Cet indice varie entre 0 et 200, c'est-à-dire que la somme des valeurs maximales d'indice de toutes les espèces d'une parcelle vaut 200.

$$IVI_{(i)} = Drel_{(i)} + Grel_{(i)}$$

$$\text{avec } Drel_{(i)} = \frac{N_{(i)}}{N} \times 100 \quad \text{et} \quad Grel_{(i)} = \frac{\sum_{a=1}^n \pi D_{a(i)}^2 / 4}{G} \times 100 \quad [1.2]$$

où N = nombre total d'individus ; G = surface terrière totale du peuplement ; $N_{(i)}$ = nombre d'individus de l'espèce i ; D_a = diamètre à 1,3 m du sol de l'arbre a ; n = nombre total d'arbres de l'espèce i .

Pour pouvoir comparer nos différents peuplements avec ceux étudiés par d'autres auteurs ailleurs en Afrique ou dans le monde tropical, nous avons calculé deux indices de diversité :

(i) l'indice de diversité de Shannon-Wiener (H), non lié à un quelconque modèle de distribution des individus entre les espèces. Cet indice tient compte de la richesse spécifique et de la régularité de la répartition des individus entre les espèces en faisant la somme, sur toutes les espèces (S), de termes basés sur l'abondance relative de chaque espèce (P_i) au sein de la communauté dont on calcule l'indice de diversité.

$$H = -\sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i \quad [1.3]$$

où P_i est l'abondance relative de l'espèce i parmi les S espèces, c'est-à-dire le rapport entre le nombre d'individus de l'espèce i et le nombre d'individus pour les S espèces de la communauté. L'indice de Shannon-Wiener varie de 0 (une seule espèce) à $\log_2 S$ (toutes les espèces ont la même abondance), soit environ 4,5 pour une communauté assez riche (Senterre, 2005).

L'équitabilité de Pielou (E) a été également calculée pour chaque zone. Cet indice a une échelle théorique maximale variant de 0 (lorsqu'une espèce domine largement le peuplement) à 1 (lorsque toutes les espèces ont la même abondance).

$$E = \frac{H}{\log_2 S} \quad [1.4]$$

(ii) l'indice de diversité alpha de Fisher ($= \alpha$), peu sensible à l'effort d'échantillonnage. Cet indice présente l'avantage d'être très simple à calculer et de ne nécessiter que la connaissance du nombre total d'individus d'une communauté et du nombre d'espèces correspondant (Leigh & Loo De Lao, 2000).

$$S = \alpha \ln(1 + N/\alpha) \quad [1.5]$$

où α = diversité alpha de Fisher, N = nombre d'individus, et S = nombre d'espèces.

La diversité différentielle est utilisée pour voir si les zones définissent des communautés végétales différentes et est estimée grâce à l'indice de similarité de Morisita-Horn (Hardy, 2009a). Nous nous attendons à ce que les peuplements de *P. elata* (zones 2 et 3) aient une similarité plus élevée, étant donné l'hypothèse qu'ils se sont installés suite à une perturbation. Cet indice, calculé en fonction de k (k = nombre d'individus tirés de l'échantillon ; $k \leq N$, N = nombre d'individus total d'un groupe) représente le rapport de la probabilité que 2 individus tirés au hasard dans deux échantillons appartiennent à la même espèce sur la probabilité que 2 individus tirés au hasard dans le même échantillon appartiennent à la même espèce. Il varie de 0 à 1, deux communautés végétales sont différentes si MH tend vers 0 (soit toutes valeurs $< 0,5$) et identiques si MH tend vers 1 (soit toutes valeurs $\geq 0,5$; valeur proche de 1). Il est donné par la formule suivante :

$$MH_{ij} = \left[\frac{\sum_s P_{is} P_{js}}{(\sum_s P_{is}^2 + \sum_s P_{js}^2)/2} \right] \quad [1.6]$$

P_{is} et P_{js} = probabilités que l'espèce S soit tirée au hasard (sans remise) des relevés i et j.

Pour étudier les différences floristiques entre les trois zones, nous avons réalisé une analyse factorielle des correspondances (AFC) sur un tableau d'abondance croisant placette d'inventaire \times espèce. L'AFC permet de résumer le tableau en en déterminant les principaux axes de structuration qui fournissent une bonne approximation de la réponse des espèces à un facteur du milieu (Legendre & Legendre, 1998). Les axes fournis par l'AFC peuvent être interprétés chacun comme une dimension de séparation ou de variabilité inter ou intrazones.

L'indice de valeur indicatrice (IV) de chaque espèce a été calculé pour chaque peuplement ou zone (Dufrene, 2001). Une espèce est considérée comme indicatrice d'un peuplement donné si elle lui est fidèle (c'est-à-dire absente ou moins fréquente dans les autres peuplements) et constante (c'est-à-dire présente dans la majorité des placettes de ce peuplement). La valeur indicatrice IV_{ij} d'une espèce i vis-à-vis d'un peuplement j se calcule de la manière suivante, et est exprimée en pourcentage :

$$IV_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100 \quad [1.7]$$

$A_{ij} = N_{individus_{ij}} / N_{individus_i}$: moyenne des abondances de l'espèce i au sein des relevés du peuplement j par rapport à tous les peuplements (= mesure de la fidélité) ;

$B_{ij} = N_{sites_{ij}} / N_{sites_j}$: nombre de points d'inventaire ou placettes occupées par l'espèce i parmi ceux du peuplement j (= mesure de la constance).

Pour déterminer le degré de significativité de la valeur indicatrice de l'espèce dans le peuplement, nous avons utilisé le test t de Student (t) et le test de rang (Rank). La combinaison de ces deux tests permet de noter : NS si aucun des deux tests n'est significatif, ** si les deux tests sont significatifs, et * si un des deux est significatif ($p < 0,05$). Le test significatif signifie que la valeur indicatrice de l'espèce est significativement plus grande pour ce groupe là que pour les autres groupes.

L'étude de Senterre (2005) nous a servi de référence pour regrouper les espèces caractéristiques des zones étudiées selon leurs tempéraments : espèces du groupe tolérant à l'ombrage (T), espèces du groupe semi-tolérant (S-T, qui tolèrent un certain ombrage dans le jeune âge mais qui ne peuvent grandir sans une mise en lumière progressive), et espèces

du groupe héliophile strict ou pionnier (P, qui exigent la présence permanente de la lumière pour la germination des graines et le développement des individus à tous les stades).

1.3 Résultats

1.3.1 Structure des peuplements forestiers des zones étudiées

1.3.1.1 Densité et surface terrière

Au total 2716 individus (pour l'ensemble des espèces, excepté *P. elata*) ont été inventoriés : 923 pour la zone 1 ; 867 pour la zone 2 ; 926 pour la zone 3. Ils représentent respectivement une surface terrière de 31 m²/ha, 20,8 m²/ha et 25 m²/ha. Les différences de densité ne sont pas significatives entre les trois zones (ANOVA, $F = 0,6$; $p = 0,55$) mais la surface terrière l'est (ANOVA, $F = 9,93$; $p = 0,0002$). Les peuplements sans *P. elata* (zone 1) ont une surface terrière plus importante que ceux des zones 2 et 3 (figure 1.3) : 50 % des placettes ont des surfaces terrières comprises entre 23,7 et 35,9 m²ha⁻¹ pour la zone 1 ; entre 17,7 et 23,9 m²ha⁻¹ pour la zone 2 ; entre 18,6 et 29,9 m²ha⁻¹ pour la zone 3. Un test de comparaison multiple des moyennes (test de Tukey HSD, *Honest Significant Differences*) indique des différences significatives entre les zones 1 et 2 ($Q = 6,3$; $p = 0,0002$) et les zones 1 et 3 ($Q = 3,7$; $p = 0,032$). Il n'existe pas de différence significative entre les surfaces terrières des zones 2 et 3 ($Q = 2,6$; $p = 0,167$).

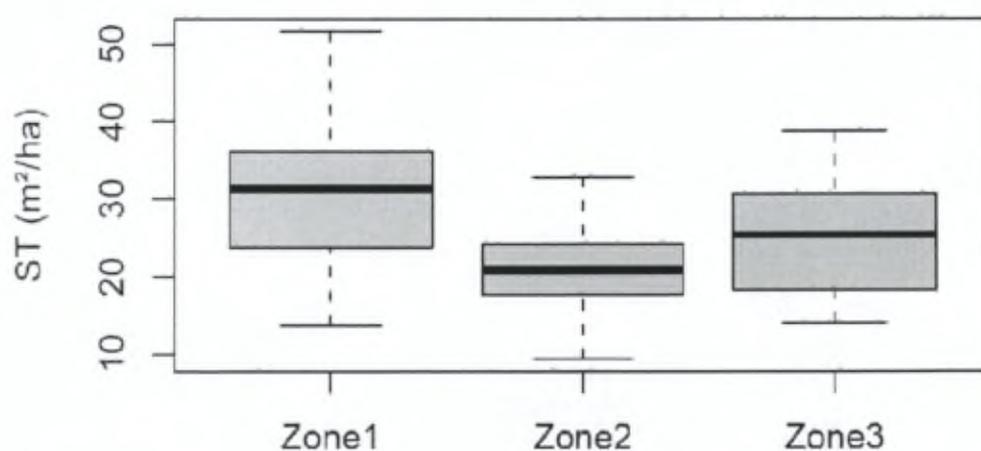


Figure 1.3 Dispersion des valeurs de surface terrière (G) pour les trois zones des densités de *P. elata* considérées. La boîte représente l'intervalle dans lequel sont regroupés 50 % des surfaces terrières et la barre épaisse à l'intérieur de la boîte indique la surface terrière moyenne ; la barre basse indique la surface terrière minimale et la barre haute la surface terrière maximale.

1.3.1.2 Structure diamétrique

Les structures diamétriques des différents peuplements sont représentées par classes de 10 cm (figure 1.4). Le diamètre de l'arbre le plus gros est de 95,5 cm pour la zone 3, contre 125 cm pour la zone 2 et 143,3 cm pour la zone 1. Les trois zones contiennent chacune plus de 50 % de tiges dans la première classe de diamètre (arbres de 10 – 20 cm dhp). Elles présentent toutes des distributions diamétriques typiques des futaies irrégulières, avec une structure en J inversée. La statistique Chi-carré appliquée pour comparer les structures, indique qu'il existe un effet « zone » net sur la distribution diamétrique ($\chi^2 = 38,6$; dl = 14 ; $p = 0,0004$). La comparaison des zones prises 2 à 2 révèle également des différences significatives ($\chi^2 = 19,2$; $p = 0,008$ entre zones 1 et 2, $\chi^2 = 22,4$; $p = 0,002$ entre zones 1 et 3, $\chi^2 = 16,1$; $p = 0,024$ entre zones 2 et 3).

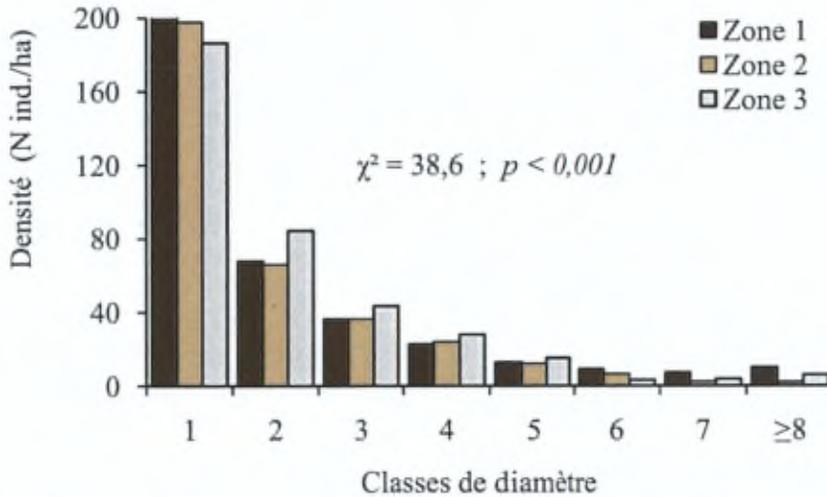


Figure 1.4 Distribution diamétrique des tiges inventoriées dans chaque zone étudiée. Signification des classes de diamètre : 1 = 10-20 cm dhp ; 2 = 20-30 cm ; ...

Pour déterminer les classes de diamètre qui contribuent le plus à cette différence entre les zones, nous avons calculé les contributions χ^2 de chaque classe de diamètre à la statistique χ^2 totale (tableau 1.1). Par ordre d'importance décroissant, les classes ≥ 80 cm, 60-70 cm, 70-80 cm et 20-30 cm sont celles qui contribuent le plus à la différence entre les structures. L'analyse des résidus montre que, dans les classes ≥ 80 cm, 60-70 cm, 70-80 cm, c'est l'effectif de la zone 1 qui est plus important et contribue le plus à la différence significative de χ^2 total obtenu. Tandis que, dans la classe 20-30 cm, c'est l'effectif de la zone 3 qui est plus important.

Tableau 1.1 Contributions (%) des classes de diamètre au χ^2 et résidus. Les classes ≥ 8 (≥ 80 cm dhp), 6 (60-70 cm), 7 (70-80 cm), et 2 (20-30 cm) sont les plus contributives.

Classes de diamètre	Statistique	Zone 1	Zone 2	Zone 3
1	χ^2	0,143	1,411	2,333
	Résidus	24,0	75,1	-96,6
2	χ^2	1,303	0,496	3,316
	Résidus	-72,2	-44,5	115,2
3	χ^2	0,630	0,039	0,965
	Résidus	-50,2	-12,4	62,1
4	χ^2	0,675	0,002	0,611
	Résidus	-52,0	2,50	49,5
5	χ^2	0,116	0,116	0,447
	Résidus	-21,5	-21,5	42,3
6	χ^2	3,092	0,066	4,018
	Résidus	111,2	16,3	-126,8
7	χ^2	4,105	1,952	0,450
	Résidus	128,1	-88,4	-42,4
≥ 8	χ^2	6,162	6,105	0,008
	Résidus	157,0	-156,3	-5,5

Nous avons aussi comparé les catégories de diamètre réparties en petits bois ([20-25 cm]), bois moyens ([30-45 cm]), gros bois ([50-60cm]) et très gros bois (≥ 65 cm] dhp) (figure 1.5).

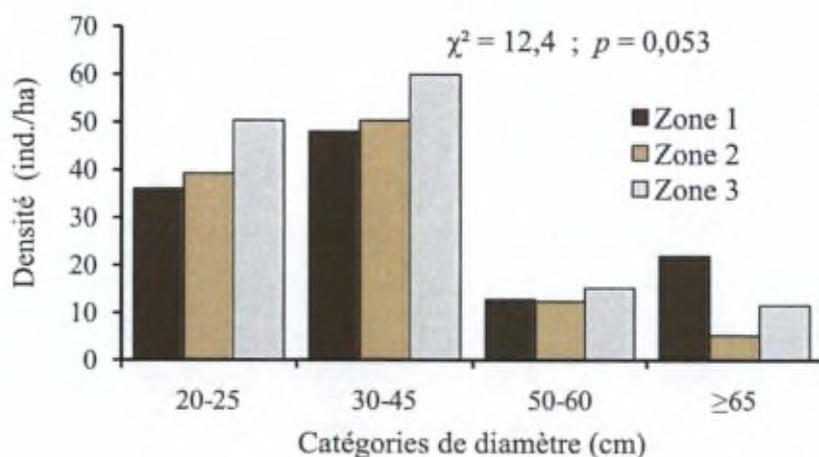


Figure 1.5 Distribution des catégories de diamètre pour chaque zone étudiée. Signification des catégories de diamètre : 20-25 cm dhp = petits bois ; 30-45 cm = bois moyens ; 50-60 cm = gros bois ; ≥ 65 cm = très gros bois.

Il n'existe pas de différence significative entre les trois zones ($\chi^2 = 12,4$; $p = 0,053$) pour ces catégories de diamètre. La comparaison des zones prises 2 à 2 révèle par contre une différence significative entre les zones 1 et 2 ($\chi^2 = 10$; $p = 0,018$). D'après l'analyse des contributions χ^2 et de résidus de chaque catégorie de diamètre à la statistique χ^2 totale, c'est la catégorie « très gros bois » (≥ 65 cm] dhp) qui contribue le plus à la différence observée entre ces deux zones (tableau 1.2) : l'effectif de la zone 1 est plus important. Il représente une surface terrière de 13 m²/ha contre 2,9 m²/ha pour la zone 2 et 5,9 m²/ha pour la zone 3. Enfin, pour l'ensemble de ces catégories de diamètre, il n'existe de différence significative entre les zones 1 et 3 ($\chi^2 = 5,9$; $p = 0,118$) et les zones 2 et 3 ($\chi^2 = 1,3$; $p = 0,73$).

Tableau 1.2 Contributions (%) des catégories au χ^2 total et résidus pour chaque catégorie de diamètre.

Catégories de diamètre (cm)	Statistique	Zone 1	Zone 2
20-25	χ^2	3,1	3,5
	Résidus	-56,1	59,1
30-35	χ^2	2,7	3
	Résidus	-51,8	54,5
50-60	χ^2	0,2	0,2
	Résidus	-12,3	12,9
≥ 65	χ^2	41,5	45,9
	Résidus	203,7	-214,4

1.3.2 Composition floristique

1.3.2.1 Richesse et diversité floristique

La zone 1 comprend le nombre le plus élevé d'espèces, de genres et de familles : 121 espèces, 90 espèces et 30 familles (tableau 1.3). La famille des Fabaceae est la mieux représentée (53,3 %, figure 1.6), en particulier du fait de la présence de *Scorodophloeus zenkeri* (15,6 % du total des espèces de cette zone). Tandis que la famille des Lecythidaceae est la mieux représentée dans les forêts à *P. elata* (13,2 % pour la zone 2 ; 24,7 % pour la zone 3) et ce du fait de la présence de *Petersianthus macrocarpus* (13,2 % du total d'espèces de la zone 2 ; 24,7 % du total d'espèces de la zone 3), seule représentante de la famille dans la région de Kisangani.

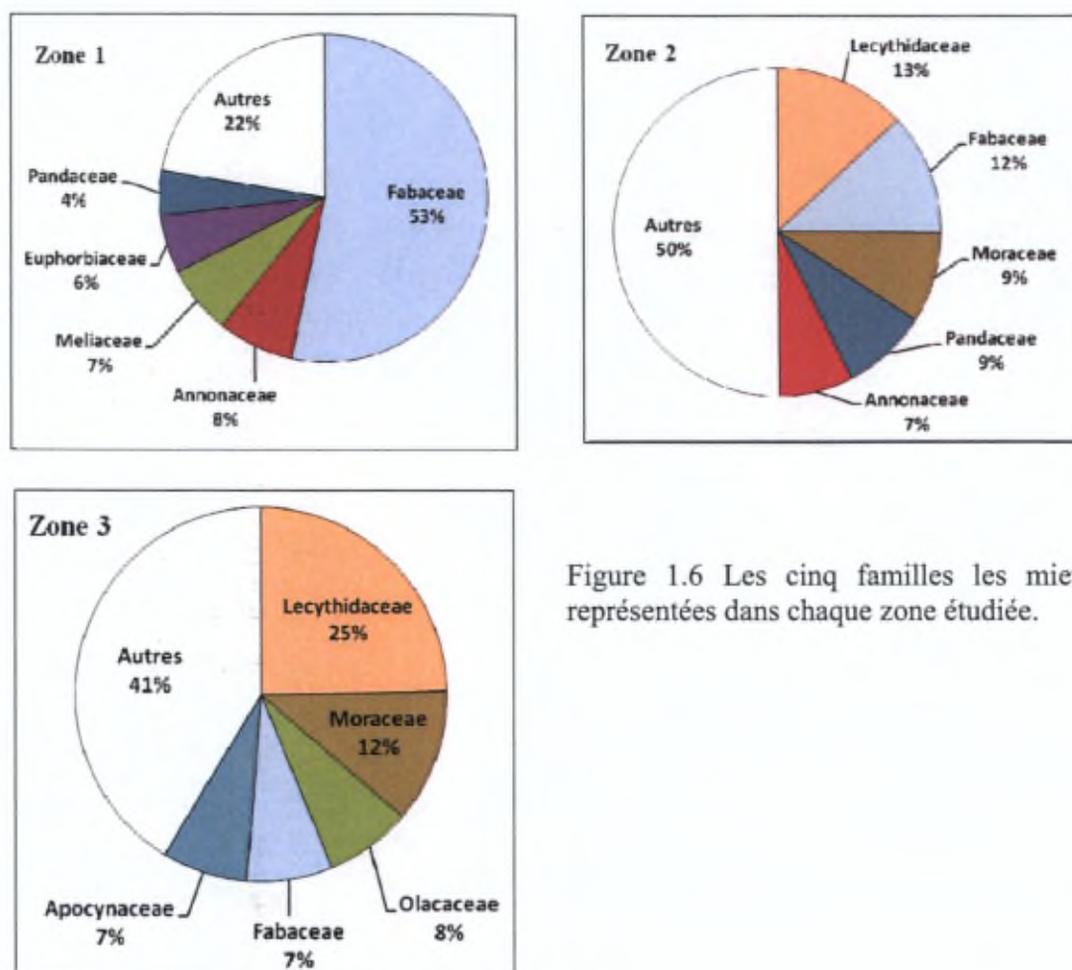


Figure 1.6 Les cinq familles les mieux représentées dans chaque zone étudiée.

L'analyse des valeurs des indices de diversité calculés pour chaque zone, montre que la zone renfermant une densité élevée de *P. elata* (zone 3) possède les valeurs de diversité les plus faibles ($H = 3,6$; $\alpha = 28,9$) (tableau 1.3). La zone 1 a la valeur de diversité la plus élevée ($\alpha = 37,2$). Remarquons que la valeur d'équitabilité obtenue pour chaque zone est faible ($E = 0,4$ pour la zone 1 et la zone 2 ; $E = 0,3$ pour la zone 3), ceci indique qu'il y a une dominance relativement importante d'une seule espèce au niveau de chaque zone. Un test de comparaison multiple des moyennes (test de Tukey HSD) n'indique cependant pas des différences significatives entre les zones pour les valeurs de diversité : $p = 0,667$ entre zones 1 et 2, $p = 0,999$ entre zones 1 et 3, $p = 0,665$ entre zones 2 et 3 pour l'indice de diversité de Shannon-Wiener ; $p = 0,281$ entre zones 1 et 2, $p = 0,921$ entre zones 1 et 3, $p = 0,486$ entre zones 2 et 3 pour l'indice de diversité Fisher alpha. La figure 1.7 montre la dispersion des valeurs de diversité des placettes pour chaque zone étudiée.

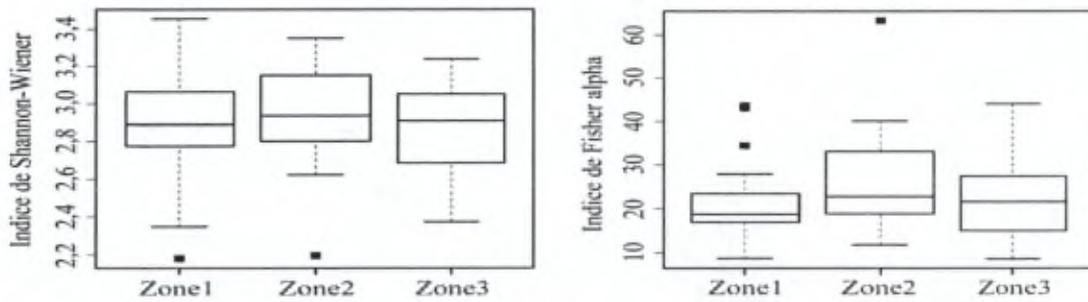


Figure 1.7 Dispersion des valeurs de diversité pour les trois zones de densités de *P. elata* considérées

Tableau 1.3 Caractéristiques floristiques des peuplements forestiers étudiés. k est le nombre d'arbres tirés, sans remise, à partir du peuplement ou zone contenant N arbres (N est le nombre total d'arbres dans le groupe), k est donc inférieur ou égal à N . Sd = Ecart-type des valeurs de diversité.

Paramètres floristiques	Zone 1	Sd	Zone 2	Sd	Zone 3	Sd
Richesse spécifique ($k = N$)	121	-	113	-	101	-
$k = 50$	29,4	-	30,8	-	24,6	-
$k = 100$	45,3	-	47,2	-	40,9	-
$k = 200$	66,1	-	67	-	57,8	-
$k = 500$	99	-	96	-	83	-
Nombre de genres	90	-	82	-	78	-
Nombre de familles	30	-	28	-	29	-
Indice de diversité de Shannon-Wiener (H)	3,9	0,3	3,9	0,3	3,6	0,2
Indice d'équitabilité de Piélou (E)	0,4	-	0,4	-	0,3	-
Indice de diversité alpha de Fisher (α)	37,2	9,5	34,7	12	28,9	8,7

L'évolution de la richesse spécifique, telle que présentée dans le tableau 1.3, est illustrée et complétée par la figure 1.8. La différence apparaît clairement entre la zone 1 et la zone 3. Pour chaque échantillon k considéré, le nombre d'espèces est plus faible dans la zone 3. Par contre entre la zone 1 et la zone 2, l'évolution de la richesse spécifique est fonction du nombre d'individus inventoriés ou tirés. La différence apparaît peu évidente entre ces deux zones lorsque le nombre d'individus tirés au hasard est faible ($k \leq 200$), et dans ce cas, la zone 2 est plus riche en espèces que la zone 1. Lorsque le nombre d'arbres inventoriés ou tirés devient important ($k = 500$ par exemple), on commence à observer une baisse de la richesse spécifique au niveau de la zone 2. Il faut cependant noter que toutes les courbes sont loin d'atteindre le stade asymptotique, nos échantillonnages ne sont donc pas suffisants pour recenser toute la flore locale de ces zones.

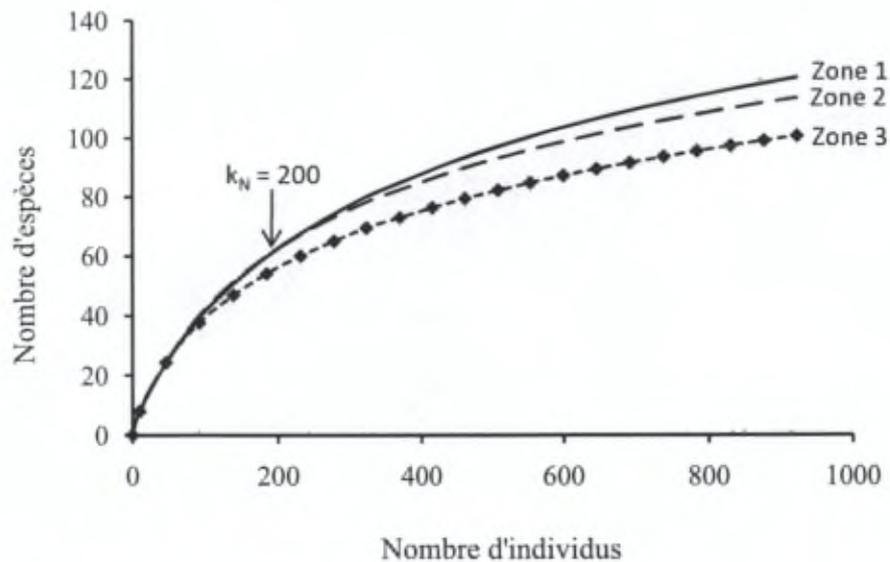


Figure 1.8 Courbes de raréfaction pour les trois zones étudiées.

Deux constats peuvent être tirés de l'analyse des pourcentages de l'Indice de Valeur d'Importance (IVI) des espèces au niveau de chaque zone (tableau en annexe). Premièrement, deux espèces prennent chacune la tête du groupe d'espèces de chaque peuplement et permettent de distinguer la zone sans *P. elata* et les zones avec *P. elata*. Il s'agit de *Scorodophloeus zenkeri* (IVI = 12,7 %) pour la zone 1, espèce de la canopée de forêt stable, mature ou en équilibre ; et de *Petersianthus macrocarpus* pour la zone 2 (IVI = 12,3 %) et la zone 3 (IVI = 21,4 %), espèce de forêt en évolution ou stade de succession secondaire. Deuxièmement, dans la zone 1, on retrouve d'autres espèces de la canopée de forêts matures comme *Julbernardia seretii* (IVI = 7,9 %) et *Gilbertiodendron dewevrei* (IVI = 5,9 %), deux espèces de forêts monodominantes indicatrices de stade avancé ou climax d'un peuplement, *Oxystigma oxyphyllum* (IVI = 3,4 %) et *Guarea thompsonii* (IVI = 2,4 %) ; ce qui n'est pas le cas dans les zones 2 et 3.

1.3.2.2 Similarité floristique

L'indice de similarité de Morisita-Horn (*MH*) indique que les peuplements sans *P. elata* (zone 1) constituent une communauté végétale différente de celles des zones 2 (*MH* = 0,42) et 3 (*MH* = 0,25) avec *P. elata*. Les peuplements des zones 2 et 3 semblent par contre correspondre à une même communauté végétale du point de vue de la composition floristique (*MH* = 0,89).

La figure 1.9 montre les résultats de l'AFC réalisée sur le tableau placette × espèce. Les deux premiers axes expriment environ 16 % de l'inertie totale. Les valeurs propres et les pourcentages cumulés pour chaque axe sont présentés dans le tableau 1.4. L'axe 1 sépare les placettes des zones 3 et 2 (peuplements à *P. elata*) des placettes de la zone 1 (peuplements sans *P. elata*). Tandis que l'axe 2 identifie une certaine variabilité dans la zone 1, ce qui indique que la zone 1 est plus hétérogène que les deux autres zones. L'axe 2 est essentiellement tiré par un petit nombre d'espèces mal représentées sur le premier axe, typiques des forêts primaires : *Isolona congolana*, *Allanblackia floribunda*, *Grossera multinervis*, *Gilbertiodendron dewevrei* et *Piptadeniastrum africanum*. Ces espèces sont présentes, parfois même abondantes, dans l'une ou l'autre des quatre ou des trois placettes présentant les valeurs respectivement les plus négatives et les plus positives de l'axe 2.

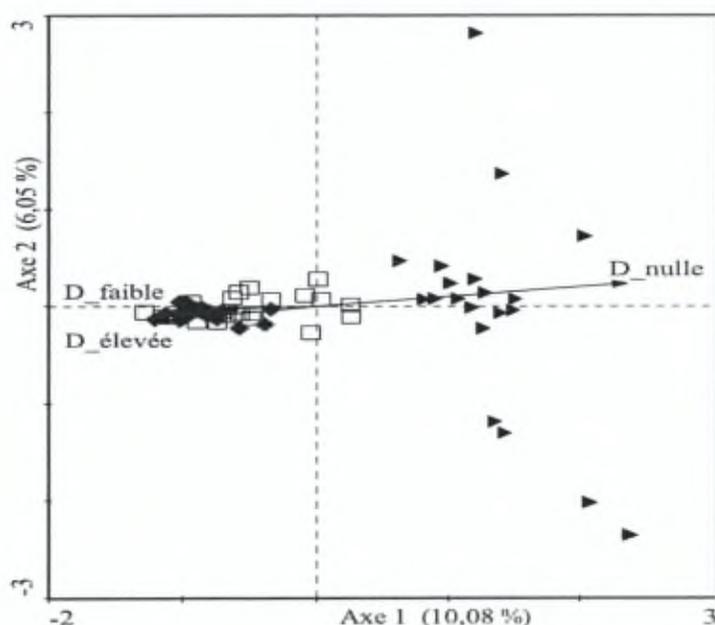


Figure 1.9 Ordination des placettes d'inventaire par AFC. Triangle = placette de la zone 1 ; carré = placette de la zone 2 ; losange = placette de la zone 3. D = densité de *P. elata*.

Tableau 1.4 Variance expliquée par les quatre premiers axes de l'AFC sur la matrice de 60 placettes × 169 espèces.

Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0,5	0,3	0,2	0,2	4,98
Pourcentage de variance cumulée	10,1	16,1	21,1	25,4	

1.3.2.3 Espèces caractéristiques des forêts étudiées

Nous avons identifié 29 espèces caractéristiques pour la zone 1, et 12 espèces pour l'ensemble des zones 2 et 3 (tableau 1.5). *Scorodophloeus zenkeri*, avec une densité de 36 ind./ha et une surface terrière de 4,8 m²/ha, a la valeur indicatrice la plus élevée (IV = 90 %) dans la zone sans *P. elata*. Tandis que *Petersianthus macrocarpus*, avec une densité de 53,2 ind./ha et une surface terrière de 4,5 m²/ha, possède la valeur indicatrice la plus élevée (IV = 89,6 %) dans les zones à *P. elata*.

Près de 50 % des espèces indicatrices des forêts à *P. elata* sont des espèces pionnières ou cicatricielles, comme *Petersianthus macrocarpus*, *Myrianthus arboreus*, *Anthonotha macrophylla*, *Alstonia boonei*, ... alors qu'aucune espèce pionnière ne se trouve dans la liste des espèces indicatrices des peuplements sans *P. elata*. Dans ce groupe, les espèces tolérantes à l'ombrage (T) représentent jusqu'à 56,7 %.

Il existe une différence significative entre les zones 2 (peuplements à densité faible de *P. elata*, 1 à 2 pieds/ha) et 3 (peuplements à densité élevée de *P. elata*, 5 pieds/ha et plus) pour la densité moyenne d'espèces pionnières ($t = -2,4$; $p = 0,02$). Les espèces pionnières caractéristiques des peuplements à *P. elata* sont plus abondantes dans la zone 3 (figure 1.10).

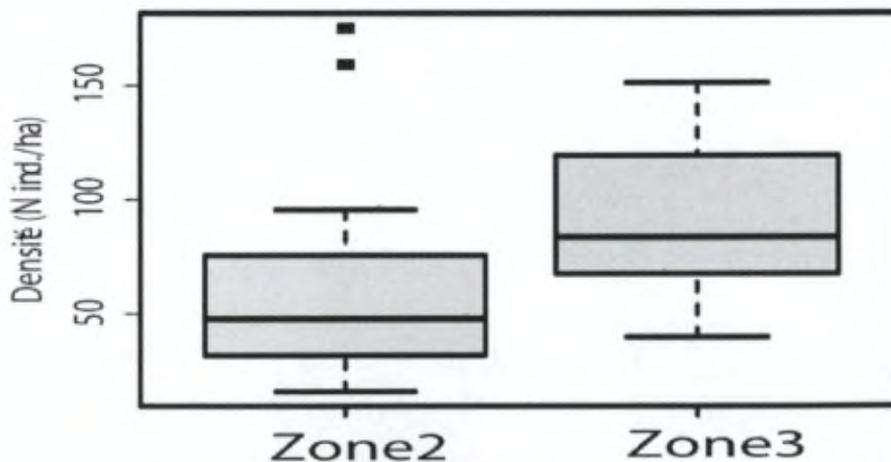


Figure 1.10 Dispersion des valeurs de densité (N ind./ha) des espèces pionnières pour les deux zones à *P. elata*. La boîte représente l'intervalle dans lequel sont regroupés 50 % des densités et la barre épaisse à l'intérieur de la boîte indique la densité moyenne ; la barre basse indique la densité minimale et la barre haute la densité maximale.

Tableau 1.5 Espèces caractéristiques des forêts de chaque zone. D = densité ; G = surface terrière ; IV = valeur indicatrice ; t = test t de Student ; Rang = test de rang ; Max = significativité des tests (** = les deux tests, de Student et de Rang, sont significatifs pour l'espèce ; * = un des tests est significatif pour l'espèce), risque d'erreur = 0,05.

Espèces caractéristiques des forêts sans <i>Pericopsis elata</i>							
Tempér.	Espèce	D (N ind./ha)	G (m ² /ha)	IV	t	Rang	Max
T	<i>Afrostryax lepidophyllus</i>	1,2	0,05	15	3,000	36	**
S-T	<i>Afzelia bipendensis</i>	2,0	0,06	25	5,147	1	**
S-T	<i>Autranella congolensis</i>	0,8	0,36	10	2,773	97	*
S-T	<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	13,2	1,13	58,77	7,247	1	**
T	<i>Cola griseiflora</i>	28,4	0,47	78,89	7,095	1	**
T	<i>Crocera multinervia</i>	2,0	0,09	10	2,263	119	*
S-T	<i>Cynometra hankei</i>	2,0	0,68	22,73	3,477	17	**
T	<i>Dasylepsis seretii</i>	2,0	0,03	20	4,399	9	**
T	<i>Diospyros boala</i>	5,2	0,17	41,79	5,976	1	**
T	<i>Diospyros hoyleana</i>	1,6	0,02	15	3,137	37	**
T	<i>Drypetes gossweileri</i>	3,2	0,17	22,86	2,253	53	*
T	<i>Drypetes sp2</i>	2,0	0,03	50	7,829	1	**
S-T	<i>Entandrophragma candolei</i>	0,8	0,61	10	2,659	106	*
T	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	14,4	2,49	34,52	5,441	2	**
S-T	<i>Guarea thompsonii</i>	6,8	0,92	41,56	3,190	11	**
T	<i>Hua gaboni</i>	0,8	0,03	10	2,446	126	*
T	<i>Hymenostegia pellegrinii</i>	1,2	0,07	15	2,968	37	**
S-T	<i>Irvingia robur</i>	0,8	0,16	10	2,517	119	*
S-T	<i>Julbernardia seretii</i>	17,2	3,49	61,43	6,894	1	**
T	<i>Manilkara yangambiensis</i>	1,2	0,05	15	3,075	31	**
T	<i>Microdesmis yafungana</i>	20,4	0,56	51,69	3,512	3	**
S-T	<i>Oxystigma oxyphylla</i>	8,8	1,40	50	8,232	1	**
T	<i>Rothmannia lujae</i>	0,8	0,01	10	2,626	109	*
S-T	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	36,0	4,84	90	12,617	1	**
T	<i>Strombosia nigropunctata</i>	4,0	0,11	26,09	3,615	8	**
T	<i>Strombosia pustulata</i>	1,6	0,09	17,78	2,805	41	**
T	<i>Synsepalum subcordatum</i>	0,8	0,02	10	2,577	113	*
S-T	<i>Tessmannia africana</i>	1,2	0,25	15	3,202	24	**
S-T	<i>Trichilia prieureana</i>	3,6	0,17	30	4,397	4	**

Espèces caractéristiques des forêts à <i>Pericopsis elata</i>							
Tempér.	Espèce	D (N ind./ha)	G (m ² /ha)	IV	t	Rang	Max
P	<i>Alstonia boonei</i>	2,6	0,85	23,83	1,922	71	*
P	<i>Anthonotha macrophylla</i>	3,8	0,18	32,5	3,471	8	**
P	<i>Barteria fistulosa</i>	6,0	0,15	42,5	4,383	1	**
T	<i>Celtis tessmannii</i>	11,6	0,70	52,11	4,313	1	**
T	<i>Desplatsia dewevrei</i>	3,4	0,12	37,5	4,271	4	**
S-T	<i>Funtumia elastica</i>	1,8	0,28	20	2,134	80	*
P	<i>Musanga cecropioides</i>	4,4	0,40	25,21	2,065	52	*
P	<i>Myrianthus arboreus</i>	5,2	0,21	50	5,499	1	**
P	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	53,2	4,47	89,61	9,531	1	**
T	<i>Strombosia grandifolia</i>	13,8	0,56	63,8	6,195	1	**
S-T	<i>Trichilia gilgiana</i>	10,0	0,27	50,4	3,680	9	**
S-T	<i>Trilepisium madagascariensis</i>	23,0	1,48	80,5	7,450	1	**

1.4 Discussion

De nombreux travaux ont mis en évidence le rôle moteur que jouent les perturbations (trouées ou chablis) dans la dynamique de la forêt naturelle. Elles apportent au sol la lumière qui stimule la germination des graines et la croissance des plantules (Florence, 1981 ; Rollet, 1983 ; Kiama & Briske, 2001) et permet, si la taille des trouées est suffisante, l'installation d'espèces pionnières (Schnitzer & Carson, 2001). Nous avons réalisé, dans le cadre du présent travail, une analyse comparative des paramètres structuraux (densité, surface terrière et structure diamétrique) et floristiques (richesse, diversité et similarité floristique et tempérament des espèces indicatrices des zones) entre les peuplements des zones sans *P. elata* et les peuplements des zones présentant des différences de densité de *P. elata*. Les résultats obtenus indiquent des différences entre, d'une part, les zones sans *P. elata* et les zones avec *P. elata*, et d'autre part, les zones présentant des densités contrastées en *P. elata* entre-elles.

1.4.1 Les arbres des peuplements à *P. elata* ont un diamètre plus faible

Il n'existe pas de différence significative entre les zones du point de vue de la densité des arbres. Les peuplements à *P. elata* sont aussi denses que leurs voisins sans *P. elata*, mais leur surface terrière moyenne à l'hectare est faible. La plus petite surface terrière (20,8 m²/ha) a été trouvée dans les peuplements à densité faible de *P. elata* (zone 2, 1 à 2 pieds/ha).

Ces résultats peuvent être expliqués par la taille ou le type de perturbation (trouée ou chablis naturel, grande perturbation due à la présence humaine par exemple, ...). Selon Durrieu De Madron (1994), les grandes trouées amènent une installation et une croissance importante d'individus d'espèces héliophiles. Elles permettent, en particulier, aux espèces héliophiles à dispersion anémochore (à l'instar de *P. elata*) de s'installer en populations denses (i.e. zone 3). Schnell (1976) abonde dans le même sens lorsqu'il considère que la densité des arbres anémochores dans les forêts africaines est liée à l'importance des actions anthropiques dans ces forêts. Durrieu De Madron (1994) note qu'après l'explosion démographique liée à la mise en lumière, observée immédiatement après l'ouverture du couvert, les effectifs d'espèces pionnières diminuent jusqu'à retrouver parfois les effectifs des grands arbres du peuplement d'avant la perturbation. Par contre, plus la taille de la trouée est modeste, plus la lumière disponible est faible et moins les espèces pionnières peuvent s'installer et survivre en populations denses (Wilkie *et al.*, 1992 ; Doucet & Kouadio, 2007), c'est le cas de la zone 2 de notre système d'observation. Les arbres d'espèces pionnières vont donc accuser une croissance moins rapide et présenter une surface terrière plus faible. La différence de densité en espèces pionnières entre les zones 2 (densité faible de *P. elata*, 1 à 2 pieds/ha) et 3 (densité élevée de *P. elata*, 5 pieds/ha et plus) est significative ($t = -2,4$; $p = 0,02$). Les espèces pionnières sont plus abondantes dans la zone 3 (92 individus/ha) que dans la zone 2 (61 individus/ha). Ceci permet de penser que la densité locale de *P. elata* est un indice de l'intensité et de la taille des perturbations.

Cette variabilité « intra-forestière » en surface terrière a déjà été notée par de nombreux auteurs comme Hall & Swaine (1981) pour les forêts du Ghana, Maury-Lechon, Poncy (1986) pour les forêts d'Amazonie brésilienne. Elle est une des facettes de l'hétérogénéité de la mosaïque forestière, liée à des différences d'évolution entre éco-unités ou zones (i.e. zones non perturbée, à perturbation faible, et à perturbation forte) (Oldeman, 1989). Cette hétérogénéité de la mosaïque forestière est observée à l'échelle du paysage comme à l'échelle locale. A l'échelle locale (zone homogène du point de vue pédoclimatique), Loreau (2004) considère que les zones perturbées constituent des stades de succession secondaire relativement jeunes, et les diamètres des arbres qui les composent sont faibles par rapport à ceux des zones voisines non perturbées présentant des stades de reconstitution forestière plus avancés.

L'analyse de la structure diamétrique montre aussi des différences significatives entre les zones. Les résultats indiquent que pour la zone 1, ce sont les arbres des classes de diamètre ≥ 80 cm, 70-80 cm et 60-70 cm, qui participent le plus à la différence significative observée entre la zone 1 et les zones 2 et 3. La zone 1 possède un taux élevé d'arbres de gros diamètre (4,7 % pour les arbres ≥ 70 cm dhp). Ceci corrobore les observations de Clark (1996) et Blanc (1998). Pour ces auteurs, les vieilles forêts (plus âgées) perturbées ont très peu d'arbres de plus de 70 cm de diamètre par rapport aux forêts stables non perturbées. Ainsi, les résultats obtenus pour la surface terrière et la structure diamétrique confirment l'hypothèse selon laquelle les peuplements à *P. elata* sont constitués d'arbres de petite taille, moins gros que ceux des peuplements voisins sans *P. elata*.

1.4.2 Les peuplements avec et sans *P. elata* constituent deux communautés végétales différentes

Les zones avec et sans *P. elata* présentent des différences importantes de la flore. La zone 1 est dominée par la famille des Fabaceae, en particulier du fait de *Scorodophloeus zenkeri*, espèce semi-tolérante, c'est-à-dire qui tolère un certain ombrage dans le jeune âge mais qui ne peut grandir sans une mise en lumière progressive. Tandis que les zones 2 et 3 sont dominées par la famille des Lecythidaceae et ce du fait de la présence de *Petersianthus macrocarpus*, une espèce pionnière, c'est-à-dire nécessitant une mise en lumière rapide et importante pour la germination de ses graines et son développement. Les valeurs du coefficient de similarité de Morisita-Horn obtenues (0,42 entre Zone 1 et zone 2 ; 0,25 entre zone 1 et zone 3 ; 0,89 entre zone 2 et zone 3) indiquent et confirment l'existence de deux grands types de peuplements, la zone 1 d'une part, les zones 2 et 3 d'autre part.

Pour certains auteurs comme Rollet (1983), Florence (1981), Doumenge (1990), les communautés végétales se régénérant et croissant dans les zones perturbées sont souvent différentes de celles qui vivent en zones stables non perturbées.

La mise en évidence des espèces indicatrices de chaque zone montre effectivement que les formations végétales se distinguent, même du point de vue du tempérament des espèces. La zone 1 est caractérisée par des espèces semi-tolérantes (*Scorodophloeus zenkeri*, *Julbernardia seretii*, *Cleistanthus mildbraedii*, *Oxystigma oxyphylla*, *Guarea thompsonii*, *Cynometra hankei*) pouvant atteindre et dominer la canopée des forêts « primaires » semi-décidues et des espèces tolérantes vivant à l'ombre du couvert de la canopée (*Cola*

griseiflora, *Microdesmis yafungana*, *Gilbertiodendron dewevrei*). Ce dernier groupe représente jusqu'à 58,6 % de l'ensemble des espèces caractéristiques de la zone 1, contre 41,4 % du total pour le premier groupe (groupe d'espèces semi-tolérantes). Pour de nombreux auteurs qui ont étudié les forêts en RDC ou ailleurs, comme Vancutsem *et al.* (2006), ces espèces sont caractéristiques du stade mature stable ou climacique des forêts tropicales humides de la région. Remarquons qu'aucune espèce pionnière n'a été identifiée dans les peuplements sans *P. elata*. Par contre, les zones 2 et 3 appartiennent à une même communauté végétale caractérisée par la présence de nombreuses espèces pionnières (*Petersianthus macrocarpus*, *Myrianthus arboreus*, *Barteria fistulosa*, *Anthonotha macrophylla*, *Musanga cecropioides*, *Alstonia boonei*) représentant 50 % de l'ensemble des espèces indicatrices des forêts à *P. elata*. Selon Oldeman (1990), la majorité des espèces pionnières sont colonisatrices des chablis, et certaines d'entre elles ont une durée de vie assez longue, allant jusqu'à plusieurs décennies voire centaines d'années. Tous ces éléments confortent l'hypothèse selon laquelle les peuplements à *P. elata* sont caractérisés par des espèces pionnières, cicatricielles des perturbations (trouées ou chablis, présence humaine), rencontrées dans les stades relativement jeunes de la succession secondaire.

1.4.3 Les peuplements à densité élevée de *P. elata* ont une richesse et une diversité floristique plus faible

L'analyse comparative des courbes de raréfaction et des indices de diversité montre que la richesse et la diversité floristiques sont faibles dans les zones à *P. elata*. La zone 3 possède moins d'espèces que la zone 1 et la zone 2, pour tout échantillon d'individus considérés, et présente aussi les plus petites valeurs de diversité ($H = 3,6$; $\alpha = 28,9$). Par contre, la différence entre les zones 1 et 2 paraît moins nette et est fonction du nombre d'individus considérés. Pour des surfaces d'inventaire égales, la zone 2 compte plus d'espèces que la zone 1 lorsque le nombre d'individus tirés ou inventoriés est faible ($k_N \leq 200$). Cette tendance est inversée lorsque le nombre d'individus devient plus grand (i.e. $k_N \geq 500$). La différence de diversité entre ces deux zones est aussi moins évidente ($H = 3,9$ pour chacune d'elles), ceci est confirmé par l'égalité des valeurs d'indice d'équitabilité ($E = 0,4$) de ces zones. Toutefois, l'indice de diversité alpha de Fisher donne un léger avantage à la zone 1 ($\alpha = 37,2$ contre 34,7 pour la zone 2).

Les différences floristiques entre unités forestières, matures stables et perturbées, ont été notées par de nombreux auteurs et semblent confirmer l'hypothèse selon laquelle la

perturbation qui a favorisé l'installation de *P. elata* aurait modifié la richesse et la diversité floristiques de départ, et ce d'autant plus que la perturbation a été sévère. Doucet (2003) a fait le même constat dans les forêts perturbées du Gabon. Il a trouvé que la richesse spécifique et la diversité des forêts perturbées (i.e. zone 3) demeurent moindres par rapport aux forêts « anciennes ou matures ». Leur équitabilité semble par contre similaire (ou même plus élevée) à celle des forêts non perturbées. Cela tient au fait que la majorité des espèces installées dans les nouveaux peuplements possèdent des abondances similaires. En revanche, Puig (2001) considère que les perturbations légères ou modestes (i.e. zone 2), comme celles induites par des chablis naturels dont l'échelle va de quelques m² à quelques centaines de m² (Durrieu De Madron, 1994), constituent des facteurs d'hétérogénéité intra-forestière et peuvent être généralement source de diversité.

Comparée à d'autres forêts tropicales du monde, la richesse spécifique des peuplements que nous avons étudiés paraît assez faible. Whitmore (1990) et Morley (2000) mentionnent des richesses spécifiques pouvant atteindre près de 300 espèces d'arbres ≥ 10 cm dhp sur 1 ha en Amérique du Sud et 711 espèces sur 6,6 ha en Asie tropicale. Cette richesse spécifique relativement élevée en Amérique ou en Asie peut s'expliquer en partie par des densités de pieds à l'hectare parfois plus élevées (Wright, 2002). Parmentier *et al.* (2007) ont présenté une analyse comparative de la diversité alpha de Fisher (α) entre les forêts tropicales d'Afrique de l'Ouest et Centrale et d'Amérique du Sud. La diversité α moyenne en Amazonie est beaucoup plus grande qu'en Afrique ($p < 0,001$: $\alpha = 26$ pour l'Afrique ; $\alpha = 81$ pour l'Amazonie). Selon ces auteurs, les valeurs de faible diversité sont présentes sur les deux continents, mais les valeurs de forte diversité ($\alpha > 100$) sont absentes des forêts d'Afrique. Comparées à la moyenne africaine, les valeurs de diversité α des trois zones étudiées sont supérieures à la moyenne.

1.4.4 *Pericopsis elata* se développe dans des trouées de grande taille

Nos résultats suggèrent que *P. elata* a besoin de trouées de grande taille pour se régénérer. La perturbation de la zone 3 est celle qui a permis à *P. elata* de s'installer en population dense (5, et jusqu'à plus de 20 pieds/ha). La taille de certains agrégats de *P. elata* (cf. figure 2) est très grande (jusqu'à 10000 m² et plus) et dépasse de loin celle d'un chablis naturel (cf. Durrieu De Madron, 1994). Ceci fait donc penser à une perturbation créée suite à une présence ou action humaine, par exemple, dans cette zone ; écartant ainsi l'hypothèse de tempêtes ou de tornades (événements très rares dans la région). Rappelons qu'avant les

constructions des routes par les colonisateurs belges, il y a environ 1 siècle, les populations locales vivaient dans les forêts. Les signes de leur présence sont encore visibles aujourd'hui. On peut observer dans la zone d'étude la présence de grandes étendues de forêts dominées par des espèces pionnières à durée de vie longue (plusieurs décennies voire centaines d'années, comme *Petersianthus macrocarpus*, *Pericopsis elata*, ...), des marantacées, des rotins, etc. Selon Schnell (1976), la densité des arbres anémochores (i.e. *P. elata*) dans les forêts tropicales africaines est liée à l'importance des actions anthropiques dans ces forêts.

L'exploitation forestière telle que pratiquée en RDC ne pourra vraisemblablement pas favoriser la régénération de *P. elata*. En effet, elle se focalise sur un nombre réduit d'espèces et de pieds de qualité supérieure (Fargeot *et al.*, 2004), ce qui se traduit par le prélèvement d'un nombre très limité d'arbres sur chaque hectare. Son impact sur le couvert forestier demeure donc limité avec moins de 10 % seulement de couvert perturbé (Wilkie *et al.*, 1992 ; Doucet & Kouadio, 2007). Cette exploitation forestière à faible impact, n'affecte pas nécessairement la richesse ou la diversité spécifique dans un sens positif ou négatif. Par ailleurs, la plupart des espèces exploitées ont un tempérament héliophile (Doucet, 2003), et certaines d'entre elles sont anémochores (i.e. *P. elata*). Leur régénération est donc rare sous canopée dense (Hawthorne, 1995 ; Forni, 1997) et l'ouverture du couvert provoquée par ce type d'exploitation s'avère insuffisante pour permettre une régénération significative. Par contre, lorsque la trouée est relativement importante (plusieurs centaines de m²), elle favorise l'installation et le développement d'espèces pionnières dont l'abondance est fonction du taux d'ouverture du peuplement (Durrieu De Madron, 1994). Au niveau local, cette augmentation du nombre d'espèces pionnières peut influencer positivement ou négativement sur la composition et la diversité floristique du peuplement préexistant : positivement lorsque la perturbation est modérée (i.e. zone 2) dans l'espace et dans le temps (PUIG, 2001), et négativement lorsque le taux d'ouverture est très important (> 80 %) (Durrieu De Madron, 1994). Dans ce dernier cas, on assiste à une déstabilisation importante du peuplement impliquant la chute de plusieurs arbres et une explosion démographique, après perturbation, d'espèces pionnières comme *P. elata* (i.e. zone 3).

Conclusion

Nous avons montré que : (i) Les surfaces terrières et les structures diamétriques sont significativement différentes entre les peuplements sans *P. elata*, les peuplements à densité faible (1 à 2 pieds/ha) et les peuplements à densité élevée (5 pieds/ha et plus) ; les arbres les plus gros, se trouvent plutôt dans les peuplements sans *P. elata* que dans les deux autres peuplements. (ii) Les peuplements à *P. elata* constituent, du point de vue de la composition floristique, une même communauté végétale, différente de celle de leurs voisins sans *P. elata* ; les perturbations auraient modifié la composition floristique des peuplements de départ. (iii) Deux espèces prennent chacune la tête du groupe d'espèces indicatrices et permettent de distinguer les deux groupes (forêts sans *P. elata* et forêts à *P. elata*) ; il s'agit de *Scorodophloeus zenkeri* (IV = 90 %) pour les peuplements sans *P. elata*, une espèce de la canopée de forêt au stade d'équilibre, et de *Petersianthus macrocarpus* (89,6 %) pour les peuplements à *P. elata*, une espèce pionnière des forêts au stade de succession secondaire. (iv) Les perturbations, qui auraient favorisé l'installation de *P. elata*, auraient également contribué à la baisse de la diversité spécifique dans ces forêts. (v) 50 % d'espèces indicatrices des forêts de *P. elata* sont des espèces pionnières colonisatrices des chablis. *P. elata* aurait effectivement profité des perturbations (chablis, présence humaine) pour s'installer. Le peuplement forestier dans lequel elle se développe est caractérisé par des espèces des stades relativement jeunes (espèces pionnières) de la succession secondaire. Etant donné que c'est une espèce héliophile à répartition agrégée, la perturbation doit très vraisemblablement être grande (plus que la taille d'un chablis normal) pour qu'elle s'installe en population dense (5 pieds/ha et plus). L'ensemble de ces constats doit permettre d'élaborer des nouvelles orientations dans les pratiques de gestion de forêts pour une exploitation plus adaptée de *P. elata*, car une exploitation à faible impact sur le couvert (ce qui est bon pour la préservation de la biodiversité) ne permet pas de favoriser l'installation de *P. elata* en agrégats de grande dimension.

Remerciements

Les auteurs remercient le Gouvernement de la Belgique au travers de la Coopération Technique Belge (CTB) et la Commission Européenne au travers du Projet REAFOR-RDC, pour les bourses octroyées à Faustin Boyemba dans le cadre de sa thèse doctorale. Les remerciements s'adressent aussi aux institutions qui ont assuré l'encadrement scientifique de cette étude : l'Université Libre de Bruxelles (Belgique), l'Université de Kisangani (RDC), le CIFOR (Indonésie) et le CIRAD (France).

**Influence des ouvertures de la canopée sur la régénération de
Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans les
forêts denses semi-décidues de Kisangani, R.D. Congo**



Photo III.2 Jeunes plants de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt « aménagée », c'est-à-dire ayant subi des traitements sylvicoles dans les années 40 à Yangambi (R.D. Congo) dans le but de favoriser sa régénération.

Résumé

Pericopsis elata est une espèce héliophile des forêts tropicales d'Afrique, très exploitée pour le bois d'œuvre. Sa régénération naturelle est quasi nulle sous canopée dense. Elle est répartie en agrégats de taille moyenne de 10000 m², distants de 100 m. Ces deux caractéristiques écologiques, l'héliophilie et l'agrégation, permettent de faire l'hypothèse que seules les grandes ouvertures peuvent favoriser la régénération de cette espèce. Nous avons travaillé dans deux parcelles d'observation permanentes pour caractériser et comparer la structure des populations de *P. elata* : une parcelle de 250 ha installée à Yoko et représentant les conditions naturelles de son installation, et une parcelle de 190 ha installée à Yangambi et ayant fait l'objet de traitements sylvicoles dans le but de favoriser la régénération. Dans ces parcelles, nous avons inventorié et cartographié tous les individus de *P. elata* ≥ 1 cm de diamètre (dhp). Nous avons comparé les structures des deux populations (densité, surface terrière, structure diamétrique, répartition spatiale). Nous avons ainsi montré l'effet positif, sur la régénération de *P. elata*, des éclaircies pratiquées à Yangambi. La structure diamétrique de la population de ce site ayant une allure en J inversé, indiquant la mise en place d'une régénération soutenue, alors qu'elle est caractérisée par une courbe en « cloche », indiquant l'absence de régénération, sur le site de Yoko.

Mots clés : Ouvertures de la canopée, *Pericopsis elata*, R.D. Congo

2.1 Introduction

Dans de nombreuses études consacrées aux structures de populations d'arbres en forêt tropicale, les aspects dendrométriques et spatiaux sont abordés conjointement (Whitmore, 1966 ; Lee, 1967 ; Hartshorn, 1972 ; Doumenge, 1990). Ils constituent une des bases de la connaissance des populations et de la gestion des peuplements forestiers (Bouchon, 1979 ; Stoyan & Penttinen, 2000 ; Goreaud, 2000 ; Pommerening, 2006). La structure diamétrique est très souvent utilisée pour décrire les peuplements (Schulz, 1960 ; Sarukhan, 1978 ; Rollet, 1974). Elle résulte de l'interaction entre les processus de croissance et les processus démographiques. Sa prise en compte constitue, selon Rollet (1969) et Doumenge (1990), un élément introductif à l'étude de la régénération. Elle peut donner une indication sur le tempérament des espèces vis-à-vis de la lumière (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Pierlot, 1966) et informer sur le potentiel productif (Durrieu De Madron, 1994). Le type de répartition spatiale (organisation horizontale des arbres) des populations végétales est également une caractéristique importante en écologie. Le degré d'agrégation des individus est généralement un indicateur du mode de dissémination de l'espèce et/ou de la façon dont elle utilise les ressources (Condit *et al.*, 2000 ; Molino & Sabatier, 2001). Comme la structure diamétrique, le type de répartition spatiale d'une espèce est une résultante des caractéristiques clés de son cycle de vie et de ses interactions avec son environnement.

Les conditions environnementales ont une influence déterminante sur ces deux composantes structurales : diamétrique et spatiale. De nombreuses études en forêts tropicales ont montré l'existence de relations entre la structure des populations (densité, surface terrière, structure diamétrique et/ou répartition spatiale des arbres) et certains facteurs du milieu, comme la lumière (Ashton *et al.*, 1995 ; Hubbell *et al.*, 1999 ; Schnitzer & Carson, 2001). Selon Oldeman & Van Dijk (1991), la lumière est un facteur déterminant pour l'installation, la survie et le développement d'une espèce. Les espèces héliophiles, c'est-à-dire nécessitant une mise en lumière rapide et importante dès le stade semis pour poursuivre leur développement, sont inféodées aux perturbations. Dans les conditions naturelles non perturbées, donc caractérisées par une faible extension spatiale des ouvertures, ces espèces présentent une structure diamétrique en « cloche » avec un plus grand nombre d'individus dans les classes de diamètre médianes et très peu dans les classes de diamètre inférieures, indiquant ainsi un faible niveau de régénération (Schnell, 1971 ; Swaine & Hall, 1988 ; Condit *et al.*, 1998). Cette faiblesse des petites tiges s'explique par le faible nombre de trouées. Les individus jeunes grandissent rapidement si

Chapitre 2. Influence des ouvertures de la canopée sur *P. elata*

les conditions de luminosité sont bonnes ou bien ils meurent (Schnell, 1976 ; White & Oates, 1999). En milieu perturbé, dans des conditions de forte luminosité, ces espèces héliophiles peuvent atteindre des densités et des surfaces terrières importantes (White, 1995).

P. elata est une espèce héliophile (Swaine & Whitmore, 1988 ; Kyereh *et al.*, 1999 ; Louppe *et al.*, 2008). Ce caractère héliophile explique son faible niveau de recrutement, l'absence de régénération naturelle sous canopée dense des forêts tropicales africaines de son aire de répartition (Hawthorne, 1995 ; Forni, 1997) et par conséquent sa structure diamétrique en « cloche » (Boyemba *et al.*, 2010). Elle est agrégée (Louis & Fouarge, 1947 ; Louppe *et al.*, 2008) comme la grande majorité des espèces d'arbres de forêt tropicale (Condit *et al.*, 2000). Les agrégats sont parfois de grande taille (jusqu'à 10000 m² et plus) à l'échelle locale (dizaines à centaines d'hectares). L'espèce est anémochore (Hawthorne, 1995), et a par conséquent la capacité de disséminer ses diaspores plus loin (20 à 150 m du pied reproducteur, Sabatier, 1983 ; Riera *et al.*, 1990) qu'une espèce autochore ou barochore, mais moins loin qu'une espèce zoochore.

Compte tenu du caractère héliophile de l'espèce, le type de répartition spatiale observé peut avoir diverses origines parmi lesquelles l'histoire de la colonisation du site (occupations humaines par exemple) : la régénération naturelle de *P. elata*, absente sous canopée dense, peut être favorisée par de grandes ouvertures de la canopée qui modifient la structure de sa population.

L'objectif de cette étude est de mettre en évidence l'influence des ouvertures de la canopée sur la régénération et la structure de *P. elata*. Pour ce faire, nous procédons à l'analyse comparative des paramètres structuraux entre deux populations de *P. elata* issues de deux parcelles différentes : la parcelle de Yoko, représentant les conditions naturelles de son installation et la parcelle de Yangambi, soumise à des traitements sylvicoles (éclaircies) dans le but de favoriser sa régénération. Nous nous intéressons à vérifier si, à Yangambi par exemple, la répartition spatiale des semis est indépendante de celle des semenciers, c'est-à-dire que les semis sont plutôt attirés par les éclaircies. Les résultats de ce travail devraient contribuer à l'amélioration des connaissances sur les conditions environnementales dans lesquelles cette espèce très exploitée se développe afin de proposer des mesures appropriées pour sa gestion.

2.2 Matériel et méthodes

Sites d'étude et protocole d'inventaire

Les travaux ont été menés dans deux sites : le site de Yoko situé entre $0^{\circ} 15'$ et $0^{\circ} 20'$ N, $25^{\circ} 14'$ et $25^{\circ} 20'$ E à 32 km au Sud-Est de la ville de Kisangani dans le territoire d'Ubundu, et le site de Yangambi situé entre $0^{\circ} 38'$ et $1^{\circ} 10'$ N, $24^{\circ} 16'$ et $25^{\circ} 08'$ E à 100 km à l'Ouest de la ville dans le territoire d'Isangi (figure 2.1).

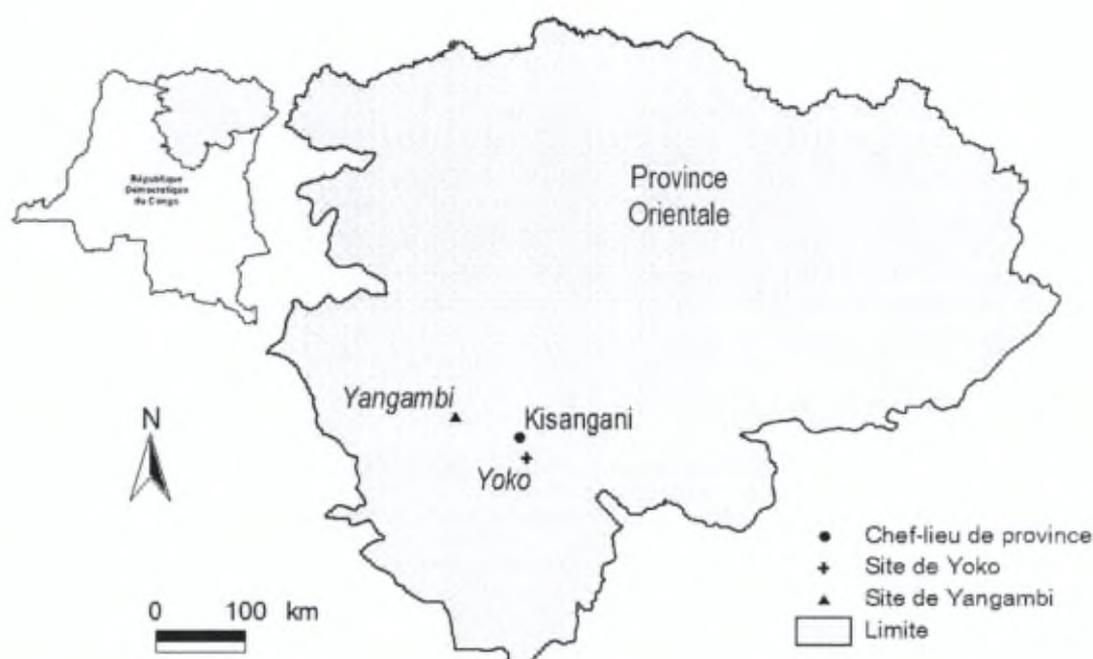


Figure 2.1 Localisation des sites d'études et de la ville de Kisangani.

Nous avons travaillé sur une superficie de 250 ha à Yoko et de 190 ha à Yangambi. La parcelle de Yoko porte une forêt mixte semi-décidue, supposée intacte, donc mature et stable. Au contraire, la parcelle de Yangambi porte une forêt mixte semi-décidue, perturbée c'est-à-dire ayant fait l'objet de traitements sylvicoles dans les années 40 et 50 dans le but de favoriser la régénération de quelques espèces commerciales dont *P. elata*. Pendant cette période, la parcelle a été délimitée et bornée en placettes d'un hectare chacune. La méthode consistait à pratiquer des éclaircies (ouvertures de la canopée) dans chaque placette contenant un semencier de l'une ou l'autre espèce retenue, par l'abattage de tous les arbres ≥ 30 cm dhp, dans un rayon de 50 m autour du semencier (soit une trouée

d'environ 1 ha), susceptibles de limiter ou bloquer l'arrivée de lumière au sol. Certains arbres < 30 cm dhp ont été aussi abattus dans les endroits fermés. Notons qu'en ce qui concerne *P. elata*, ce sont les individus ≥ 40 cm dhp qui étaient considérés comme des semenciers. Suivant un rapport du service de Foresterie de l'INERA-Yangambi (1954), la parcelle renfermait une densité de 1,2 pied/ha de *P. elata* ≥ 10 cm dhp. La catégorie des individus ≥ 40 cm représentait une densité d'environ 1 pied/ha, soit 80 % de la population totale de *P. elata* ≥ 10 cm dhp. Il y avait donc peu de régénération (tiges < 40 cm).

Dans chaque parcelle, tous les individus de *P. elata* ≥ 1 cm dhp ont été inventoriés, mesurés et positionnés (coordonnées (x, y)). Le seul paramètre dendrométrique relevé sur les arbres, à 1,3 m du sol, est le diamètre (dhp).

Analyse des données

Le diamètre relevé sur les arbres a permis de calculer la surface terrière des populations de *P. elata* étudiées et d'établir la distribution des tiges en classes de diamètre de 10 cm. La surface terrière représente, pour une parcelle donnée, la somme des surfaces terrières individuelles des arbres présents. Elle est exprimée en m²/ha.

$$G = \sum_{a=1}^n \frac{\pi D_a^2}{4} \quad [2.1]$$

G = surface terrière ; D_a = diamètre à 1,3 m du sol de l'arbre a ; n = nombre total d'arbres de l'espèce sur la parcelle.

A l'échelle de la parcelle, l'analyse de la répartition spatiale de *P. elata* a été réalisée grâce à la fonction K(r) de Ripley (1977) dont l'interprétation graphique est facilitée par la fonction L(r) de Besag (Besag, 1977 ; Goreaud, 2000). En effet, pour un processus aléatoire (ou de Poisson), à toutes les distances de r, $L(r) = 0$. Les processus agrégé ($L(r) > 0$) et régulier ($L(r) < 0$) se situent respectivement au dessus et en dessous de la courbe indiquant l'évolution des valeurs de l'indice L(r) avec r.

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r \quad [2.2]$$

Nous avons analysé la position des semis (tiges < 10 cm dhp) par rapport aux semenciers (tiges ≥ 30 cm dhp ; cf. Chapitre 4 du présent travail) par la fonction $K_{1,2}(r)$ (fonction intertype) de Ripley (1977). Il s'agit de vérifier si, à Yangambi par exemple, la répartition spatiale des semis est indépendante de celle des semenciers, c'est-à-dire que les semis sont

plutôt attirés par les éclaircies. Comme $K(r)$, la fonction $K_{1,2}(r)$ est interprétée par la fonction $L_{1,2}(r)$ (Besag, 1977 ; Chen & Bradshaw, 1999 ; Goreaud, 2000) : $L_{1,2}(r) = 0$ traduit une indépendance (hypothèse de répartition aléatoire) des sous-populations (semis et semenciers) ; $L_{1,2}(r) > 0$ traduit une attraction entre les semenciers et les semis ; et inversement $L_{1,2}(r) < 0$ correspond à une répulsion entre les semenciers et les semis.

$$L_{1,2}(r) = \sqrt{\frac{K_{1,2}(r)}{\pi}} - r \quad [2.3]$$

2.3 Résultats

2.3.1 Structure des populations de *P. elata*

2.3.1.1 Densité et surface terrière

Nous avons répertorié au total 2405 tiges de *P. elata* ≥ 1 cm dhp dans l'ensemble de nos deux parcelles : 242 tiges (soit 1 pied/ha) pour la parcelle de Yoko et 2163 tiges (soit 11 pieds/ha) pour la parcelle de Yangambi. La densité de tiges ≥ 30 cm dhp (semenciers) est de 0,8 pied/ha dans la forêt « naturelle » de Yoko et 1,3 pied/ha dans la forêt « aménagée » de Yangambi (tableau 2.1). Les tiges de diamètre 10 - 30 cm dhp représentent une densité de 0,1 pied/ha dans la forêt de Yoko contre 4,7 pieds/ha dans la forêt de Yangambi. Les jeunes arbres < 10 cm dhp ne représentent que 6,2 % (soit 0,06 pied/ha) de la population à Yoko, contre 45,6 % (soit 5,2 pieds/ha) de la population de Yangambi.

Tableau 2.1. Densité et surface terrière des populations de *P. elata* ≥ 1 cm dhp dans les sites d'étude. N = nombre ; G = surface terrière ; chiffre () = arbres ≥ 10 cm dhp ; en gras : arbres ≥ 30 cm dhp (semenciers, voir chapitre 4) ; chiffre en *italique* : arbres < 10 cm dhp.

Sites	Superficie (ha)	Effectif	Densité (N ind./ha)	G (m ² /ha)
Yoko	250	242 (227)	0,97 (0,91)	0,57 (0,57)
		203	0,81	0,56
		<i>15</i>	<i>0,06</i>	<i>0,00</i>
Yangambi	190	2163 (1177)	11,4 (6,2)	0,7 (0,68)
		253	1,3	0,58
		<i>986</i>	<i>5,2</i>	<i>0,02</i>

2.3.1.2 Structure diamétrique

La figure 2.2 présente l'histogramme des effectifs par classes de diamètre sur chacune des parcelles étudiées. Sur le site de Yoko, l'histogramme est en forme de « cloche » pour les tiges ≥ 10 cm dhp : les effectifs des classes intermédiaires sont les plus élevés, avec un maximum pour la classe 80-90 cm dhp. Tandis que sur le site de Yangambi, l'histogramme est en forme de « J inversé » : on observe un effectif important (soit 62 % de l'ensemble des tiges ≥ 10 cm dhp) pour la classe 10-20 cm et ensuite une forte baisse des effectifs jusqu'à la classe 40-50 cm avant de prendre une petite allure en cloche à partir de la classe 50-60 cm dhp.

Dans les conditions naturelles (parcelle de Yoko), les arbres des classes de diamètre 10-20 cm et 20-30 cm dhp représentent seulement 10,6 % de la population totale observée ≥ 10 cm dhp (la classe 10-20 cm, seule, ne représente que 3,1 % du total observé). Dans les conditions d'interventions sylvicoles (parcelle de Yangambi), par contre, les arbres des classes de diamètre 10-20 cm et 20-30 cm dhp représentent jusqu'à 78,5 % de la population totale observée ≥ 10 cm dhp.

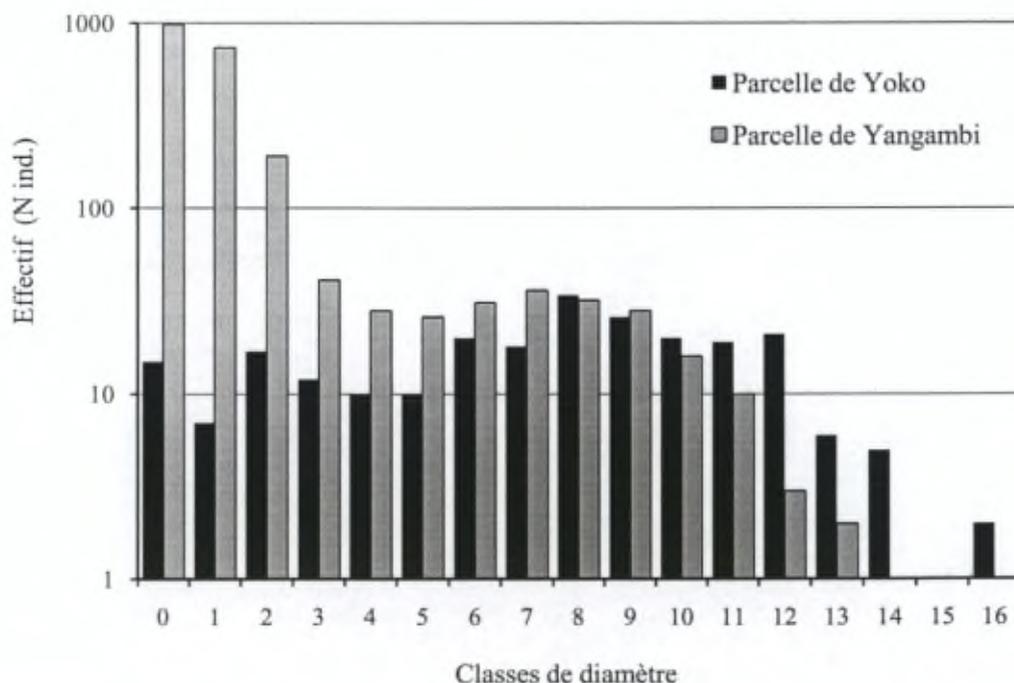


Figure 2.2 Distribution diamétrique des tiges de *P. elata* ≥ 1 cm dhp dans les parcelles des forêts étudiées. Classe 0 = 1-10 cm ; classe 1 = 10-20 ; ... ; classe 16 = 160-170 cm dhp.

2.3.1.3 Répartition spatiale

Cartographie des parcelles

La carte des individus de *P. elata* inventoriés est présentée dans la figure 2.3 pour la parcelle de Yoko et la parcelle de Yangambi.

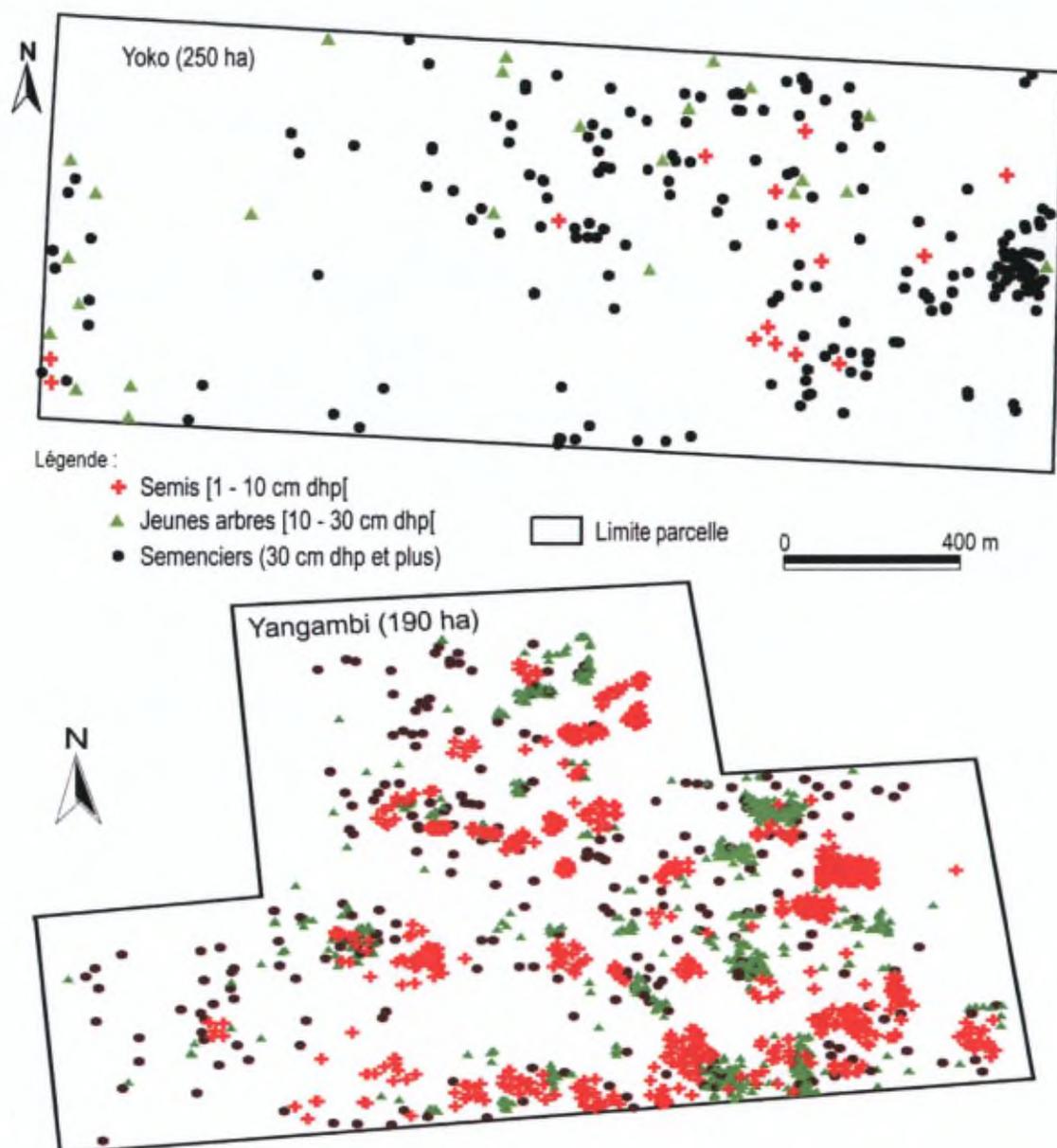


Figure 2.3 Vue de la répartition spatiale des individus de *P. elata* ≥ 1 cm de diamètre (dhp) dans les parcelles d'inventaire (250 ha pour Yoko et 190 ha pour Yangambi).

Degré d'agrégation (fonction $K(r)$ de Ripley)

L'analyse de la répartition spatiale des arbres de *P. elata* ≥ 10 cm dhp, sur chaque parcelle met en évidence une agrégation importante (figure 2.4) : l'indice $L(r)$, dont les valeurs sont données par la courbe, reste largement au-dessus de l'intervalle de confiance à l'échelle de distance (r) considérée. Pour la parcelle de Yangambi, les valeurs de $L(r)$ augmentent avec la distance (r) d'observation, cela signifie que l'intensité de l'agrégation augmente (le nombre de voisins est élevé lorsque la distance (r) d'observation est élevée). Tandis que dans la forêt de Yoko, après une augmentation initiale, la courbe tend plutôt à baisser, c'est-à-dire que l'intensité d'agrégation diminue (le nombre de voisins diminue lorsque la distance (r) d'observation est élevée); elle reste, toutefois, très loin de devenir aléatoire au-delà de la distance (r) considérée. La sinuosité observée au niveau de chaque courbe montre que les densités de *P. elata* ne sont pas réparties de manière homogène dans la parcelle : les individus sont plus denses dans certains endroits que dans d'autres.

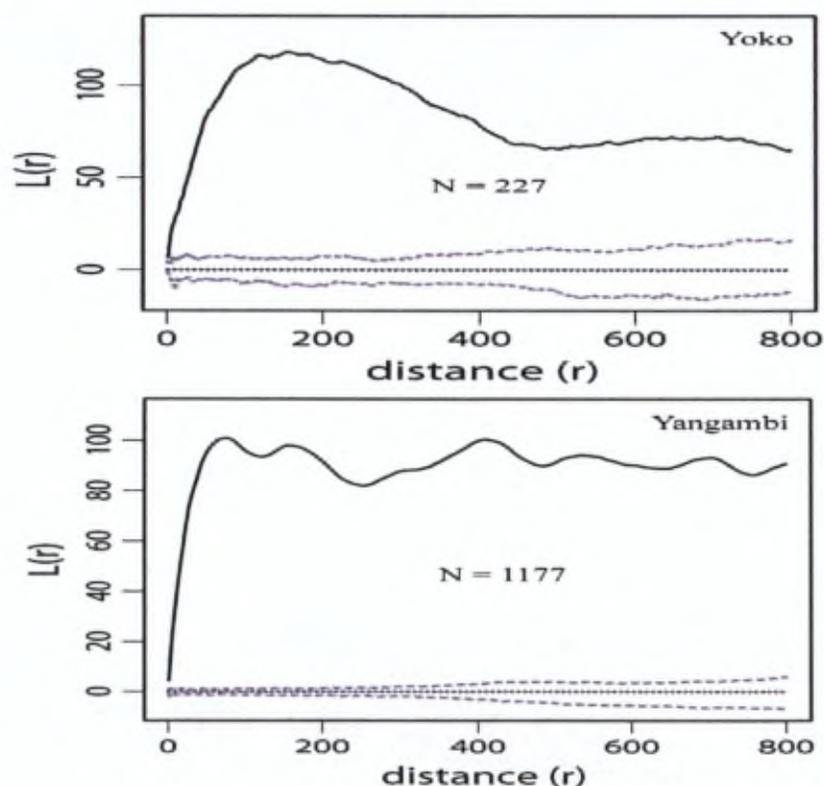


Figure 2.4 Analyse de la répartition spatiale des populations de *P. elata* dans les parcelles d'inventaire. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice $L(r)$ et les lignes en vert les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle (processus aléatoire). N : effectif total d'arbres considérés dans l'analyse.

Degré d'agrégation du mélange de semis et semenciers (fonction $K_{1,2}$ de Ripley)

Dans les conditions naturelles à Yoko, on observe une indépendance entre la présence des semis et celle des semenciers : la courbe indiquant les valeurs de l'indice $L_{1,2}(r)$ reste dans l'intervalle de confiance à l'échelle de distance considérée (figure 2.5). Par contre, à Yangambi, il y a regroupement des semis autour des semenciers pour la valeur de $r = 71$ (le rayon d'attraction est donc de 71 m autour du semencier), distance au-delà de laquelle on observe une indépendance entre la présence des semis et celle des semenciers.

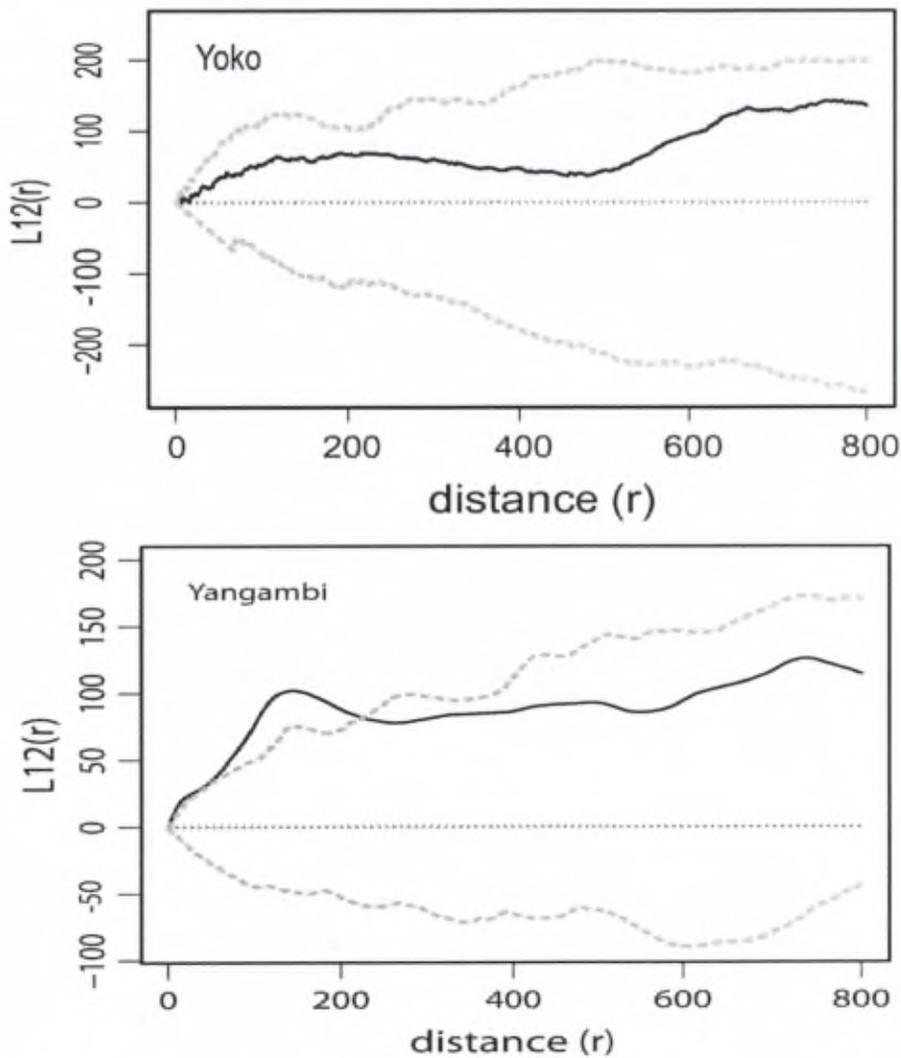


Figure 2.5 Analyse de la répartition spatiale du mélange de semis (arbres < 10 cm dhp) et semenciers (arbres ≥ 30 cm dhp) de *P. elata* dans les parcelles d'inventaire. La courbe en noir représente les valeurs observées de l'indice $L_{1,2}(r)$ et les lignes en gris les limites de l'intervalle de confiance de l'hypothèse nulle (hypothèse d'indépendance).

2.4 Discussion

La gestion des populations d'arbres d'intérêt commercial nécessite une bonne connaissance de l'écologie des espèces, et en particulier de leurs mécanismes de régénération. La régénération est fonction des exigences de l'espèce vis-à-vis de la lumière, qui déterminent souvent la structure (densité, surface terrière, structure diamétrique, la répartition spatiale) de sa population. Les résultats de ce travail ont montré que des éclaircies peuvent être pratiquées dans les peuplements dans lesquels se développe *P. elata*, étant donné que la faible extension des ouvertures (trouées ou chablis) ne permet pas du tout la régénération de l'espèce.

Les grandes ouvertures de la canopée modifient la structure de *P. elata*

Les résultats des traitements sylvicoles pratiqués à Yangambi nous permettent de confirmer l'hypothèse selon laquelle les grandes ouvertures ou éclaircies de la canopée modifient la structure de *P. elata* en favorisant sa régénération. Les éclaircies ont entraîné une augmentation de la densité de *P. elata* dans la parcelle étudiée à Yangambi. Les tiges ≥ 10 cm dhp représentaient au moment de l'installation du dispositif au début des années 50, une densité de 1,2 pied/ha. En 2009, ces classes de diamètre représentent une densité de 6,2 pieds/ha, soit une augmentation d'environ 81 % de tiges ≥ 10 cm dhp. La parcelle de Yoko, que nous considérons comme représentant les conditions naturelles d'installation de *P. elata*, renferme, quant à elle, une densité égale à celle trouvée avant les traitements sylvicoles à Yangambi, soit 1 pied/ha pour les tiges ≥ 10 cm dhp. Louis & Fouarge (1947) avaient trouvé, dans une parcelle d'environ 273 ha de forêt naturelle à Yangambi, une densité de 1,8 pied/ha.

L'inventaire de régénération (tiges de 1-10 cm dhp) dans les deux parcelles, de Yoko et Yangambi, montre également l'importance des éclaircies pour la survie des jeunes stades. Les individus < 10 cm dhp représentent 0,06 pied/ha, soit seulement 6,2 % de la population totale observée dans les conditions naturelles de son installation à Yoko. Tandis qu'après les interventions sylvicoles à Yangambi, cette catégorie de régénération représente 5,2 pieds/ha, soit 45,6 % de la population observée une soixantaine d'années après les éclaircies.

Après ouvertures du couvert par l'homme (grandes éclaircies ou exploitation forestière à fort impact sur la végétation), c'est-à-dire lors de la phase de recolonisation, White (1995)

a montré qu'une espèce pionnière, *Aucoumea klaineana* (Okoumé), pouvait atteindre des densités importantes. Il a trouvé pour *Aucoumea klaineana* (Okoumé) jusqu'à 91 pieds/ha pour les arbres ≥ 5 cm dhp. Les grandes densités de l'Okoumé après ouverture du couvert ont été trouvées aussi par Rousset (2001), jusqu'à 127 pieds/ha pour les arbres ≥ 10 cm dhp.

La structure diamétrique fournit des informations utiles sur la régénération (Schnell, 1971 ; Swaine & Hall, 1988 ; Condit *et al.*, 1998) ou une partie du cycle biologique des espèces forestières. Elle est propre à une espèce et dépend de son tempérament (Rollet, 1974). *P. elata* présente dans les conditions naturelles (parcelle de Yoko), une structure diamétrique en « cloche » avec un plus grand nombre d'arbres dans les classes de diamètre médianes, indiquant ainsi un faible taux de régénération de cette espèce. Ceci confirme les observations de Forni (1997) sur les faibles niveaux de recrutement et de régénération de *P. elata* sous canopée dense des forêts non exploitées du Sud-est du Cameroun.

Etant une espèce héliophile, *P. elata* nécessite donc des mesures sylvicoles d'accompagnement telles que les ouvertures de la canopée qui doivent être plus grandes qu'un chablis naturel (cf. Durrieu De Madron, 1994), soit quelques centaines ou milliers de m². La forêt aménagée de Yangambi semble en effet mettre en évidence cette assertion.

Nous avons pu montrer que, conformément à ce qui a été observé par d'autres auteurs (Louis & Fouarge, 1947 ; Voorhoeve, 1965 ; Boulevert, 1977 ; Louppe *et al.*, 2008 ; Lebrun & Stork, 2008), *P. elata* présente une structure agrégée. Dans les conditions naturelles à Yoko, l'intensité d'agrégation diminue et la courbe tend à devenir aléatoire au-delà des distances considérées (250 ha). Dans les conditions de traitement sylvicole à Yangambi par contre, la courbe montre une allure d'intensité d'agrégation qui augmente avec la distance considérée (190 ha).

La répartition spatiale du mélange de semis et semenciers, relève une observation intéressante. A Yoko, les semis sont répartis de manière indépendante par rapport aux semenciers, ce qui suggère qu'ils se sont donc installés dans les endroits où les conditions environnementales (notamment la lumière) le permettaient. A Yangambi, par contre, où les éclaircies ont été pratiquées à une échelle plus grande (50 m de rayon autour des semenciers), les semis sont répartis autour des semenciers sur un rayon de 71 m de la base du semencier et aussi de manière indépendante bien au-delà du rayon de leur attraction.

Ceci signifie que le mode de dispersion des diaspores de *P. elata* a permis à l'espèce de se régénérer autour des semenciers et aussi d'atteindre d'autres endroits favorables à son installation.

Conclusion

Les résultats obtenus au cours de cette étude permettent de mieux cerner les mesures à prendre ou les paramètres à considérer dans la gestion de *P. elata*, une espèce d'arbre très exploitée dans toute son aire de répartition en Afrique de l'Ouest et Centrale. Le défi majeur d'un aménagement forestier consiste à gérer des populations d'arbres évoluant dans leur milieu naturel. Pour ce faire, il est judicieux de trouver des techniques d'interventions sylvicoles qui permettent de garantir la survie des espèces exploitées dont la régénération naturelle sous canopée dense pose problème. L'écologie des espèces commerciales en particulier se prête alors, en théorie, à un éventail varié et spécialisé d'interventions qui pourraient favoriser la régénération ou accélérer la croissance des plantules ou des tiges pré-existantes.

Nous avons montré que les traitements sylvicoles basés sur des ouvertures de la canopée (éclaircies) pratiquées dans les peuplements à *P. elata*, autour des semenciers, favorisent sa régénération. Après ouverture (parcelle de Yangambi), non seulement la densité de *P. elata* augmente fortement (de l'ordre de plus de 80 % en 50 ans pour les arbres ≥ 10 cm dhp), mais sa structure diamétrique se modifie, et passe d'une structure en cloche à une structure en J inversé, indiquant une bonne régénération. Les ouvertures doivent être suffisamment grandes (10000 m² et plus) pour permettre à *P. elata* de s'installer en population dense.

**Influence des conditions édaphiques sur la répartition spatiale
de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la
forêt dense humide de Yoko, R.D. Congo**



Photo III.3 *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt de Yoko à Kisangani, R.D. Congo.

Résumé

Pericopsis elata est une espèce héliophile des forêts tropicales africaines, très exploitée pour le bois d'œuvre. Elle est anémochore, à répartition spatiale agrégée. Les agrégats sont parfois de grande taille (plus de 1 ha) à l'échelle locale. Le caractère agrégé de l'espèce peut être dû à différents facteurs : distance de dissémination courte, caractéristiques particulières de la topographie et du sol (texture et/ou fertilité : phosphore, capacité d'échange cationique). En particulier, une fertilité élevée pourrait avantager cette espèce à croissance rapide et donc à priori exigeante en termes de nutriments. Nous avons analysé les relations entre la répartition spatiale de *P. elata* et les caractéristiques topographiques et pédologiques dans une parcelle d'observation permanente de 250 ha installée à Yoko, dans la région de Kisangani en République Démocratique du Congo. Dans un premier temps, nous avons inventorié et cartographié tous les individus de *P. elata* ≥ 10 cm de diamètre (dhp) dans cette parcelle. Nous avons superposé ces individus à un modèle numérique de terrain de 30 m de résolution obtenu à partir d'une image satellitaire ASTER. En analysant la corrélation spatiale entre les densités de *P. elata* et les caractéristiques topographiques, nous avons montré que cette espèce se développe sur les plateaux (ou faibles pentes) de terre ferme (et non dans les bas-fonds, les plaines alluviales ou les versants), à des altitudes assez faibles. Dans un deuxième temps, nous avons identifié à Yoko trois zones caractérisées par des densités contrastées en *P. elata* : densité nulle pour la zone 1, densité faible (1 à 2 pieds/ha) pour la zone 2 et densité élevée (5 pieds/ha et plus) pour la zone 3. Pour chaque zone, nous avons prélevé des échantillons de sol et fait analyser leur texture et leur composition chimique. A l'aide d'analyses en composantes principales et de tests de corrélation réalisés entre densité de *P. elata* et facteurs du sol, nous avons montré que *P. elata* forme ses agrégats les plus denses sur les sols argileux (37,1 % d'argile), plutôt riches en phosphore assimilable et présentant de faibles teneurs en aluminium échangeable.

Mots clés : Conditions édaphiques, *Pericopsis elata*, R.D. Congo

3.1 Introduction

Le type de répartition spatiale des populations végétales est une caractéristique importante en écologie. Le degré d'agrégation des individus est généralement un indicateur du mode de dissémination de l'espèce et/ou de la façon dont elle utilise les ressources (Condit *et al.*, 2000 ; Molino & Sabatier, 2001). Le type de répartition spatiale est donc une résultante des caractéristiques clés du cycle de vie de l'espèce et de ses interactions avec son environnement (Kneitel & Chase, 2004 ; Russo *et al.*, 2005). Les mosaïques d'habitats et le mode de dispersion des diaspores sont respectivement des mécanismes exogènes et endogènes qui peuvent générer des types de répartition particuliers et expliquer en partie l'origine et le maintien de la forte diversité spécifique observée sous les tropiques (Nathan & Muller-Landau, 2000 ; Plotkin *et al.*, 2000 ; Harms *et al.*, 2001 ; Hubbel, 2001).

Les conditions environnementales ont une influence déterminante sur la répartition spatiale des espèces. De nombreuses études en forêt tropicale ont montré l'existence de relations entre la répartition spatiale des arbres et certains facteurs du milieu, comme la lumière, la fertilité et/ou l'humidité du sol et les caractéristiques topographiques (Gartlan *et al.*, 1986 ; Newbery *et al.*, 1986 ; Baillie *et al.*, 1987 ; Ashton *et al.*, 1995 ; Chen *et al.*, 1997 ; Clark *et al.*, 1998 ; Hubbell *et al.*, 1999 ; Harms *et al.*, 2001 ; Hall *et al.*, 2004 ; Jones *et al.*, 2006). Les espèces végétales peuvent donc afficher des performances de croissance différentes selon les habitats et ne peuvent survivre que là où les conditions sont favorables (Ackerly, 2003).

P. elata est agrégée (Louis & Fouarge, 1947 ; Louppe *et al.*, 2008) comme la grande majorité des espèces d'arbres de forêt tropicale (Condit *et al.*, 2000). Le caractère agrégé peut être dû à différents facteurs : distance de dissémination courte (Nathan & Muller-Landau, 2000 ; Muller-Landau, 2002), caractéristiques particulières de la topographie et du sol (texture et/ou fertilité : phosphore, capacité d'échange cationique) (Harms *et al.*, 2001 ; Potts *et al.*, 2002 ; Hall *et al.*, 2004). *P. elata* est plutôt anémochore (Hawthorne, 1995), et a par conséquent la capacité de disséminer ses diaspores à une distance de 20 à 150 m du pied reproducteur (Sabatier, 1983 ; Riera *et al.*, 1990), plus loin qu'une espèce autochore ou barochore. L'agrégation pourrait alors être expliquée par les facteurs topographiques et/ou pédologiques.

Sollins (1998) a fait un bilan des facteurs pédologiques ayant un effet sur la composition spécifique des forêts tropicales. Parmi les principaux facteurs pouvant jouer sur cette

composition, l'auteur mentionne : le phosphore assimilable, nutriment essentiel pour les plantes et pouvant conditionner (comme l'aluminium et l'azote) la répartition spatiale de certaines espèces d'arbres tropicaux à l'échelle locale (de 1 à plus de 100 ha) (Högberg, 1992 ; Hall *et al.*, 2004) ; la toxicité aluminique (Al^{3+}), responsable de dysfonctionnements racinaires ; la disponibilité en bases échangeables (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^{2+}), en oligoéléments et en azote. Le pH du sol, quant à lui, a plutôt des effets indirects, par le biais de la toxicité aluminique à laquelle il est très fortement corrélé.

Les caractéristiques chimiques et texturales du sol et la topographie (pente et altitude) sont corrélées avec un effet significatif sur la végétation (Plotkin *et al.*, 2000 ; Plotkin *et al.*, 2002 ; Miyamoto *et al.*, 2003 ; Jones *et al.*, 2006). La stratification des sols de Yangambi, par exemple, présente les sols argileux sur les plateaux de hautes altitudes. Au fur et à mesure qu'on descend vers les basses altitudes (i.e. plaines ou terrasses alluviales), le pourcentage d'argile diminue jusqu'à présenter les sols sableux dans les bas-fonds (Van Wambeke *et al.*, 1957).

Pour les espèces tropicales héliophiles, dont l'installation dépend des perturbations (trouées ou chablis), ces variables édaphiques interagissent souvent avec la lumière pour influencer la répartition spatiale de leurs populations (Ashton *et al.*, 1995 ; Schnitzer & Carson, 2001 ; Molino & Sabatier, 2001). Elles peuvent avoir besoin, pour soutenir une bonne croissance des individus, d'un sol riche en nutriments, notamment le phosphore assimilable (Högberg, 1986 et 1992 ; Baize, 2000) et bien alimenté en eau (Nebel *et al.*, 2001c ; Baraloto *et al.*, 2007). Selon Morel (1996), la capacité d'un échantillon de sol à fixer le phosphore est d'autant plus élevée que l'horizon concerné est riche en argile.

Comme *P. elata* est héliophile (Swaine & Whitmore, 1988 ; Kyereh *et al.*, 1999 ; LOUPPE *et al.*, 2008), on fait l'hypothèse qu'elle prospère mieux là où les sols sont riches en nutriments. Concernant ces facteurs du milieu, deux hypothèses spécifiques seront testées : (i) la topographie (pente et altitude) est fortement corrélée avec la densité locale de *P. elata* ; (ii) *P. elata* préfère les sols riches en éléments nutritifs notamment le phosphore assimilable.

L'objectif de cette étude est de mettre en évidence l'influence de la topographie et des conditions édaphiques sur la répartition spatiale de *P. elata*. Les résultats devraient ainsi contribuer à l'amélioration des connaissances sur son écologie afin de proposer des mesures appropriées pour sa gestion dans toute son aire de répartition en Afrique de

l'Ouest et Centrale. Ils devront, par exemple, guider le gestionnaire forestier dans le choix des endroits à pratiquer les éclaircies qui favorisent la régénération.

3.2 Matériel et méthodes

Site d'étude et protocole d'inventaire

Les travaux ont été menés dans le site de Yoko situé entre 0° 15' et 0° 20' N, 25° 14' et 25° 20' E à 32 km au Sud-Est de la ville de Kisangani dans le territoire d'Ubundu en province Orientale de la République Démocratique du Congo (RDC) (figure 3.1).



Figure 3.1 Localisation du site d'étude et de la ville de Kisangani.

Nous avons travaillé sur une parcelle de 250 ha portant une forêt mixte semi-décidue, supposée intacte, donc mature et stable. Dans cette parcelle, tous les individus de *P. elata* \geq 10 cm dhp ont été cartographiés (coordonnées (x, y)). Pour analyser les relations entre la répartition spatiale de *P. elata* et les caractéristiques topographiques, les arbres ont été positionnés sur un modèle numérique de terrain de 30 m de résolution obtenu à partir d'une image satellitaire ASTER.

Chapitre 3. Influence des conditions édaphiques sur *P. elata*

Pour tester la corrélation entre les densités de *P. elata* et les facteurs du sol, des échantillons de sols ont été prélevés dans la parcelle, dans trois zones distinctes du point de vue de leur densité en pieds de *P. elata* : densité nulle pour la zone 1, densité faible (1 à 2 pieds/ha) pour la zone 2, densité élevée (5 pieds/ha et plus) pour la zone 3 (cf. chapitre 1). Nous nous attendons à ce que les zones à *P. elata*, en particulier la zone 3, soit riches en nutriments, notamment le phosphore assimilable, que la zone sans *P. elata*. Dans chaque zone, des fosses pédologiques ont été creusées et des échantillons ont été prélevés à deux profondeurs : 10 – 20 cm et 100 – 110 cm. Au total 34 fosses ont été creusées selon la répartition suivante : 14 dans la zone 1, 12 dans la zone 2, 8 dans la zone 3, ce qui a conduit à prélever 68 échantillons de sols. L'analyse de ces échantillons (granulométrie, phosphore assimilable, complexe d'échange des sols) a été réalisée au laboratoire d'analyses des sols du CIRAD (Centre International de la Recherche Agronomique pour le Développement). La méthode à la pipette sur granulomètre automatique a servi à la détermination des différentes classes de particules minérales identifiées par leur taille. L'échelle utilisée est celle d'ATTERBERG qui donne cinq classes de particules : argiles (0 à 2 μm), limons fins (2 à 20 μm), limons grossiers (20 à 50 μm), sables fins (50 à 200 μm) et sables grossiers (200 μm à 2 mm). La détermination de la capacité d'échange cationique (CEC) à l'aide de la méthode au chlorure de cobaltihexamine (Orsini & Remy, 1976) et du phosphore assimilable par la méthode de Bray (Bray & Kurtz, 1954), ont concerné uniquement les échantillons de sols prélevés à 10 - 20 cm de profondeur. Notons enfin que les concentrations de phosphore ont été déterminées par un analyseur de flux sectoriels.

Analyse des données

Pour les variables spatialement non indépendantes (i.e. les positions des individus de *P. elata*, les positions topographiques dans la parcelle), nous avons caractérisé l'autocorrélation de ces variables avant de tester la corrélation entre variables via le test de *permutation randomisé*, ou « *test des translations toroïdales* » (Harms *et al.*, 2001 ; Hardy, 2009). Ce test permet de supprimer le biais des tests classiques appliqués sur des variables spatialement autocorrélées où les échantillons ne peuvent être considérés comme indépendants.

L'autocorrélation spatiale des variables est caractérisée par l'indice statistique de Moran (I_d). L'autocorrélation spatiale d'une variable x mesurée sur deux échantillons, i et j , s'exprime de la manière suivante :

$$I_{ij} = \frac{(x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{Var(x)} + 1/(n-1) \quad [3.1]$$

où x_i est la valeur de la variable x pour l'échantillon i ; \bar{x} et $Var(x)$ sont, respectivement, la moyenne et la variance de la variable x estimées à partir de l'ensemble des données; n est la taille ou nombre total de l'échantillon i .

La deuxième étape de la procédure est une correction de biais de l'échantillon. L'indice I de Moran est alors calculé par la formule suivante :

$$I(d) = \frac{\sum_{i,j} \delta(i,j,d) I_{ij}}{\sum_{i,j} \delta(i,j,d)} \quad [3.2]$$

où sont reprises les sommes de toutes les paires possibles des échantillons (i, j); d désigne un intervalle de distance (i.e. 100 m, 200 m, ...); $\delta(i,j,d)$ est une variable indicatrice qui prend la valeur de 1 lorsque la distance spatiale séparant les échantillons i et j est incluse dans l'intervalle d et 0 autrement. $I_{(d)} = 1$ lorsque les paires d'échantillons séparés par d partagent la même valeur ou le même état considéré comme variable. Lorsqu'une variable est spatialement autocorrélée, $I_{(d)}$ est positif à courte distance, il diminue avec l'augmentation des distances et finit par atteindre des valeurs négatives. $I_{(d)} = 0$ pour toute variable non autocorrélée spatialement.

Pour réaliser le test de permutation, la parcelle de Yoko (250 ha) a été découpée en placettes de 100 × 100 m (1 ha). L'altitude et la pente moyennes ainsi que la densité (nombre d'individus de *P. elata* ≥ 10 cm dhp) ont été déterminées pour chaque placette. A chaque itération, la carte de la parcelle est déplacée d'une unité de longueur (100 m), en X et en Y, sans que la position des tiges ne change et que, pour conserver les mêmes surfaces, la carte est repliée sur elle-même selon la convention du tore (Diggle, 1983). La statistique associée au test est la densité observée de *P. elata* sur chaque unité topographique. Concrètement, la valeur de p est associée à la valeur du test de liaison entre variables; elle varie entre 0 et 1. Le test est significatif pour $p < 0,05$.

Pour étudier la relation entre les propriétés du sol, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) sur un tableau « points de prélèvements » × « variables

Chapitre 3. Influence des conditions édaphiques sur *P. elata*

texturales et chimiques du sol ». Cette ACP a été réalisée sur les 34 échantillons de sols prélevés en surface (10-20 cm de profondeur) et pour lesquels on dispose des deux types d'analyses (granulométrie et chimie). Nous avons calculé les corrélations entre variables à l'aide du coefficient de corrélation R de Spearman ou de celui de Bravais-Pearson.

Nous avons aussi réalisé une ACP sur un tableau « points de prélèvement » × « variables texturales et chimiques du sol » pour étudier les différences de sol entre les zones présentant des densités contrastées en *P. elata* ainsi que la variabilité de sol au sein de zones. Dans cette analyse, les échantillons de deux profondeurs (10-20 cm et 100-110 cm) ont été pris en compte. Pour éviter de redites sur les propriétés du sol, seuls les points de sondage pédologiques (points de prélèvement) ont été présentés.

Pour comparer les zones étudiées et déterminer le niveau de significativité de leur différence ou non en rapport avec la texture du sol, nous avons utilisé la statistique Chi-carré (χ^2). Tandis que pour tester les différences entre zones par rapport à chaque élément physico-chimique et textural du sol, nous avons utilisé la statistique ANOVA.

3.3 Résultats

3.3.2 Influence de la topographie sur la répartition spatiale de *P. elata*

3.3.2.1 Position des *P. elata* en fonction de la topographie

Au total 227 individus de *P. elata* ≥ 10 cm dhp ont été inventoriés pour l'ensemble de la parcelle de Yoko. Ils représentent une densité moyenne à l'hectare de 0,9 pied. Le nuage de points représentant les individus de *P. elata* a été superposé sur un fonds topographique d'une image ASTER de 30 m de résolution, avec l'altitude de chaque point et arbre présent dans la parcelle (figure 3.2). Dans cette parcelle, l'altitude varie de 410 à 472 m. Les individus sont plus denses entre 420 et 440 m d'altitude (81,9 % du total des arbres inventoriés) qu'au-dessus de 440 m. Les altitudes les plus basses (<420 m), correspondant aux bas-fonds ou aux terrasses alluviales ne semblent pas porter de pieds de *P. elata*.

La répartition spatiale des individus semble dépendre aussi de la pente (figure 3.3), les individus sont plus denses dans les zones à faibles pentes : 73,1 % des individus sont sur des zones dont la pente est ≤ 10 %, tandis que 0,9 % d'individus seulement sont sur des terrains à 25 % de pente et 0 % sur des terrains de 30 % de pente (tableau 3.1).

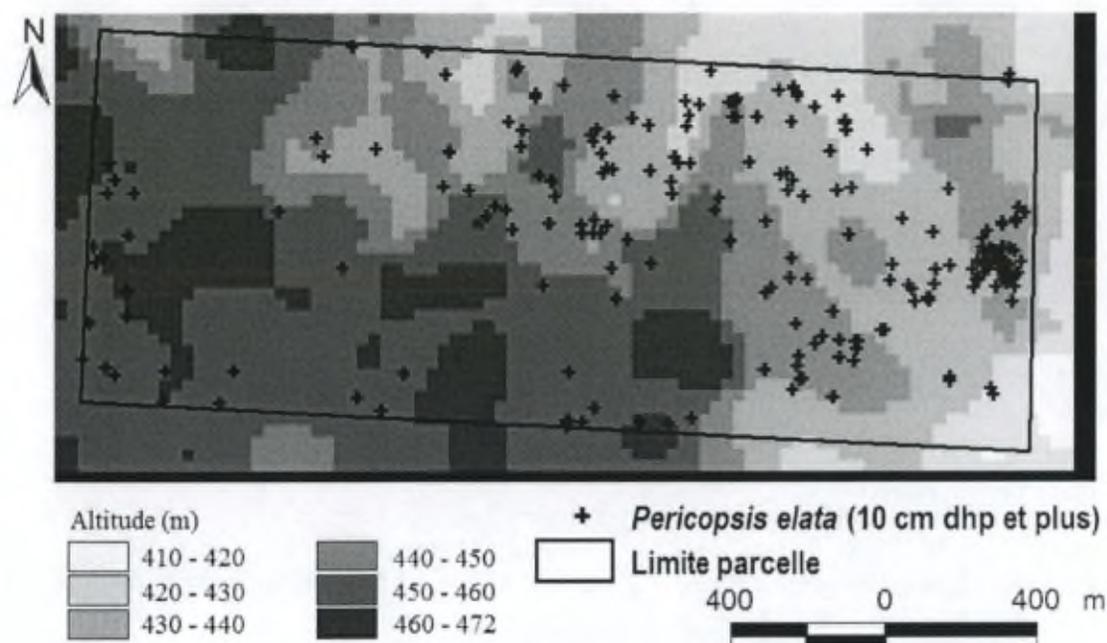


Figure 3.2 Cartographie des arbres de *P. elata* \geq 10 cm dhp dans la parcelle d'étude (250 ha) sur un fonds topographique (altitudes). Source image de fond : ASTER (MNT30).

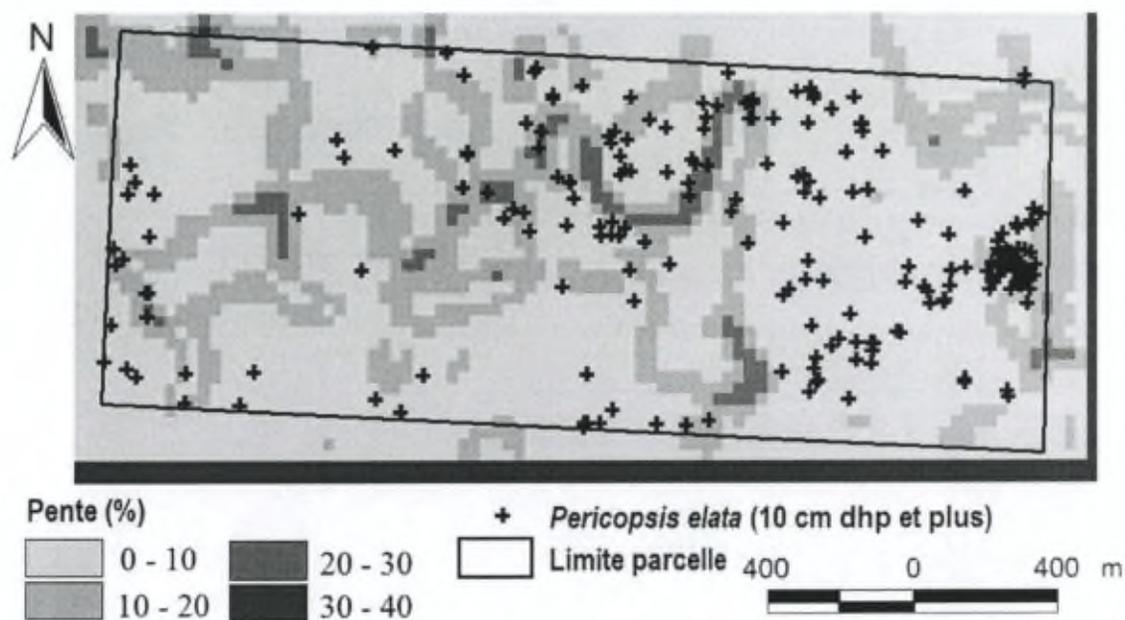


Figure 3.3 Cartographie des arbres de *P. elata* \geq 10 cm dhp dans la parcelle d'étude (250 ha) sur un fonds topographique (pentes). Source image de fond : ASTER (MNT30).

Tableau 3.1 Proportions (%) de nombre d'individus de *P. elata* ≥ 10 cm dhp pour chaque valeur de pente (moyenne en %) et le nombre d'hectares (placettes) dans lesquels les individus sont distribués.

Pente (moyenne en %)	Densité (N ind./ha)	Proportions (%) d'individus	Nombre d'hectares (ha)
5	90	39,6	51
10	76	33,5	73
15	34	15,0	29
20	25	11,0	50
25	2	0,9	25
30	0	0	22

3.3.2.2 Relation entre la densité de *P. elata* et la topographie (altitude et pente)

Nous avons étudié la relation entre la densité locale de *P. elata* (échelle de 1 ha) et la topographie (altitude et pente). L'indice I de Moran calculé indique que chaque variable (densité locale, altitude, pente) est spatialement autocorrélée ($I_{(d)} > 0$ pour chacune des variables) : $I_{(d)} = 0,4$ pour la densité et $I_{(d)} = 0,7$ respectivement pour l'altitude et la pente pour la distance considérée (soit 100 m) (figure 3.4). La densité devient non autocorrélée spatialement à une distance de 400 m ; tandis que l'altitude et la pente le deviennent à une distance de 1000 m.

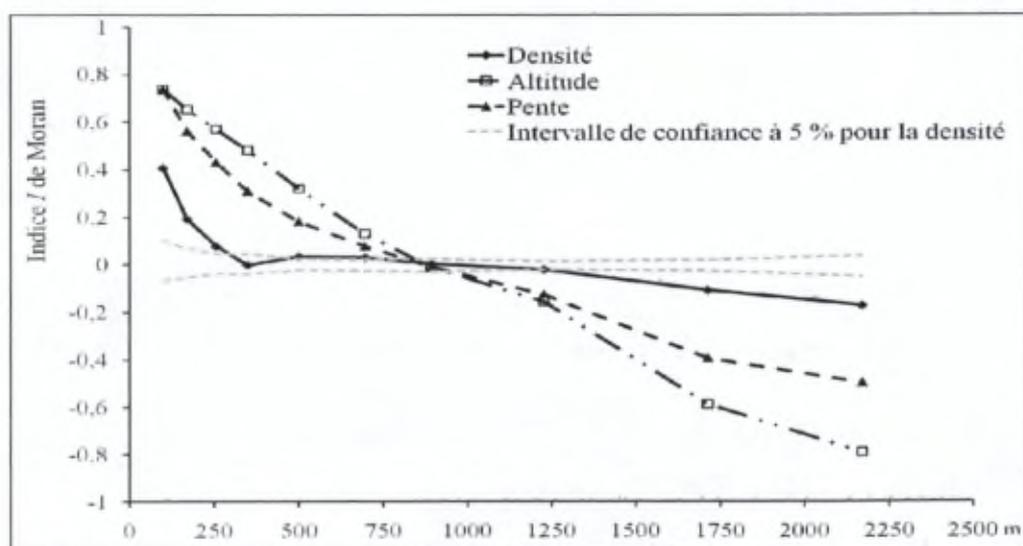


Figure 3.4 Autocorrélation spatiale de chaque variable (densité locale, altitude, pente). Indice I de Moran pour la parcelle étudiée à Yoko (250 ha).

L'analyse de variance (ANOVA) indique qu'il existe un effet significatif de l'altitude et la pente sur la densité observée à l'échelle d'un hectare ($F = 17,6$; $p = 3,8.10^{-5}$ pour l'altitude et $F = 20,5$; $p = 9,4.10^{-6}$ pour la pente). Le test des translations toroïdales indique des corrélations entre la densité locale de *P. elata* et l'altitude et la pente. La densité de pieds de *P. elata* est corrélée négativement avec l'altitude et la pente (coefficient de corrélation de Pearson, $R = -0,288$; $p = 0,012$ pour l'altitude et $R = -0,258$; $p = 0,002$ pour la pente) (figure 3.5).

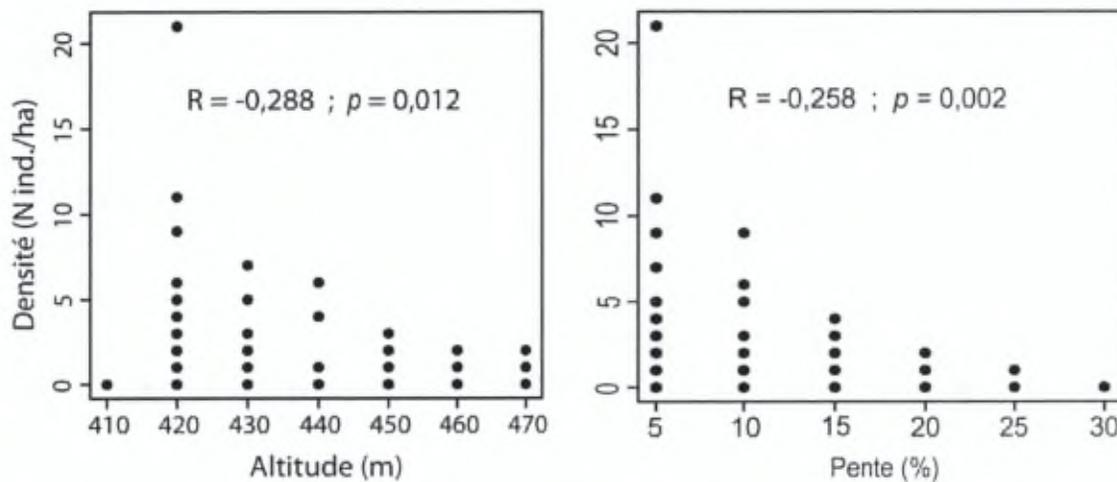


Figure 3.5 Densité locale de *P. elata* (nombre d'individus à l'hectare) et sa relation avec la topographie (moyennes altitude et pente à l'hectare).

3.3.3 Influence des propriétés du sol sur la répartition spatiale de *P. elata* à Yoko

3.3.3.1 Relation entre les propriétés du sol

Les trois premiers axes de l'ACP représentent 78,6 % de l'inertie totale du tableau. L'axe 1 sépare les éléments chimiques (figure 3.6) ; il apparaît, sur cet axe, une corrélation négative entre : (i) le phosphore assimilable (P) d'une part et l'ensemble des cations échangeables alcalins et alcalino-terreux (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+) et la CEC d'autre part ; (ii) le pH d'une part et l'ensemble des cations d'acidité (Al^{3+} et H^+) d'autre part. L'axe 2 sépare les éléments texturaux du sol : il apparaît, sur l'axe 2, une corrélation négative entre le sable grossier d'une part et l'argile, les sables fins, les limons fins et grossiers d'autre part. Le taux de saturation (TS) est la principale variable qui caractérise l'axe 3 de l'ACP ($R = 0,71$; $p < 0,001$). Les coefficients de corrélation de Pearson, R, entre les propriétés du sol et les trois premiers axes de l'ACP sont donnés dans le tableau 3.2.

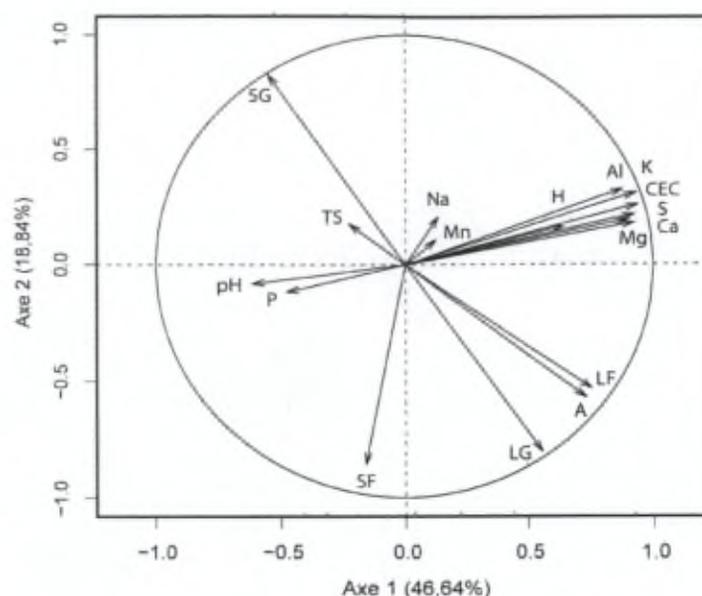


Figure 3.6 Ordination des variables texturales et chimiques des sols de surface (10-20 cm de profondeur) par l'ACP. A = argile ; LF = limon fin ; LG = limon grossier ; SF = sable fin ; SG = sable grossier ; TS = taux de saturation ; S = saturation ; P = phosphore ; CEC = capacité d'échange cationique ; Mg = Magnésium ; Mn = Manganèse ; Ca = calcium ; Na = sodium ; K = potassium ; H = hydrogène.

Tableau 3.2 Coefficients de corrélation de Pearson (R) entre les propriétés du sol et les trois premiers axes de l'ACP. Niveau de significativité : *** = très significatif ; ** = significatif.

Propriétés du sol	Axe 1	Axe 2	Axe 3
Argile (A)	0,73***	-0,57***	-
Limon fin (LF)	0,76***	-0,53**	-
Limon grossier (LG)	0,56***	-0,80***	-
Sable fin (SF)	-	-0,86***	-
Sable grossier (SG)	-0,55***	0,83***	-
Phosphore assimilable (P)	-0,48**	-	-
Potassium (K ⁺)	0,93***	-	-
Magnésium (Mg ²⁺)	0,93***	-	-
Manganèse (Mn ²⁺)	-	-	0,69***
Calcium (Ca ²⁺)	0,90***	-	-
Aluminium (Al ³⁺)	0,88**	-	-
Hydrogène (H ⁺)	0,64***	-	-0,64***
pH	-0,62***	-	0,70***
Capacité d'échange cationique (CEC)	0,94***	-	-
Saturation (S)	0,93***	-	-
Taux de saturation (TS)	-	-	0,71***

3.3.3.2 Relation entre la densité de *P. elata* et les propriétés du sol

Les regroupements de points de sondage pédologiques en fonction de zones de densité de *P. elata* sont présentés à la figure 3.7. Les trois premiers axes de l'ACP représentent 77,4 % de l'inertie totale du tableau points de sondage pédologiques × variables texturales et chimiques du sol. Seuls les points de sondage pédologiques sont représentés dans ce premier plan factoriel de l'ACP. L'axe 2 sépare les zones de densité de *P. elata* ($R^2 = 0,68$; $p = 1,6.10^{-8}$) ; il apparaît, sur cet axe, une corrélation négative entre l'ensemble des points de prélèvement de la zone 3 ($R = 2,67$; $p = 8,5.10^{-10}$) d'une part et celui des zones 2 ($R = -0,95$; $p = 3,3.10^{-3}$) et 1 ($R = -1,72$; $p = 1,47.10^{-6}$). On observe une certaine variabilité au sein de la zone 1 et de la zone 2, les sols de ces zones sont donc plus hétérogènes que ceux de la zone 3. Quelques points de prélèvement de la zone 1 s'entremêlent avec ceux de la zone 2.

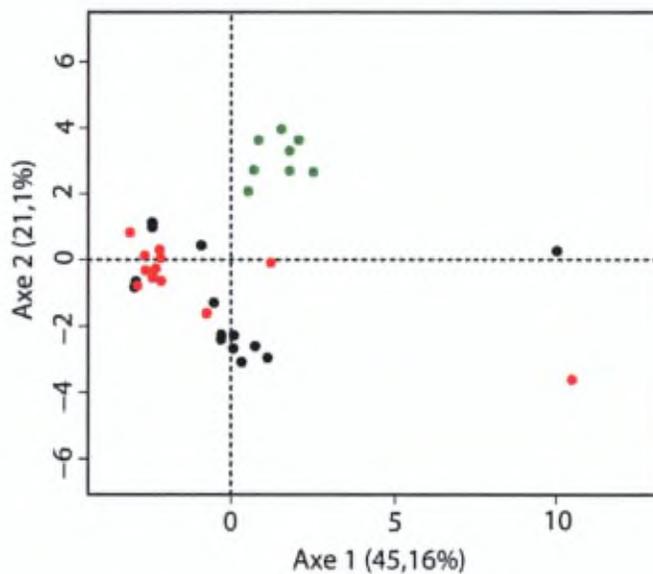


Figure 3.7 Ordination des points de prélèvement × variables texturales et chimiques des sols de Yoko par l'ACP, suivant les zones de densité de *P. elata* : points de prélèvement des échantillons des sols (en noir : zone 1 ; en rouge : zone 2 ; en vert : zone 3).

La figure 3.8 donne les proportions (%) moyennes pour chaque élément textural par profondeur retenue et par zone considérée. Il existe une différence très significative de texture entre les trois zones ($\chi^2 = 59,5$; $p = 8,4.10^{-6}$). Cette différence se situe au niveau des zones 1 et 3 ($\chi^2 = 44$; $p = 1,5.10^{-5}$) et des zones 2 et 3 ($\chi^2 = 48,2$; $p = 2,9.10^{-6}$). Par contre, il n'existe pas de différence de texture entre les zones 1 et 2 ($\chi^2 = 2,4$; $p = 0,998$).

Les zones 1 et 2 montrent des proportions moyennes plus élevées de sable grossier aux deux profondeurs (56,1 % pour P1 et 56,2 % pour P2 dans la zone 1 ; 60 % pour P1 et 55 % pour P2 dans la zone 2) ; tandis que la zone 3 présente une proportion moyenne plus élevée d'argile entre 100 et 110 cm (46,5 %), avec une moyenne de 37,1 % pour les deux profondeurs (tableau 3.3).

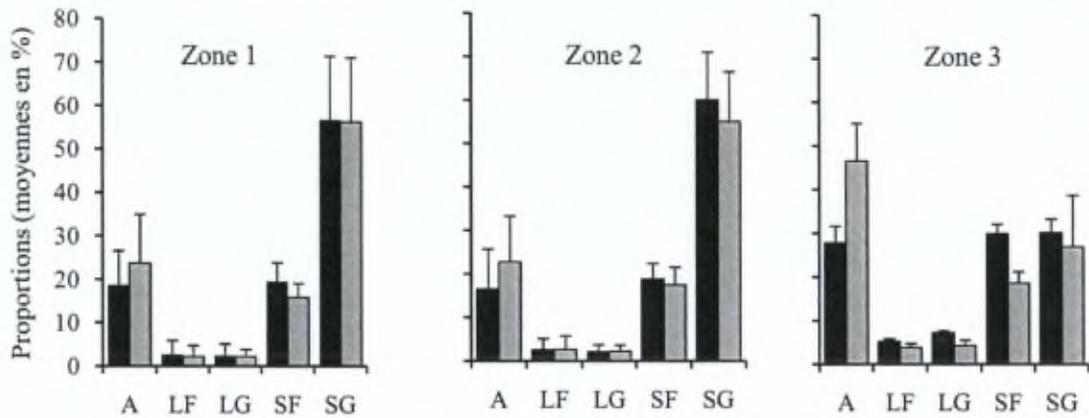


Figure 3.8 Proportions (moyennes en %) des éléments texturaux des sols de la parcelle de Yoko pour les trois zones présentant des densités différentes en *P. elata*. Barres d'erreur : écart-type. A : argile ; LF : limon fin ; LG : limon grossier ; SF : sable fin ; SG : sable grossier. En noir : profondeur de 10-20 cm ; en gris : profondeur de 100-110 cm.

Une analyse de variance a été faite pour tester l'effet « zone » sur chaque élément physico-chimique et sur la texture du sol (moyenne pour les deux profondeurs) (tableau 3.3). Pour la plupart des paramètres physico-chimiques analysés, il n'existe pas de différence significative entre les zones. Une différence significative est observée pour l'aluminium échangeable (Al^{3+}) ($F = 4,2$; $p = 0,025$), essentiellement entre les zones 1 et 3 (test de TukeyHSD, $p = 0,049$). Le phosphore quant à lui se trouve à la limite de différence significative entre les zones ($F = 3,2$; $p = 0,05$), le test de TukeyHSD pour la comparaison multiple des moyennes indique une différence significative plutôt entre les zones 1 et 2 ($p = 0,042$).

Pour les variables texturales du sol, l'ANOVA indique une différence très significative pour l'argile ($F = 11,9$; $p = 0,0001$), les limons grossiers ($F = 13,6$; $p = 5,4 \cdot 10^{-5}$), les sables fins ($F = 13,7$; $p = 5,3 \cdot 10^{-5}$) et grossiers ($F = 19,6$; $p = 3 \cdot 10^{-6}$). Il n'existe pas de différence significative entre les zones pour les limons fins ($F = 1,9$; $p = 0,159$).

Tableau 3.3 Valeurs moyennes des paramètres physico-chimiques et texturaux des sols (moyennes pour les deux profondeurs), obtenues pour chaque zone de densité de *P. elata* dans la parcelle de Yoko (250 ha). Moy. = moyenne ; Sd = écart-type. ' = faiblement significative ; * = significative ; ** = très significative ; *** = très hautement significative.

Éléments	Zone 1		Zone 2		Zone 3		ANOVA, F	p	Test significatif	
	Moy.	Sd	Moy.	Sd	Moy.	Sd			Zones	p (TukeyHSD)
Phosphore (ppm)	2,86	1,13	5,15	3,21	3,87	2,20	3,2	.	1 et 2	*
Calcium (méq/100gr)	0,16	0,16	0,14	0,29	0,04	0,03	0,8	NS	-	-
Magnesium (méq/100gr)	0,14	0,14	0,11	0,23	0,03	0,02	0,9	NS	-	-
Potassium (méq/100gr)	0,10	0,05	0,06	0,09	0,04	0,02	2,2	NS	-	-
Sodium (méq/100gr)	0,03	0,01	0,04	0,03	0,04	0,01	0,9	NS	-	-
Aluminium (méq/100gr)	2,72	1,93	1,21	2,00	0,95	0,42	4,2	*	1 et 3	*
Manganèse (méq/100gr)	0,06	0,08	0,03	0,06	0,01	0,02	1,3	NS	-	-
Hydrogène (méq/100gr)	0,26	0,13	0,19	0,06	0,23	0,05	1,6	NS	-	-
Saturation (méq/100gr)	0,42	0,35	0,35	0,61	0,14	0,07	1,1	NS	-	-
CEC (méq/100gr)	4,01	3,05	2,02	3,48	1,32	0,76	2,7	NS	-	-
Taux de saturation (%)	17,15	24,00	16,87	4,00	11,45	1,99	0,4	NS	-	-
pH	3,96	0,279	4,04	0,14	3,96	0,10	0,6	NS	-	-
Argile (%)	21,15	8,88	19,63	9,58	37,13	5,17	11,9	***	1 et 3 ; 2 et 3	***
Limon fin (%)	2,42	2,89	2,6	2,8	4,51	0,48	1,9	NS	-	-
Limon grossier (%)	2,31	2,11	2,16	1,51	5,75	0,53	13,6	***	1 et 3 ; 2 et 3	***
Sable fin (%)	17,64	3,33	18,13	3,34	24,19	1,27	13,7	***	1 et 3 ; 2 et 3	***
Sable grossier (%)	56,47	13,45	57,48	10,95	28,43	6,01	19,7	***	1 et 3 ; 2 et 3	***

3.4 Discussion

P. elata est une espèce arborée à répartition spatiale agrégée (Louppe *et al.*, 2008) et dont les agrégats sont parfois de grande taille (1 ha et plus) et distants d'environ 100 m de moyenne. Le caractère héliophile de l'espèce (Swaine & Whitmore, 1988 ; Kyereh *et al.*, 1999) pourrait ne pas expliquer à lui seul ce type de répartition spatiale. Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail montrent effectivement que certains facteurs du milieu comme la topographie (altitude et pente) et les éléments physico-chimiques du sol agissent également.

3.4.1 La densité de *P. elata* est corrélée négativement avec l'altitude et la pente

Les sols argileux sur lesquels *P. elata* s'est installée en populations denses couvrent les faibles altitudes au niveau de la parcelle étudiée (parcelle de Yoko, 250 ha). Cette espèce se développe préférentiellement sur les plateaux de faibles altitudes qui peuvent correspondre aux bas de pente. L'effet « topographie » est sans doute un effet « sol ».

Chapitre 3. Influence des conditions édaphiques sur *P. elata*

L'espèce n'est cependant pas présente dans les plus basses altitudes qui représentent les bas-fonds ou les terrasses alluviales. Ainsi, l'hypothèse formulée, selon laquelle la répartition spatiale de *P. elata* en terme de densités locales est corrélée à la topographie (altitude et pente) du terrain ou parcelle ne peut être rejetée.

La relation entre la répartition spatiale d'une espèce et la topographie a été étudié dans nombreuses régions tropicales (Hubbel & Foster, 1986 ; Basnet, 1992 ; Itoh, 1995 ; Sabatier *et al.*, 1997 ; Yamada & Suzuki, 1997 ; Plotkin *et al.*, 2002 ; Tuomisto *et al.*, 2003 ; Hall *et al.*, 2004 ; Jones *et al.*, 2006). Dans toutes ces études, l'importance relative de la spécialisation de la topographie du terrain dans la structuration des espèces forestières est loin de faire l'unanimité (Bunyavejchewin *et al.*, 2003). Pour Chen *et al.* (1997), la topographie agit au travers des variables du sol, en particulier la disponibilité en eau, les teneurs de certains éléments chimiques du sol, la texture du sol (argile, sable), auxquelles elle est fortement corrélée.

Plotkin *et al.* (2000) et Nuit *et al.* (2001) ont étudié les relations entre la répartition spatiale des espèces et la topographie sur 50 ha respectivement en Malaisie et au Panama. Ces auteurs ont déduit les relations entre l'eau, la fertilité des sols et la position topographique. Ils ont cependant conclu que l'importance relative de l'habitat édaphique dans la structuration des espèces était relativement faible. Il en est de même de l'analyse spatiale des espèces du genre *Aporosa* sur le site de Plotkin *et al.* (2000) en Malaisie par Debski *et al.* (2002), dont les résultats montrent que la préférence de l'habitat explique la répartition spatiale de 25 % des espèces étudiées.

De nombreuses études, particulièrement dans les forêts denses sempervirentes de l'Asie du Sud-Est, ont démontré que les espèces d'arbres peuvent être spécialistes de l'habitat pour les conditions édaphiques ou topographiques particulières (Ashton, 1964 ; Ashton & Hall, 1992 ; Richards, 1996 ; Yamada *et al.*, 2005). D'autres par contre n'ont pas trouvé de preuves solides de spécialisation de l'habitat. Par exemple, Hubbell & Foster (1986) ont trouvé que la majorité des espèces de forêts semi-décidues étaient des généralistes de l'habitat quant à la topographie.

3.4.2 *P. elata* préfère les sols argileux et riches en phosphore

L'analyse de la répartition spatiale de *P. elata* en fonction des variables physico-chimiques du sol a permis d'établir des relations entre certaines de ces variables et la densité de pieds

à l'échelle locale (parcelle de Yoko). La zone 3 (densité élevée, soit 5 pieds/ha et plus) est plus riche en argile que les zones 1 et 2 qui sont plus riches en sable grossier. Les zones à *P. elata* (zone 2 et zone 3) sont plus riches en phosphore assimilable.

Le pH du sol est voisin de 4 dans les trois zones. Tandis que dans la zone sans *P. elata* (zone 1), ce sont les éléments alcalins et alcalino-terreux (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^{2+}) et les cations d'acidité (Al^{3+} et H^+) qui sont les plus abondants mais, des différences significatives ne sont observées qu'avec l'aluminium échangeable (Al^{3+}), essentiellement entre les zones 1 et 3. Ces résultats suggèrent que, en plus de la lumière, certains paramètres du sol (comme la texture, l'aluminium échangeable et à un degré moindre le phosphore assimilable) peuvent également conditionner la répartition spatiale de *P. elata*. Cette espèce semble préférer un sol riche en argile et en phosphore assimilable, avec une faible teneur en aluminium échangeable.

Selon Sollins (1998), la plupart des facteurs du sol sont fortement corrélés entre eux, ce qui rend peu aisé l'interprétation de leur effet respectif. De nombreuses études mettent en évidence la relation entre le phosphore, le pH, l'aluminium échangeable et la répartition spatiale de certaines espèces d'arbres en forêts tropicales (Gartlan *et al.*, 1986 ; Newbery *et al.*, 1986 ; Baillie *et al.*, 1987 ; Paoli *et al.*, 2006 ; Jones *et al.*, 2006). Dans leur étude de relations entre les facteurs édaphiques et la répartition spatiale des *Entandrophragma spp* en République centrafricaine, Hall *et al.* (2004) ont conclu que *E. angolense*, *E. candollei* et *E. cylindricum* étaient toutes associées à des zones de faibles teneurs en phosphore assimilable (0 – 5 mg/kg de sol). Tandis que, *E. angolense* et *E. cylindricum* étaient associées à des sites de pH relativement élevé (pH 4 – 4,5). *E. candollei* a été trouvée plutôt sur des sols très acides (pH < 4). Aucune association n'a été détectée entre les propriétés du sol et la répartition spatiale d'*E. utile*. *E. cylindricum* a été la seule espèce à afficher une association avec l'aluminium échangeable (Al^{3+}), cette espèce est donc considérablement associée à des zones de faible concentration de ce cation (0,0 – 2,0 cmol/kg de sol).

La dynamique de Al^{3+} dans le sol est telle qu'il se produit dans les sols acides, c'est-à-dire ayant un pH faible, et déplace les cations basiques de sites d'échanges (Brady, 1990 ; Hall *et al.*, 2004). Il est donc responsable de l'acidité de la solution du sol en se fixant sur les sites d'échange du complexe absorbant (Baize, 2000). Nos résultats montrent que *P. elata* n'est pas associée à la zone de forte concentration de ce cation (zone 1).

Chapitre 3. Influence des conditions édaphiques sur *P. elata*

Le phosphore, par contre, est un nutriment essentiel pour la croissance des plantes et est capable d'affecter la répartition de plusieurs espèces d'arbres tropicaux qui exigeraient une présence en quantité suffisante de cet élément nutritif (Högberg, 1986 et 1992 ; Baize, 2000). La capacité d'un échantillon de sol à fixer le phosphore est d'autant plus élevée que l'horizon concerné est riche en argile (Morel, 1996).

L'argile est la fraction granulométrique la plus « active » car non seulement elle s'associe aux matières organiques humifiées, mais elle a aussi une grande capacité de rétention en eau facilitant ainsi la fixation des cations et anions sur ses sites d'échanges avec les plantes (Baize, 2000 ; Ngongo *et al.*, 2009). Pour Bruand (1986 et 1990), un sol contenant au moins 30 % d'argile peut être qualifié d'« argileux ». Quant au rôle des limons et sables, il doit être pris en compte lorsque l'échantillon comporte moins de 35 % d'argile (Baize, 2000). La moyenne de l'argile pour les deux profondeurs est de 37,1 % dans la zone 3. Suivant le diagramme ou triangle de classification des textures (Jamagne, 1967), le sol de la zone 3 peut donc être qualifié de sol argileux.

Conclusion

La présente étude a mis en évidence l'influence de la topographie (altitude et pente) et des conditions édaphiques sur la répartition spatiale de *P. elata*. Nous avons obtenus deux résultats majeurs : (i) à l'échelle locale, *P. elata* est plus dense sur des terrains de faibles pentes entre 0 – 10 % ; elle ne s'installe cependant pas aux altitudes les plus basses représentant les bas-fonds et les terrasses alluviales ni sur les pentes les plus élevées (> 30 %) représentant les versants. (ii) la répartition spatiale des densités de *P. elata* est liée aussi à certains facteurs du sol qui limitent, comme la lumière, son installation. Cette espèce préfère les sols argileux, avec de faibles teneurs en aluminium échangeable et plutôt riches en phosphore assimilable. Ces résultats sont importants pour la gestion de *P. elata*, une espèce très exploitée pour le bois d'œuvre, mais dont la régénération sous canopée dense pose problème. Ils constituent donc un guide pour le gestionnaire forestier dans le choix des endroits à pratiquer les éclaircies dans le but de favoriser sa régénération.

Régularité de la fructification et dispersion des fruits de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) dans la forêt dense humide de Yoko, R.D. Congo

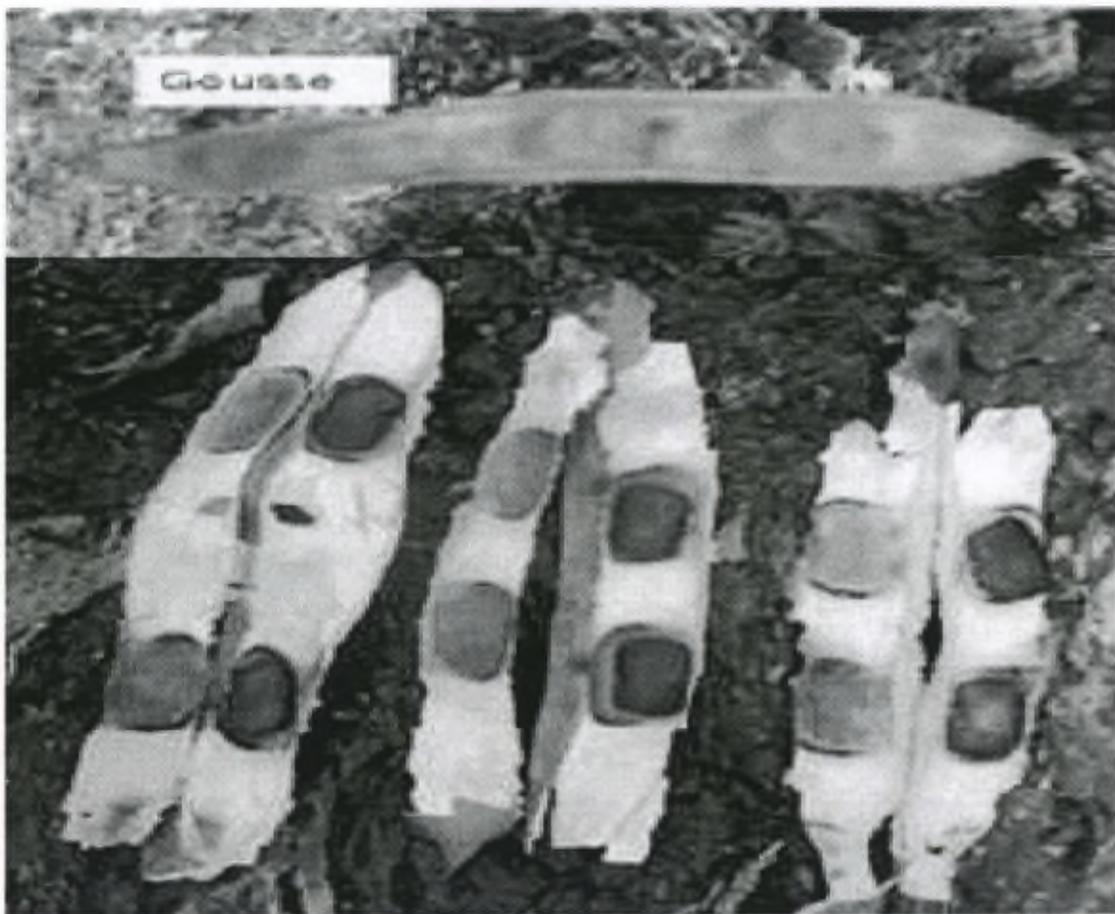


Photo III.4 Fruit (gousse légèrement ailée) et graines de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae).

Résumé

Connaître les processus de fructification et de dispersion des graines d'une espèce est très utile pour comprendre les mécanismes endogènes qui génèrent son mode de répartition spatiale. *Pericopsis elata* est une agrégée et dont les agrégats, distants d'environ 100 m de moyenne, sont parfois de grande taille (jusqu'à 1 ha et plus). L'agrégation observée peut être expliquée en partie par la distance de dispersion assez limitée de l'espèce. Nous avons suivi plusieurs semenciers de *P. elata* (arbres ≥ 20 cm dhp) dans la forêt dense de Yoko. Au total, trois sentiers ou dispositifs de suivi de fructification ont été installés : un sentier de 180 semenciers observés pendant trois ans (soit 2007, 2008 et 2009) pour étudier la variation individuelle et annuelle de la production des fruits sur base des observations au niveau de la couronne des arbres, un sentier de 72 semenciers suivis pendant la période de fructification (juin à décembre) en 2008 et sous lesquels des collecteurs ont été installés pour quantifier la production des fruits, et enfin, un sentier de 10 semenciers suivis aussi pendant la période de fructification en 2008 et sous lesquels des couloirs de 100 m ont été tracés dans deux directions (Est-Ouest et Nord-Sud) de part et d'autre du tronc pour déterminer la distance de dispersion des fruits. Nous avons observé que *P. elata* commence à fructifier entre 20-30 cm dhp (10 % seulement des individus de cette classe de diamètre). La classe 80-90 cm dhp détient la proportion la plus élevée d'arbres en fruits (95 %). Nos analyses montrent que le nombre d'arbres en fruits diffère significativement d'une année à la suivante. L'année pendant laquelle très peu d'arbres fructifient (4,4 %), la quantité de fruits portés par les semenciers est aussi très faible : 62,5 % des arbres en fruits ne portent de fruits que sur 1/4 de la couronne. L'année durant laquelle beaucoup d'arbres fructifient (65 %), le nombre d'arbres en fruits diffère significativement d'un mois à l'autre, le mois d'août montre le plus grand nombre d'arbres en fruits (98,9 %). Le nombre de fruits produits est corrélé positivement avec le diamètre des arbres ($R = 0,38$; $p < 0,001$). Enfin, *P. elata* disperse ses fruits jusqu'à 100 m à partir du tronc du semencier, avec 86,2 % de fruits trouvés dans les 50 premiers mètres.

Mots clés : Fructification, dispersion des fruits, *Pericopsis elata*, R.D. Congo

4.1 Introduction

Les forêts tropicales abritent une part importante de la biodiversité mondiale. Plusieurs centaines d'espèces d'arbres y sont dénombrées à l'hectare (Leigh *et al.*, 2004). De nombreux travaux ont été réalisés sur la phénologie des espèces d'arbres de forêt dense africaine (période de défoliation, de refeuillaison, de floraison et de fructification) (Bibani Mbarga *et al.*, 1998 ; Yalibanda & Lejoly, 1998 ; Doucet *et al.*, 2002) mais très peu de travaux sur le diamètre de fructification des arbres, avec des échantillons suffisants par classe de diamètre pour une espèce, et sur la distance de dispersion des diaspores. Il ne s'agit pas simplement de déterminer si une espèce donnée peut fructifier à un diamètre défini, mais de déterminer la proportion d'arbres qui fructifient dans cette classe. De plus, il est nécessaire de connaître le rythme annuel et mensuel de la fructification au sein d'une espèce.

Les périodes et/ou les quantités de floraison et de fructification varient d'une année à l'autre (Sabatier & Puig, 1986 ; Louppe *et al.*, 2008) et dépendent du climat (Alexandre, 1980 ; Sabatier, 1985) qui détermine l'accumulation des ressources nécessaires au processus de reproduction au sein de l'arbre. Pour une espèce, il existe essentiellement deux alternatives : (i) une fructification plus ou moins continue, habituellement sur un cycle annuel ou infra-annuel, et (ii) une fructification intermittente, habituellement supra-annuelle. Dans le premier cas, les ressources sont régulièrement affectées aux fleurs et fruits ; tandis que dans le dernier cas, il y a des intervalles d'un à plusieurs années sans ou avec très peu des ressources et puis une année de floraison et fructification massives. Ces modèles de fructification peuvent être réguliers sur n-cycle d'années ou sporadiques. Pour exprimer que les semenciers se synchronisent à une échelle supra-annuelle, on utilise aussi le terme de « *mast fruiting* » (Janzen, 1978 ; Kelly & Sork, 2002 ; Newbery *et al.*, 2006).

La pluviométrie et la température semblent être les facteurs qui induisent cette variation (Tutin & Fernandez, 1993 ; Newbery *et al.*, 2006). Dans les régions où la saison sèche n'est pas très marquée (comme c'est le cas dans la région de Kisangani), on observe des floraisons et des fructifications tout au long d'une bonne partie de l'année. Au sein d'une population (individus d'une même espèce), les floraisons et les fructifications ne sont pas aussi uniformes ; les arbres peuvent présenter des rythmes de floraison ou de fructification différents (Gautier-Hion *et al.*, 1985). Dans la forêt tropicale en Côte d'Ivoire, Alexandre (1980) a noté un pic de fructification en saison sèche pour la plupart des grands arbres.

Chapitre 4. Fructification et dispersion des fruits de *P. elata*

Cette forêt tropicale humide de la Côte d'Ivoire est comparable à celle de la région de Kisangani, beaucoup d'espèces y sont communes et deux saisons sèches alternent avec deux saisons des pluies. *P. elata* produit des fruits de juin à décembre (Louis & Fouarge, 1947 ; Hawthorne, 1995).

La fructification est généralement liée au tempérament des espèces qui détermine leur type de répartition spatiale. Les espèces héliophiles par exemple, c'est-à-dire qui exigent de la lumière pour la germination des graines et leur développement, sont souvent agrégées (Dupuy, 1998). Leur installation dépend des perturbations (trouées ou chablis). Ces espèces sont donc susceptibles de participer les premières à la reconstitution du couvert végétal (Aubréville, 1947). Elles sont caractérisées par une fructification précoce (c'est-à-dire dès les petits diamètres), abondante, à variation saisonnière ou annuelle.

Plusieurs auteurs ont étudié la répartition spatiale des espèces d'arbres à l'échelle locale (quelques m² à centaines d'hectares) (Hubbell, 1979 ; Collinet, 1997 ; He *et al.*, 1997 ; Niiyama *et al.*, 1999 ; Condit *et al.*, 2000 ; Traissac *et al.*, 2009). Ces études mettent en évidence une prédominance des espèces à répartition agrégée. L'agrégation concerne au moins 50 % des espèces étudiées, alors que la répartition régulière est soit inexistante soit rare.

Différents mécanismes peuvent expliquer le phénomène d'agrégation. Les mosaïques d'habitats (Oldeman, 1989 ; Harms *et al.*, 2001 ; Potts *et al.*, 2002) et la limitation de la dispersion des diaspores (Nathan & Muller-Landau, 2000 ; Muller-Landau, 2002) sont respectivement des mécanismes exogènes et endogènes qui peuvent générer de tels modes de répartition spatiale. Les niveaux d'agrégation spatiale dépendent fortement de l'échelle d'observation. A l'échelle locale, les causes endogènes de l'agrégation spatiale sont liées aux traits de vie des espèces. La dispersion des diaspores étant la seule phase mobile, elle joue donc un rôle clé dans la répartition spatiale des espèces (Clark *et al.*, 1999 ; Howe & Miriti, 2004). Une agrégation plus importante est souvent observée pour les espèces disséminées à courte distance (Hubbell, 1979 ; Condit *et al.*, 2000), 20 à 50 m du tronc du semencier (Sabatier, 1983 ; Traissac, 2003), quel que soit le mode de dispersion (zoochorie, anémochorie, etc.).

P. elata est une espèce héliophile (Swaine & Whitmore, 1988 ; Kyereh *et al.*, 1999) cicatricielle des perturbations, à répartition spatiale agrégée (Louppe *et al.*, 2008), produisant des fruits légèrement ailés qui sont transportés par des vents forts

(anémochorie). Les caractères héliophile et agrégé de l'espèce permet de formuler deux hypothèses suivantes : (i) la fructification chez *P. elata*, supposée précoce et abondante, diffère entre les années, les mois et les arbres ; (ii) la distance de dispersion des diaspores de *P. elata* est assez limitée, 20 à 50 m du tronc du semencier.

L'objectif global de cette étude est de déterminer le diamètre d'entrée reproduction de *P. elata*, la variabilité de la reproduction entre les individus et les années ainsi que la distance de dispersion des diaspores. Les résultats de ce travail devraient ainsi contribuer à améliorer les connaissances sur la biologie de *P. elata*, très exploitée dans toute son aire de répartition dans le pays (provinces de l'Equateur et Orientale). Dans les plans d'aménagement d'une forêt destinée à la production de bois, la connaissance des diamètres de fructification des arbres est l'un des critères de choix des diamètres minimaux d'exploitabilité. On provoquera une disparition à terme d'une espèce si les arbres sont abattus avant d'avoir pu fructifier.

4.2 Matériel et méthodes

Site et protocole d'étude

Cette étude a été réalisée dans la forêt dense de la partie Sud de la Réserve forestière de Yoko. Etant donné que *P. elata* est une espèce anémochore, et pour éviter d'attribuer le fruit collecté au sol à un autre arbre le plus proche, nous avons choisi des semenciers isolés, c'est-à-dire qui n'ont pas de voisins dans un rayon de 200 m. Nous avons considéré comme « semencier », tout individu de *P. elata* ≥ 20 cm de diamètre (dhp). Au total trois dispositifs de suivi de fructification ont été installés :

(i) un dispositif comprenant 180 semenciers distribués en 9 classes de diamètre (20-30 cm, 30-40 cm, ..., 100-110 cm et plus), soit 20 semenciers par classe de diamètre. Ces semenciers ont été suivis, tous les 15 jours, pendant trois ans, soit 2007 à 2009. Le but est d'estimer la production de fruits et d'analyser la variabilité de cette production entre les arbres, les classes de diamètres et les années. La présence de fruits sur chaque individu a été notée (« oui » ou « non ») ainsi que leur localisation dans la couronne : « 1 », « 2 », « 3 » ou « 4 » ont été attribués selon que les fruits étaient observés sur 1/4, 2/4, 3/4 et 4/4 de la couronne. Les observations des fruits ont été faites à la jumelle (TROPHY 10X50).

(ii) un dispositif reliant 72 semenciers distribués également en 9 classes de diamètre, en raison de 8 individus par classe. Ces semenciers ont été choisis au hasard parmi les 180

semenciers de départ. Il s'agissait ici de quantifier la production de fruits par le comptage de gousses tombées au sol. Quatre collecteurs de 1 m² chacun ont été placés sous la couronne de chaque semencier, à 1 m du sol, aux quatre points cardinaux (Est, Nord, Ouest, Sud) et au niveau de la limite de la couronne c'est-à-dire à sa projection verticale au sol. Le suivi de ces semenciers a été réalisé en 2008 (l'année pendant laquelle nous avons constaté que plusieurs pieds de *P. elata* portaient des fruits), pendant 7 mois, soit de juin (début de la fructification) à décembre (fin de la fructification) (Hawthorne, 1995). Chaque mois deux campagnes de comptage ont été organisées, soit tous les 15 jours. Après comptage, les fruits étaient repris et jetés au sol.

(iii) Enfin, un troisième dispositif comprenant 10 semenciers, tous des arbres émergents, c'est-à-dire dont le houppier se situait au-dessus de celui des autres arbres. Il s'agissait ici d'estimer la distance de dispersion des fruits de *P. elata*. Autour de chaque semencier, quatre couloirs de 1 m de large et 100 m de long chacun ont été ouverts et orientés vers les quatre points cardinaux principaux (Est, Nord, Ouest et Sud) (figure 4.1). Les couloirs débutaient à 1 m de la base du tronc. Chaque couloir a été nettoyé au sol et dégagé de toute végétation pouvant bloquer le fruit ou désorienter sa chute. Le couloir a été subdivisé en 10 placettes de 10 m² (1 × 10 m) chacune et dont les limites ont été matérialisées par des jalons de 1,50 m de hauteur portant des informations permettant d'identifier la placette. Le comptage de fruits a été réalisé tous les 15 jours, soit deux fois par mois, pendant toute la durée de la fructification de l'arbre.

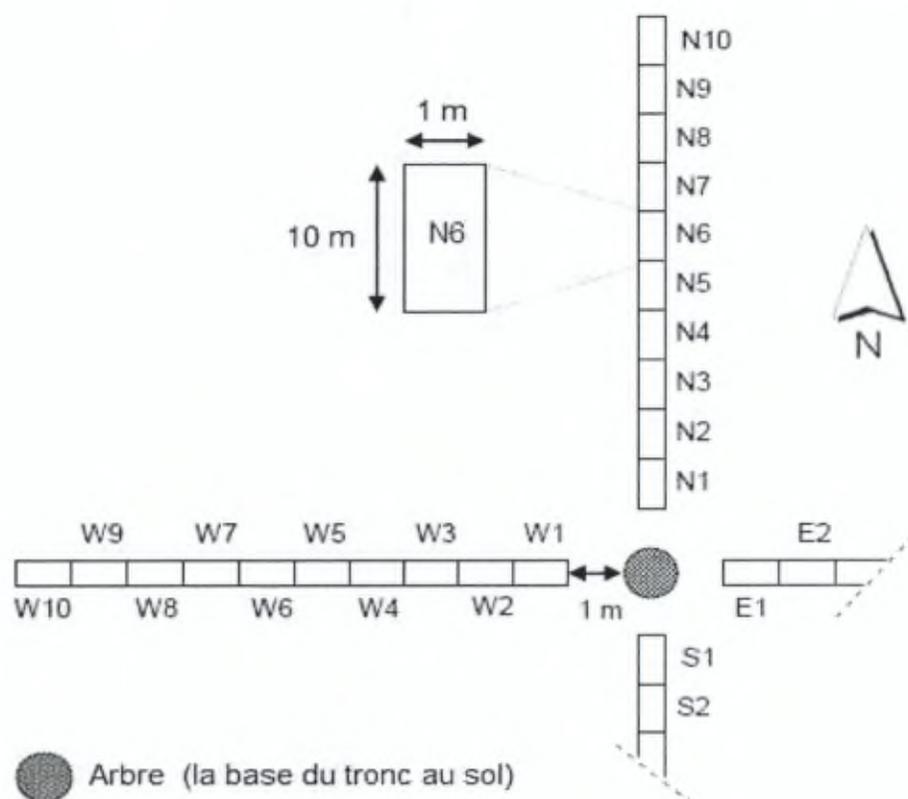


Figure 4.1 Vue du dispositif de placettes au sol permettant de suivre la chute des fruits de *P. elata*. E = Est ; N = Nord ; W = Ouest ; S = Sud.

Analyses des données

L'analyse de l'ensemble des données de ce chapitre est basée essentiellement sur des tests statistiques classiques. Pour étudier les différences de fructification entre les années et entre les mois, nous avons utilisé la statistique Chi-carré (χ^2). Pour tester les différences de moyennes entre arbres, nous avons réalisé des tests t de Student. Tandis que pour tester l'effet de diamètre des arbres sur la fructification et les différences entre les directions de chute par rapport au nombre de fruits dénombrés au niveau de chaque placette, nous avons utilisé la statistique ANOVA (F). Les comparaisons multiples de moyennes réalisées par le test de Tukey HSD ont permis d'identifier les classes de diamètre et les directions de chute qui marquent les différences. Nous avons calculé les corrélations entre deux variables (nombre de fruits et diamètre des arbres) à l'aide du coefficient de corrélation R de Spearman ou de celui de Bravais-Pearson.

4.3 Résultats

4.3.1 Variabilité de la fructification

Sur le total des 180 semenciers suivis, 8 seulement (soit 4,4 %) ont fructifié en 2007, 117 (soit 65 %) en 2008 et 65 (36,1 %) en 2009. La statistique χ^2 utilisée pour comparer les années, indique que la fructification, c'est-à-dire le nombre d'arbres en fruit et sans fruit, diffère très significativement entre les années ($\chi^2 = 93,8$; $p = 2,2 \cdot 10^{-16}$). Pendant l'année où très peu d'arbres ont fructifié (2007), les couronnes des arbres en fruit n'ont pas été entièrement couvertes : 62,5 % d'arbres en fruit ne portaient de fruits que sur 1/4 de la couronne et 37,5 % sur 2/4 de la couronne. Ces deux cas ne représentent respectivement que 12 % et 17,1 % des arbres en fruit en 2008 (figure 4.2).

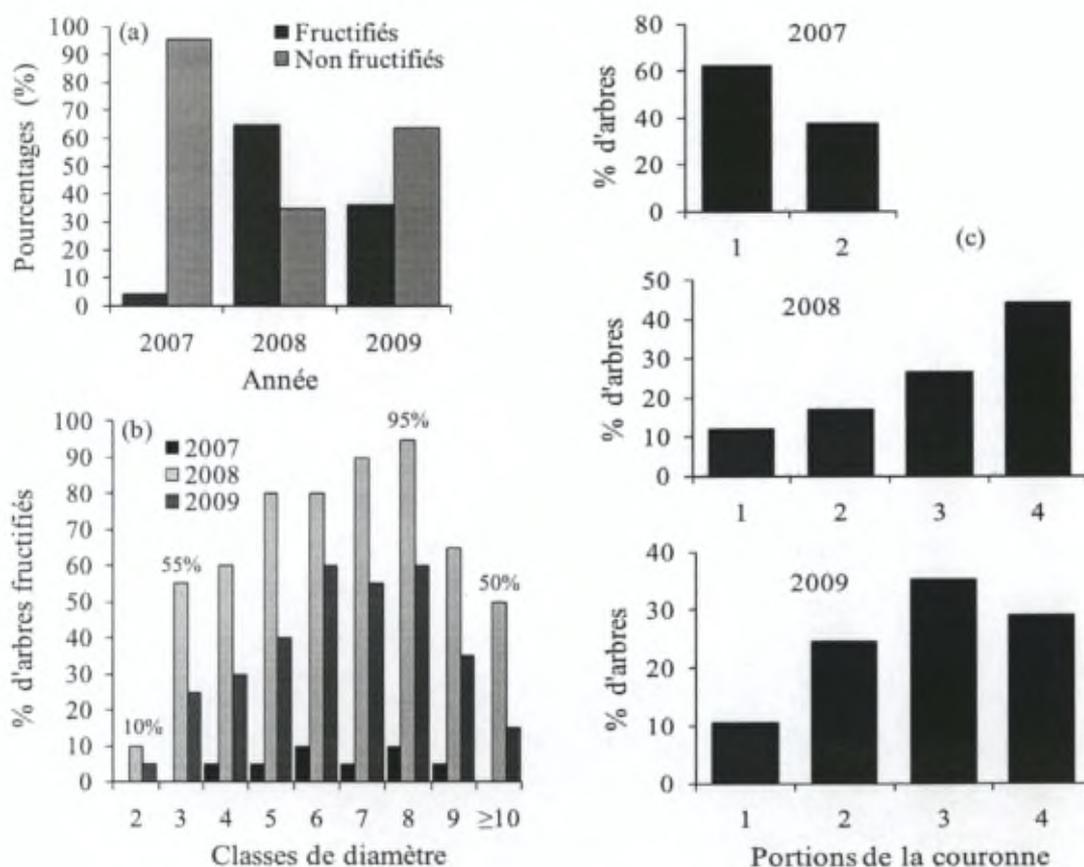


Figure 4.2 Proportions (%) d'arbres en fruit : (a) par années ; (b) par classes de diamètre (2 = 20-30 cm ; 3 = 30-40 cm ; ≥10 = 100-110 cm dhp et plus) ; (c) par portions de la couronne : 1 = 1/4 de la couronne ; 2 = 2/4 de la couronne ; ... ; 4 = 4/4 de la couronne.

Le diamètre minimum de fructification de *P. elata* est inférieur ou égal à 20 cm dhp. 10 % d'arbres de la classe 20-30 cm dhp ont fructifié en 2008. La classe de diamètre 30-40 cm compte 55 % d'arbres en fruits. D'une manière générale, les proportions d'arbres en fruit au sein d'une classe de diamètre augmentent avec les classes de diamètre. La classe 80-90 cm dhp est celle qui détient la proportion la plus élevée d'arbres en fruit (95 %).

4.3.2 Variation individuelle et mensuelle de la quantité de fruits

Au total 4546 gousses ont été dénombrées, soit une moyenne de 15,8 gousses/m², pour l'ensemble des 72 semenciers suivis (toutes classes de diamètre confondues). La figure 4.3 présente les moyennes dénombrées en fonction du diamètre de chaque arbre. Il existe une différence significative entre les arbres ($t = 4,9$; $p = 5,3.10^{-6}$) pour le nombre de gousses/m². D'une manière générale, le nombre de gousses/m² augmente significativement avec le diamètre des arbres ($R^2 = 0,26$; $p = 5.10^{-6}$) jusqu'aux diamètres 80 et 90 cm avant de diminuer significativement dans les diamètres supérieurs.

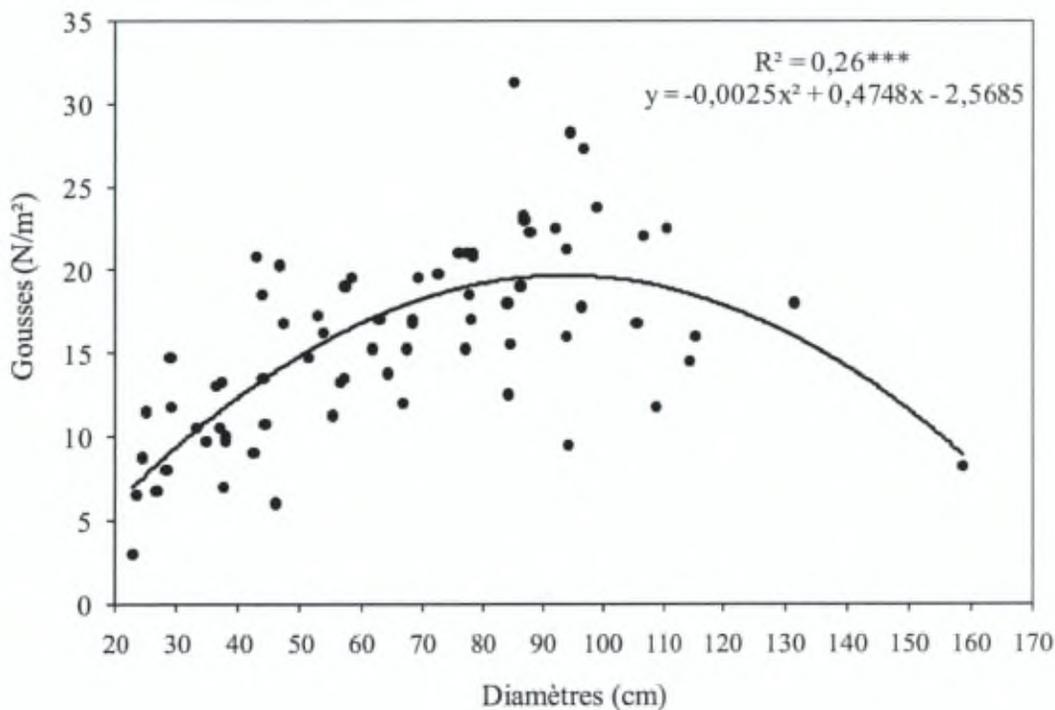


Figure 4.3 Nombre (N) de gousses dénombrées (moyennes/m²) par diamètres (dhp) des arbres.

Chapitre 4. Fructification et dispersion des fruits de *P. elata*

La production (nombre de gousses/m²) des arbres a été comparée au sein de chaque classe de diamètre. Il existe des différences significatives entre les arbres d'une même classe de diamètre (tableau 4.1 : test t de Student, toutes les valeurs de $p < 0,001$). Le tableau 4.1 donne également les valeurs de l'intervalle de confiance à 95 % du nombre de gousses/m² pour chaque classe de diamètre.

Tableau 4.1 Comparaison des arbres (diamètres) et intervalle de confiance à 95 % du nombre (N) de gousses/m² au sein de chaque classe de diamètre. 2 = classe 20-30 cm dhp ; 3 = classe 30-40 cm ; ... ; ≥ 10 = classe 100-110 cm et plus.

Classes de diamètre	Gousses ($N_{\text{(moyenne)}} / \text{m}^2$)	Intervalle de confiance à 95 %	t	p
2	8,9	5,8 - 12,0	6,8	$2,5 \cdot 10^{-4}$
3	10,5	8,8 - 12,1	14,9	$1,4 \cdot 10^{-6}$
4	14,4	9,9 - 19,0	7,4	$1,4 \cdot 10^{-4}$
5	15,6	13,2 - 18,0	15,1	$1,3 \cdot 10^{-6}$
6	15,8	13,9 - 17,7	19,5	$2,3 \cdot 10^{-7}$
7	19,3	17,5 - 21,1	25,0	$4,2 \cdot 10^{-8}$
8	20,6	15,8 - 25,4	10,2	$1,9 \cdot 10^{-5}$
9	20,8	15,6 - 26,0	9,5	$3,0 \cdot 10^{-5}$
≥ 10	16,2	12,2 - 20,3	9,5	$2,9 \cdot 10^{-5}$

Les proportions (%) d'arbres en fruit ont été déterminées pour chaque mois, soit de juin à décembre 2008 (figure 4.4). Elles diffèrent significativement entre les mois ($\chi^2 = 233,4$; $p = 2,2 \cdot 10^{-16}$). Le plus grand nombre d'arbres en fruits (soit 98,9 %) a été observé au mois d'août. Pendant le mois de décembre, seuls 15,3 % des arbres ont laissé tomber des fruits. Notons que les différences sont très peu significatives entre juillet, août et septembre pour les proportions d'arbres en fruit ($\chi^2 = 5,9$; $p = 0,052$).

Le nombre de gousses tombées ou dénombrées par m² et par mois (sans remise) a été déterminé pour la population totale (ensemble de 72 arbres suivis comprenant les arbres en fruit et les arbres sans fruit) et la population en fruit (figure 4.5). Il existe une différence très significative entre les mois ($\chi^2 = 30,2$; $p = 2,2 \cdot 10^{-16}$) pour le nombre de gousses tombées. C'est en juillet qu'est tombé le plus grand nombre de gousses (5 gousses/m²). Par contre si on considère uniquement la population d'arbres en fruit, le mois de juin compte le plus grand nombre de gousses/m² (soit 6 gousses/m²) ; une diminution drastique est observée au mois de septembre.

La figure 4.5 montre également la relation évidente entre la production de fruits et la pluviométrie de la région. Le nombre de fruits produits est plus élevé pendant les mois de la petite saison sèche de l'année (juin, juillet, août), la diminution drastique de la production de fruits coïncide avec le début de la grande saison des pluies (septembre).

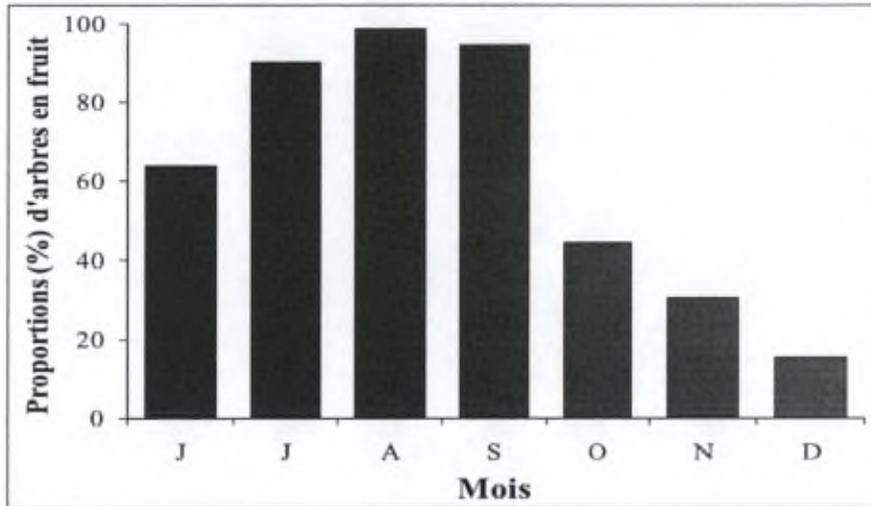


Figure 4.4 Proportions (%) d'arbres en fruits pour chaque mois d'observation. J = juin ; J = juillet ; A = août ; S = septembre ; O = octobre ; N = novembre ; D = décembre.

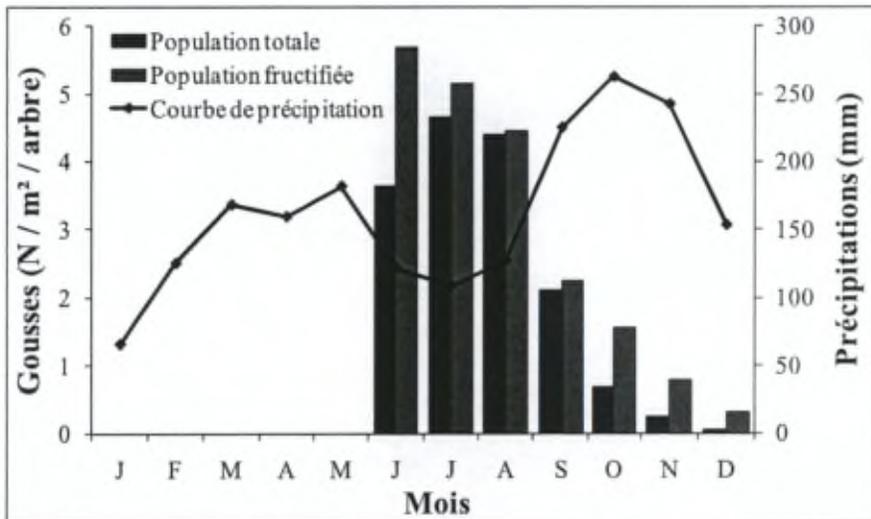


Figure 4.5 Nombre (N) de gousses/m² (moyenne par arbre) par mois d'observation pour la population totale (population comprenant les arbres en fruits et sans fruits) et la population fructifiée (population comprenant uniquement les arbres en fruit) et courbe de précipitation pour la région de Kisangani. J = janvier ; F = février ; M = mars ; A = avril ; M = mai ; J = juin ; J = juillet ; A = août ; S = septembre ; O = octobre ; N = novembre ; D = décembre.

4.3.3 Distance de dispersion des graines

Au total 2672 gousses ont été collectées : 611 pour la direction Est (soit 22,9 %), 411 pour le Nord (soit 15,4 %), 331 pour l'Ouest (soit 12,4 %) et 1319 pour la direction Sud (soit 49,4 %). La figure 4.6 montre la distribution de l'ensemble des gousses (pourcentages) dénombrées dans les placettes indiquant les distances à partir du pied reproducteur. Toutes les directions de chute confondues (figure 4.6), la distance 20-30 m (placette 3) à partir des semenciers compte le plus grand nombre de gousses (20,7 %) et les 50 premiers mètres renferment jusqu'à 86,2 % du total de gousses dénombrées. Tandis que la distance 90-100 m compte environ 1 % des gousses dispersées.

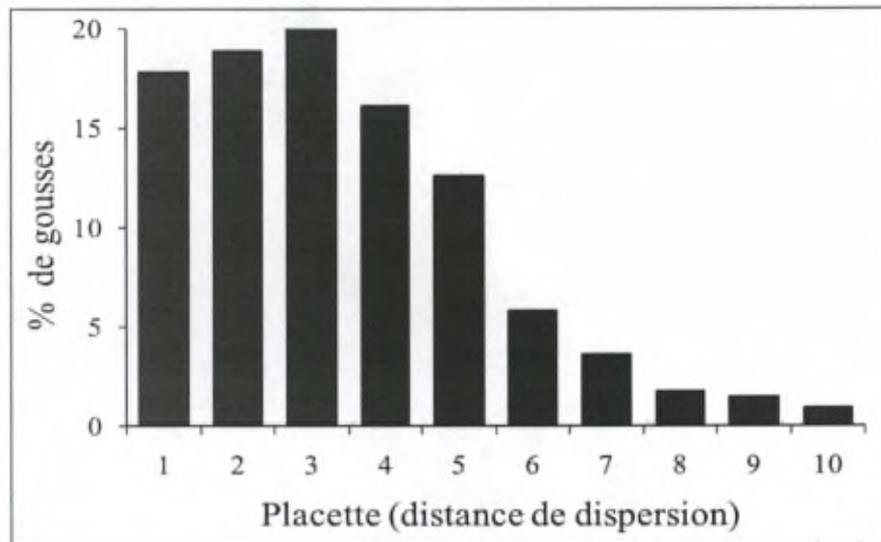


Figure 4.6 Proportions (%) de gousses suivant les distances de dispersion définies pour l'ensemble des pieds reproducteurs et toutes directions de chute confondues. 1 = 0-10 m ; ... ; 10 = 90-100 m du pied reproducteur.

Les valeurs observées étant très contrastées entre les placettes, nous avons utilisé les valeurs logarithmiques de nombre de gousses par placette pour comparer les directions de chute. Les proportions de gousses par distance de chute sont données pour chaque point cardinal par la figure 4.7. Le test indique une différence très significative entre les directions (ANOVA, $F = 6,1$; $p = 0,001$). Un test de comparaison multiple des moyennes (test de Tukey HSD) indique des différences significatives entre les directions Sud-Nord ($p = 0,006$) et Sud-Ouest ($p = 0,001$) (tableau 4.2).

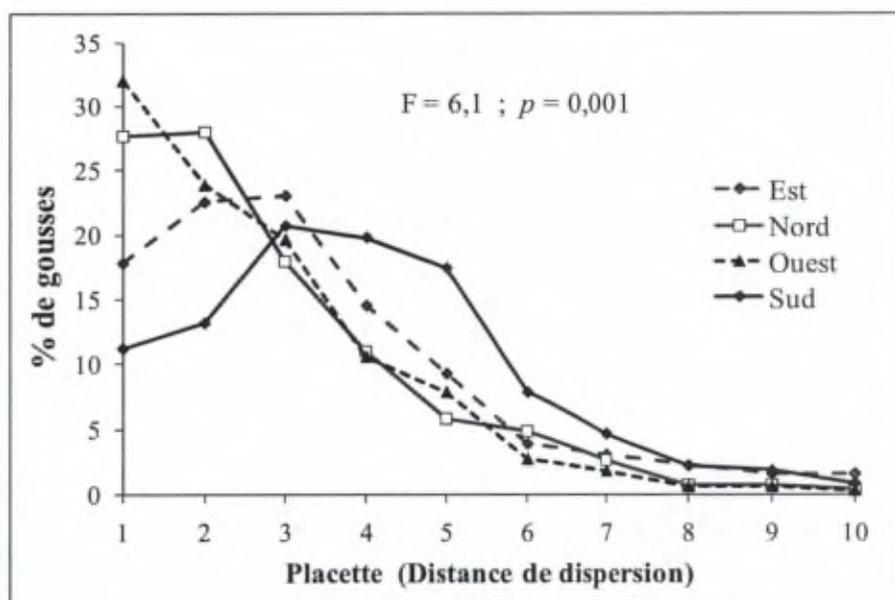


Figure 4.7 Proportions (%) de gousses suivant les distances de dispersion définies pour l'ensemble des pieds reproducteurs par direction de chute. 1 = 0-10 m ; ... ; 10 = 90-100 m du pied reproducteur.

Tableau 4.2 Comparaison multiple des moyennes (valeurs logarithmiques) des gousses entre directions de chute. Valeurs de p du test de Tukey HSD.

Comparaison (direction de chute)	p
Nord - Est	0,243
Ouest - Est	0,108
Sud - Est	0,615
Ouest - Nord	0,977
Sud - Nord	0,006
Sud - Ouest	0,001

4.4 Discussion

De nombreux travaux ont été réalisés sur la phénologie des espèces d'arbres de forêt dense tropicale africaine (période de défoliation, de refeuillaison, de floraison et de fructification) (Bibani mbarga *et al.*, 1998 ; Yalibanda & Lejoly, 1998 ; Doucet *et al.*, 2002) mais très peu de travaux sur le diamètre de fructification des arbres, avec des échantillons suffisants par classe de diamètre pour une espèce, et sur la distance de dispersion des diaspores. Il ne s'agit pas simplement de déterminer si une espèce donnée peut fructifier à un diamètre

défini, mais de déterminer la proportion d'arbres qui fructifient dans cette classe. De plus, il est nécessaire de connaître le rythme annuel et mensuel de la fructification au sein d'une espèce.

4.4.1 La fructification chez *P. elata* diffère entre les années, les mois et les arbres

Nous avons montré que chez *P. elata*, l'intensité de la fructification, c'est-à-dire le nombre d'arbres qui fructifient ainsi que la quantité de fruits produits par arbre, diffère très significativement entre les années, les mois et les arbres. L'année durant laquelle très peu d'arbres fructifient, la production de fruits par arbre est aussi très faible, on observe des fruits seulement sur 1/4 ou 2/4 de la couronne des arbres en fruit. Ceci est cohérent avec les résultats obtenus par d'autres auteurs. Selon Sabatier & Puig (1986), la fructification de la plupart des grands arbres de forêt tropicale humide est annuelle régulière, mais discontinue et variable. Heicketsweiler (1992) fait remarquer la variation de fructification entre les années chez les espèces anémochores.

D'un point de vue écologique, *P. elata* peut être rangée entre les types de fructification infra- et supra-annuel (Norton & Kelly, 1988 ; Herrera *et al.*, 1998) : la fructification varie d'année en année et l'intervalle entre les « *mast fruitings* » est de trois ans (ou plus). S'appuyant sur les années 1989 à 1993 dans la région de Mbang (Est du Cameroun), Schneeman (1994) indique que les fructifications abondantes surviennent environ une année sur trois. Cette assertion s'est confirmée dans le Dja au cours des années 1992 à 1998, les fructifications massives sont entrecoupées par une ou deux années à production faible ou nulle. Debroux (1998) est arrivé aux résultats similaires pour *Baillonella toxisperma* dans la forêt du Dja, les semenciers produisent des fructifications massives à intervalle régulier de trois ans. L'intervalle entre les « *mast fruitings* » peut ou non rester constant. Newbery *et al.* (2006) ont indiqué un intervalle de 2 ans entre 1997-1998 et de 1 an entre 1999-2004 pour *Microberlinia bisulcata* à Korup (Est du Cameroun).

Le *mast fruiting* dépend fortement du climat de l'année en cours par rapport à celui des années précédentes. Pour *M. bisulcata*, les fructifications massives se sont produites lors de la saison sèche des années les plus sèches par rapport aux précédentes (Newbery *et al.*, 2006). La saison sèche est une période de l'année pendant laquelle les arbres peuvent potentiellement accumuler une grande partie de leurs nouvelles ressources en carbone par photosynthèse à un rythme rapide. L'accumulation de glucides constitue le moyen interne au sein de l'arbre pour le déclenchement de la floraison à l'année prochaine. La quantité

des ressources acquises dans l'année en cours reste toutefois cruciale pour remplir la fonction de reproduction : si les ressources sont faibles dans l'année, l'initiation des fleurs peut être retardée. Ceci permet également de comprendre l'hypothèse de différences de fructification entre les arbres. Certains arbres ont des ressources suffisantes que d'autres et peuvent remplir des fleurs et fruits toutes les parties de leur couronne. Tous les arbres peuvent donc pas être en synchronie pour la reproduction (Norton & Kelly, 1988 ; Newbery *et al.*, 1998 ; Kelly & Sork, 2002). La synchronisation liée au processus de fructification massive est un élément explicatif de l'hypothèse de satiation des prédateurs (Janzen, 1974).

P. elata produit 75,7 % de ses fruits pendant la période de la saison sèche (juin, juillet et août). Dans la forêt tropicale en Côte d'Ivoire, Alexandre (1980) a noté un pic de fructification en saison sèche pour la plupart de grands arbres. Pour plusieurs auteurs comme Withmore (1975), Bernier *et al.* (1981), Gautier-Hion *et al.* (1985), la saison sèche joue un rôle capital dans la maturation des fruits : l'insolation et l'élévation de la température activent la maturation des fruits.

4.4.2 *P. elata* disperse ses diaspores jusqu'à 100 m de la base du pied

Chez *P. elata*, l'anémochorie conduit à une dispersion des fruits suivant un gradient de densité des diaspores depuis la base du tronc du semencier jusqu'aux limites de la zone de dispersion. Environ 1 % de l'ensemble de fruits collectés a été dénombré à 100 m du semencier, on peut donc imaginer trouver des fruits de *P. elata* bien au-delà de cette distance. Tandis que 86,2 % des fruits ont été dispersés dans les 50 premiers mètres du tronc du semencier. Par ces résultats, l'hypothèse selon laquelle *P. elata* disperse ses fruits à une distance de 20 à 50 m du tronc du semencier n'est pas être rejetée.

Ce type de dispersion des diaspores présente un double effet pour *P. elata*. Il permet en premier lieu à *P. elata* de disperser les diaspores à une certaine distance proche du semencier et d'occuper par conséquent le milieu favorable dans lequel il s'est installé. D'autre part, il permet à *P. elata* de disperser une petite quantité de diaspores à distance capable d'atteindre d'autres endroits favorables à son installation.

L'efficacité de l'anémochorie est assez variable et les distances restent faibles pour l'ensemble des espèces de forêt tropicale (20 à 150 m du tronc du semencier ; Sabatier, 1983 ; Forget, 1988). La distance de dispersion est d'autant plus élevée lorsque l'unité de

dissémination est la graine (Augspurger, 1988 ; Collinet, 1997). Dans la forêt guyanaise, la distance de dispersion des diaspores de quelques espèces anémochores a été déterminée : 20 m pour *Caraipa densiflora*, 60 m pour *Dicorynia guianensis*, 100 m pour *Sclerolobium melinonii*, et 150 m pour *Pseudopiptadenia suaveolens* (Sabatier, 1983). Une distance de dispersion maximale de 50 m, avec des pics autour de 10-15 m du semencier, a été observée pour *Dicorynia guianensis* (Forget, 1988). Notons enfin que la surface de dispersion des diaspores n'est pas sphérique mais plutôt ellipsoïde et déportée dans le sens des vents dominants (Loubry, 1993 ; Collinet, 1997). Il existe à Yoko, une différence significative entre les directions de chute des fruits de *P. elata* ($F = 6,1$; $p = 0,001$). Il est cependant difficile de conclure hâtivement sur la différence préférentielle de chute de fruits de *P. elata*, sans avoir fait des répétitions, dans cette forêt tropicale dense où la direction des vents dominants n'est pas facilement observable.

Le *mast fruiting* joue un rôle important dans dispersion des fruits des espèces anémochores qui fructifient de manière synchronisée pendant la saison sèche. Ce mécanisme garantit une distance de dispersion maximale. Lorsque les arbres sont en fructification massive, leurs branches supérieures portent beaucoup de fruits et très peu de feuilles (Newbery *et al.*, 2006). Dans les forêts semi-décidues comme celles de la zone d'étude, une partie de la végétation immédiatement en-dessous des grands arbres portent également peu de feuilles durant la période de la saison sèche. Ceci semble permettre une dispersion des diaspores plus efficace que s'il n'y a que quelques fruits (période ou année de fructification très faible) dans une végétation couverte de toutes ses feuilles.

Conclusion

Nous avons montré que : (i) *Pericopsis elata* commence à fructifier au diamètre ≤ 20 cm dhp, avec seulement 10 % d'arbres de la classe de diamètre 20-30 cm, elle atteint 55 % des arbres fructifiés dans la classe 30-40 cm dhp. La classe 80-90 cm dhp détient la proportion la plus élevée d'arbres en fruit (95 %). (ii) la fructification diffère significativement entre les années. Pendant l'année où très peu d'arbres fructifient (4,4 %), la production de fruits au niveau de l'arbre est aussi faible (62,5 % d'arbres ne portent des fruits que sur 1/4 de la couronne de la cime). (iii) la fructification diffère aussi significativement entre les mois, le mois d'août compte le plus grand nombre d'arbres en fruits (98,9 %). (iv) la quantité de fruits produits est corrélée positivement avec le diamètre des arbres jusqu'au diamètre 90 cm. (v) *P. elata* disperse ses fruits jusqu'à 100 m du tronc du semencier, avec 86,2 % de

fruits dans les 50 premiers mètres. L'ensemble de ces résultats doit permettre d'élaborer de nouvelles orientations dans les plans d'aménagement de forêts pour une exploitation plus adaptée de *P. elata*, qui tienne compte des diamètres de fructification et de la distance de dispersion de ses fruits. Les arbres ≥ 30 cm dhp peuvent être considérés parmi les semenciers autour desquels des pratiques d'éclaircies sont envisagées par le plan d'aménagement de la forêt. Le diamètre minimum d'exploitabilité de *P. elata* devrait être, au vue de résultats obtenus, supérieur d'au moins 10 cm au diamètre de fructification maximale (80 cm dhp). En effet, si les arbres d'une espèce donnée sont abattus avant d'avoir pu fructifier, on provoquera une disparition à terme de cette espèce.



Simulation de l'évolution de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) après une exploitation dans la forêt dense humide de Yoko, R.D. Congo : définir de nouvelles règles d'exploitation



Photo III.5 Parc à bois : *P. elata* (l'afromosia) représente environ 90 % des grumes rassemblées dans ce parc à bois. CFT : Compagnie Forestière et de Transformation.

Résumé

La simulation de l'impact de l'exploitation forestière sur les populations de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen a été analysée dans la réserve forestière de Yoko sur une superficie de 268 ha. Cette réserve contient une densité de 1,6 arbres ≥ 10 cm dhp par hectare, densité considérée représentative des forêts de la région de Kisangani en République Démocratique du Congo (RDC). Deux campagnes de mesure de diamètre des individus ≥ 1 cm dhp ont été réalisées sur une période de deux ans (2007 – 2009) et ont permis d'estimer quelques paramètres démographiques pour cette espèce : une vitesse de croissance moyenne en diamètre de 0,42 cm/an, un taux de mortalité annuel de 0,6 % pour les individus ≥ 10 cm de diamètre et un taux de recrutement annuel au-dessus de 10 cm dhp de 0,47 %. Sur la base de ces paramètres, nous avons construit un modèle de dynamique permettant de simuler différents taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables. Nous l'avons utilisé pour déterminer le diamètre minimum d'exploitabilité (DME) qui permettrait la reconstitution d'un stock acceptable d'arbres après une durée de rotation de 30 ans, telle que fixée par l'administration forestière en RDC. Les résultats montrent qu'avec un DME de 60 cm (diamètre fixé par l'administration forestière), le taux de reconstitution est faible : 10 % si on extrait 100 % des tiges exploitables initialement et 31 % si on extrait 75 % des tiges exploitables. Les scénarios les plus optimistes analysés conduisent à proposer, pour *P. elata*, un diamètre minimum d'exploitabilité de 90 cm et un taux d'extraction des tiges exploitables de 75 % pour atteindre un taux de reconstitution acceptable de 55 % à la rotation suivante (50 % est le taux jugé acceptable par l'administration forestière).

Mots clés : *Pericopsis elata*, règles d'exploitation, R.D. Congo.

5.1 Introduction

L'exploitation de bois d'oeuvre en forêt tropicale africaine est un phénomène récent qui date du milieu du vingtième siècle. Cette activité s'est industrialisée depuis seulement quelques décennies (Dupuy, 1998). On assiste depuis cinq à six décennies à un prélèvement systématique des espèces commerciales, à une accélération de la fréquence de passage en exploitation ainsi qu'à l'augmentation du volume des prélèvements dans certains pays d'Afrique centrale, comme le Cameroun et le Gabon. Les forêts de la République Démocratique du Congo (RDC), font partie des forêts qui se distinguent par une grande diversité d'espèces d'arbres (De Wasseige *et al.*, 2009). Par contre, contrairement à la forêt amazonienne qui se distingue par un nombre important d'espèces exploitables (Gayot & Sist, 2004), un nombre très limité d'espèces d'arbres de la forêt congolaise est voué à l'exploitation : en particulier *Millettia laurentii* (connue sous le nom commercial de Wengé), *Entandrophragma cylindricum* (Sapelli), *E. utile* (Sipo), *Pericopsis elata* (Afromosia), *Prioria balsamifera* (Tola). Ces cinq espèces totalisent jusqu'à 72 % de la production nationale de bois en 2008 (MECNT, 2009). Cette exploitation forestière sélective peut conduire à un véritable écrémage génétique (Nanson, 2004). La plupart des espèces exploitées sont des espèces héliophiles (c'est-à-dire exigeant la lumière pour la germination des graines et leur développement) et sont par conséquent confrontées à de sérieux problèmes de régénération naturelle. L'exploitation est donc très extensive que les conditions de lumière ne sont pas favorables dans les peuplements exploités. On assiste à un risque élevé d'appauvrissement progressif de la forêt en certaines espèces.

Pericopsis elata est une espèce commerciale qui mérite une attention particulière. Dans la région de Kisangani, *P. elata* reste la principale espèce exploitée par des sociétés multinationales à capitaux étrangers qui exportent le bois sous forme de grumes ou de sciages vers l'Europe ou l'Asie (ATIBT, 2006). Pourtant, cette espèce est classée sur la liste rouge de l'UICN (2008) comme espèce menacée. La diminution de ses populations en Afrique de l'Ouest où l'exploitation a commencé depuis les années 50, a conduit son inclusion à l'annexe II de la CITES (Convention sur le commerce international des espèces en danger d'extinction) depuis 1992 (Dickson *et al.*, 2005).

En RDC, *P. elata* bénéficie d'une mesure spéciale visant à limiter le volume d'exportation à 50000 m³/an. Suivant les normes d'exploitation fixées par l'administration forestière, *P.*

elata est abattue au DME (diamètre minimum d'exploitabilité) de 60 cm. La durée de rotation, c'est-à-dire le temps qui sépare deux passages successifs de l'exploitation sur une même parcelle, est de 30 ans. Ces mesures ne prennent cependant pas en compte l'autécologie de l'espèce.

En particulier, les règles d'exploitation ne prennent pas en compte le fait que *P. elata* souffre d'un déficit de régénération naturelle sous canopée dense (Hawthorne, 1995 ; Forni, 1997). Cette absence de régénération s'explique par le fait que *P. elata* est une espèce héliophile (Kyereh *et al.*, 1999 ; Louppe *et al.*, 2008). Sa structure diamétrique est en « cloche » (Boyemba *et al.*, 2010), comme la plupart des espèces d'arbres héliophiles des forêts tropicales (Schnell, 1976 ; Condit *et al.*, 1998), avec un plus grand nombre d'individus dans les classes de diamètre médianes et très peu dans les classes de diamètre inférieures, indiquant un faible niveau de régénération. Ce déficit en petites tiges suggère qu'après exploitation forestière, l'espèce aura du mal à reconstituer son effectif exploitable. Les normes en vigueur dans les pays du Bassin du Congo recommandent un taux de reconstitution de 50 à 75 % de l'effectif initial (Bayol & Borié, 2004).

L'objectif de cette étude est de déterminer le temps nécessaire à *P. elata* pour reconstituer son effectif exploitable après un prélèvement par exploitation. Pour cela, nous avons mesuré les paramètres démographiques (accroissement diamétrique annuel, mortalité annuelle et recrutement annuel) de la population adulte (arbres ≥ 10 cm dhp) et simulé l'évolution de cette population après une exploitation. Les résultats de cette étude devraient nous permettre de déterminer le diamètre minimum d'exploitabilité pouvant permettre la reconstitution d'un effectif « acceptable » au bout d'une rotation de 30 ans et de proposer de nouvelles normes d'exploitation qui tiendraient mieux compte de l'écologie de cette espèce.

5.2 Matériel et méthodes

Site d'étude et protocole d'inventaire

Nous avons travaillé dans trois parcelles d'observation permanentes installées en 2007 dans la réserve forestière de Yoko. Les trois parcelles font une superficie totale de 268 ha, suffisamment importante pour pouvoir suivre un nombre acceptable d'individus. Dans ces parcelles, nous avons inventorié, mesuré et cartographié (coordonnées (x, y)) tous les individus de *P. elata* ≥ 1 cm dhp (diamètre à hauteur de poitrine ou 1,3 m du sol). Les

arbres de diamètre ≥ 10 cm ont fait l'objet de deux campagnes de mesure à intervalle de deux ans (soit 2007 et 2009). Les deux mesures de diamètre ont permis d'estimer l'accroissement annuel de cette espèce. Nous avons également noté la mortalité, en considérant trois types (Pascal & Pelissier, 1995 ; Gayot & Sist, 2004) : arbres morts sur pied, chablis primaires, et chablis secondaires (arbres dont la chute a été causée par celle d'un chablis primaire). Nous avons noté le recrutement lors de la deuxième campagne de mesure, en ajoutant dans la liste d'arbres inventoriés ceux qui ont atteints 10 cm dhp.

Analyse des données

Le comptage de tous les individus de *P. elata* a permis de déterminer l'abondance de cette espèce dans la zone étudiée. Le diamètre relevé sur les arbres a permis de calculer la surface terrière occupée par l'espèce, d'établir la distribution des tiges en classes de diamètre de 10 cm et de calculer le volume sur pied de chaque arbre pour l'année 2007 et l'année 2009. La surface terrière représente, pour une parcelle donnée, la somme des surfaces terrières individuelles de n arbres mesurés. Elle est exprimée en m^2/ha .

$$G = \sum_{a=1}^n \frac{\pi D_a^2}{4} \quad [5.1]$$

G = surface terrière ; D_a = diamètre à 1,3 m du sol de l'arbre a .

Le volume de l'arbre sur pied est calculé par l'équation élaborée pour cette espèce dans la région de Kisangani par une équipe de travail comprenant les cadres du SPIAF (Service Permanent d'Inventaire Forestier) et de la CFT (Compagnie Forestière et de Transformation œuvrant dans la région) sous l'appui scientifique des experts de FRM (Forest Management Ressources) (MECNT, 2008) :

$$V = 8,4719 \times D_a^{2,0286} \quad [5.2]$$

V = volume de l'arbre sur pied ; D_a = diamètre à 1,3 m du sol de l'arbre a .

En RDC, la loi forestière (code forestier de 2002) en vigueur dans le pays fixe la durée de rotation à 30 ans, et le DME de *P. elata* à 60 cm. Pour raisonner sur la reconstitution des stocks exploitables, nous avons utilisé la formule de Durrieu de Madron & Forni (1997).

Le taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables est obtenu à partir de trois paramètres : les dégâts d'exploitation, l'accroissement en diamètre et la mortalité. Il est calculé en simulant l'évolution de la population résiduelle après exploitation et se base sur l'équation suivante (Durrieu de Madron & Forni, 1997) :

$$\%Re = \frac{[N_0(1-\Delta)](1-\alpha)^T}{N_p} \times 100 \quad [5.3]$$

%Re = pourcentage de reconstitution du nombre de tiges supérieures au DME au temps $t = 0$; N_0 = effectif des classes de diamètre inférieures au DME (arbres d'avenir ; figure 5.1) ; N_p = nombre de tiges supérieures au DME, exploitables à $t = 0$; α = taux de mortalité annuel ; Δ = taux de dégâts dû à l'exploitation ; T = durée de rotation considérée.

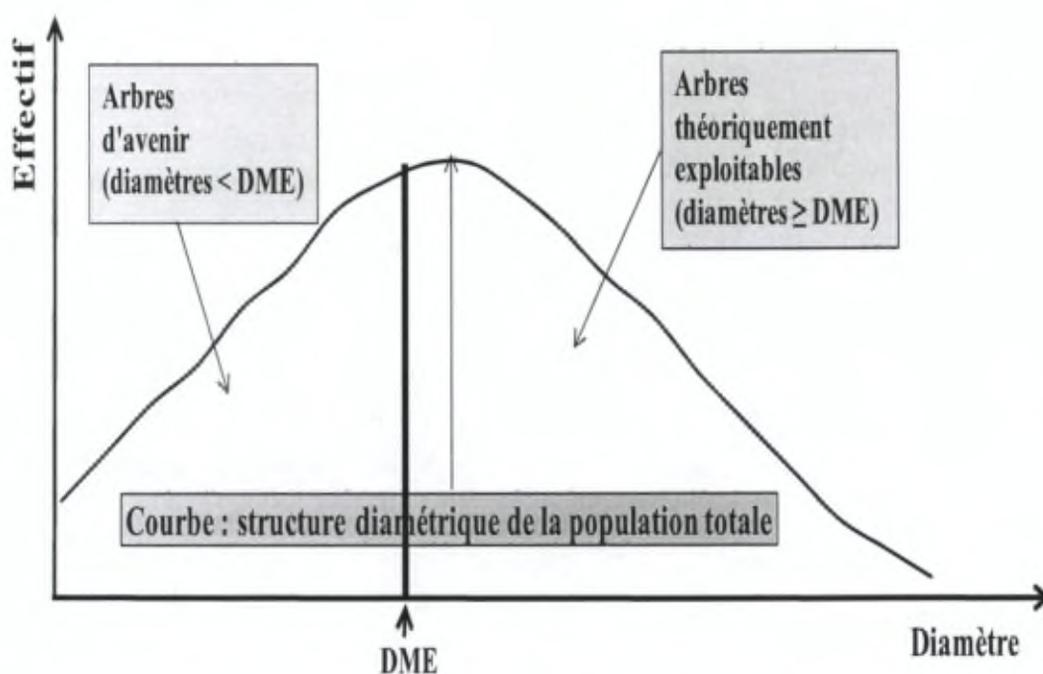


Figure 5.1. Exemple de structure diamétrique de la population totale d'une espèce, montrant les arbres théoriquement exploitables (arbres de diamètre \geq DME) et les arbres d'arbres d'avenir (arbres de diamètre $<$ DME).

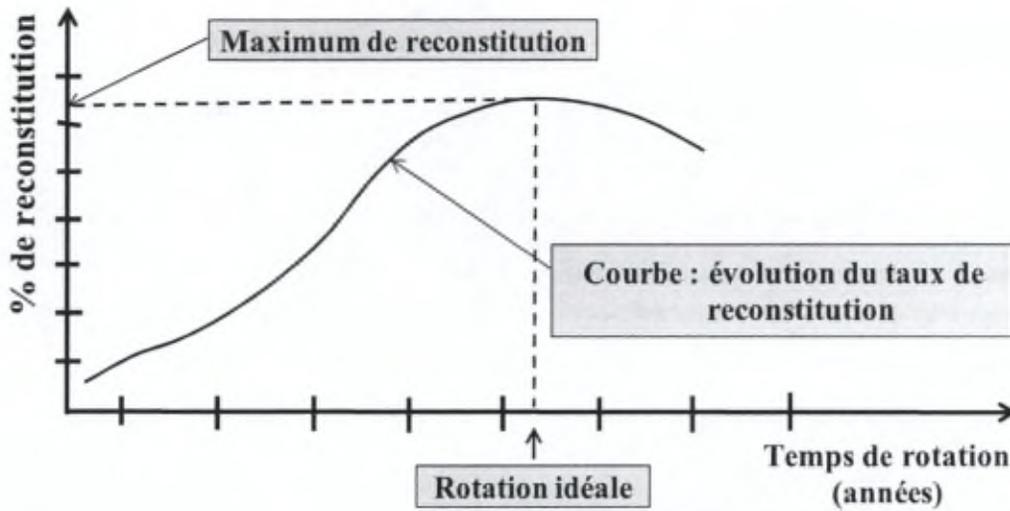


Figure 5.2 Exemple d'une courbe d'évolution du taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables.

L'évaluation de ce taux nécessite de connaître la distribution des individus dans les différentes classes de diamètre inférieures au DME : ce sont eux, en effet, qui alimentent la classe exploitable année après année, compte-tenu de leur vitesse moyenne de croissance et de leur probabilité de survie. Comme notre étude a été réalisée en conditions de non exploitation, il n'a pas été possible de mesurer le taux de dégâts dû à l'exploitation (Δ). Nous avons utilisé la valeur minimale indiquée dans la littérature pour les arbres des forêts denses d'Afrique centrale, soit 7 % (Esteve, 2001).

Le temps de passage T pour faire passer tous les individus d'une classe à un diamètre supérieur au DME doit aussi être estimé. Ce temps dépend essentiellement, pour une espèce, de la vitesse de croissance des arbres d'avenir (accroissement annuel de diamètre). Il est obtenu par la formule suivante :

$$T = \frac{DME - D_{bi}}{AAM} \quad [5.4]$$

DME = diamètre minimum d'exploitabilité ; D_{bi} = diamètre de la borne inférieure de la classe de diamètre considérée ; AAM = accroissement annuel moyen sur le diamètre.

Nous avons fait des simulations qui permettent d'augmenter le taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables, en faisant varier certains paramètres, notamment le DME, la durée de rotation et le taux de prélèvement.

5.3 Résultats

5.3.1 Caractéristiques structurales : Densité, surface terrière et volume

Au total 422 individus de *P. elata* ≥ 10 cm dhp, parmi lesquels 297 individus ≥ 60 cm dhp (soit 70,4 % du total), ont été inventoriés pour l'ensemble des parcelles lors de la première campagne de mesure en 2007. Le tableau 5.1 donne la densité, la surface terrière moyenne à l'hectare et le volume moyen à l'hectare calculés pour les deux campagnes de mesure effectuées. Les paramètres n'ont pas évolués entre les deux années d'observation (2007 et 2009).

Tableau 5.1 Quelques caractéristiques de la structure des populations de *P. elata* dans la forêt étudiée : densité, surface terrière et volume sur pied.

Superficie (ha)	Catégorie (dhp)	D (N ind./ha)		G (m ² /ha)		V (m ³ /ha)	
		2007	2009	2007	2009	2007	2009
268	≥ 10 cm	1,6	1,6	0,92	0,92	9,9	9,9
	≥ 60 cm	1,1	1,1	0,86	0,86	9,3	9,3

5.3.2 Caractéristiques démographiques

Le tableau 5.2 donne les valeurs obtenues pour la mortalité, le recrutement et l'accroissement diamétrique. La figure 5.3 montre la distribution diamétrique des arbres ≥ 10 cm dhp en 2009 : les arbres morts et les arbres recrutés par classe de diamètre, et les arbres déjà présents dans la classe de diamètre. Au total 421 arbres vivants ≥ 10 cm dhp dont 4 arbres recrutés au niveau de la classe 10-20 cm dhp.

Tableau 5.2 Caractéristiques de la dynamique des populations de *P. elata* ≥ 10 cm dhp dans la forêt dense humide étudiée.

Paramètres	Effectif total	Valeur annuelle	Ecart-type
Nombre d'individus	422	-	-
Mortalité α	5	0,6 %	-
Recrutement \hat{r}	4	0,47 %	-
Accroissement Δd	-	0,42 cm	0,14

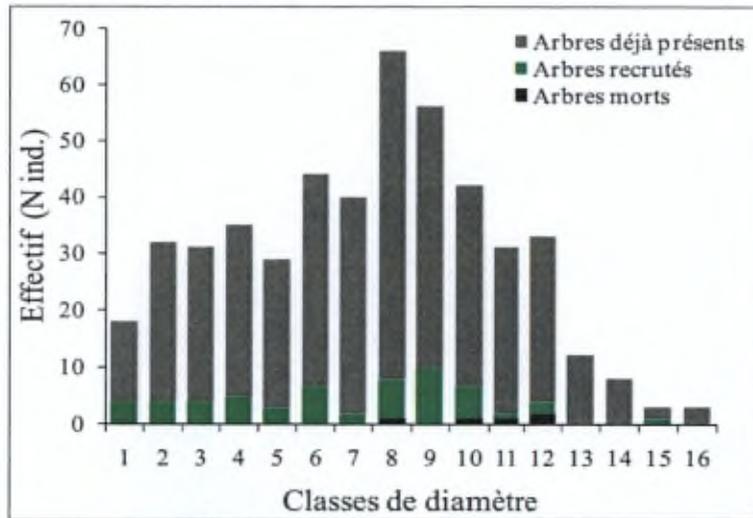


Figure 5.3 Distribution diamétrique des arbres de *P. elata* ≥ 10 cm dhp lors de la deuxième campagne de mesure (2009) : arbres morts et recrutés par classe de diamètre et arbres déjà présents dans la classe. N = nombre.

La figure 5.4 présente la distribution des accroissements moyens annuels et les taux de mortalité annuels par classe de diamètre. Environ 26 % des arbres ont un accroissement moyen proche de 0,40 cm. La classe de diamètre 50-60 cm dhp est celle qui connaît l'accroissement moyen annuel le plus élevé, soit 0,57 cm. Les arbres ≥ 100 cm dhp sont ceux qui présentent le plus faible accroissement moyen annuel en diamètre, soit 0,29 cm. Cet accroissement moyen annuel est très significativement différent entre les classes de diamètre (test non paramétrique de Kruskal-Wallis = 196,7 ; $p = 2,2 \cdot 10^{-16}$).

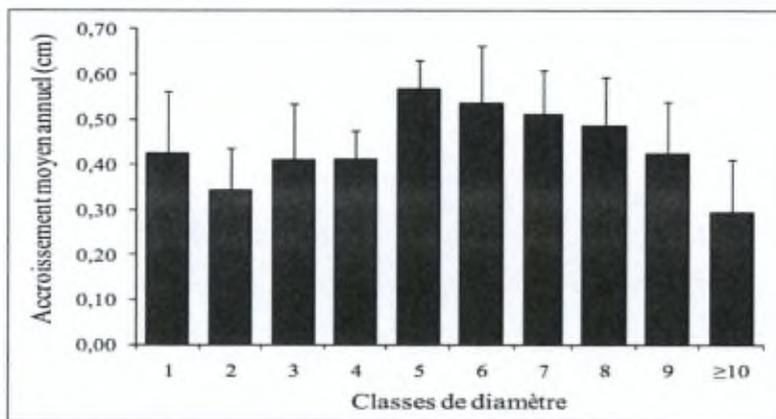


Figure 5.4 Distribution des accroissements moyens annuels en diamètre par classes de diamètre des arbres de *P. elata* ≥ 10 cm dhp dans la forêt étudiée. Barres d'erreur : écart-type.

Le taux de mortalité annuel par classes de diamètre est présenté dans la figure 5.5. La mortalité augmente à partir de la classe 100-110 cm dhp (2,9 %), elle atteint le taux le plus élevé au niveau de la classe 120-130 cm dhp (6,9 %).

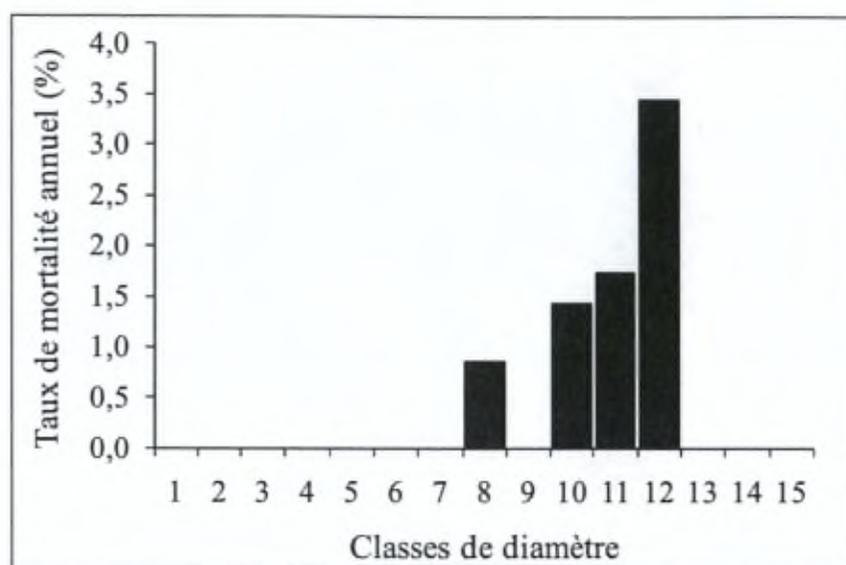


Figure 5.5 Taux (%) de mortalité annuel des arbres par classes de diamètre.

5.3.3 Simulation de la croissance des arbres

Afin de prendre en compte le constat fait par Gourlet-Fleury (2000) à Paracou, en Guyane française, selon lequel la croissance de *Manilkara bidentata* (A.DC.) spp. (Miq.) Pennington *surinamensis*, comme celle de beaucoup d'autres espèces d'arbres tropicaux, varie suivant le diamètre, nous avons regroupé les classes de diamètre en quatre catégories permettant d'avoir un effectif suffisant par groupe et dont les moyennes des accroissements moyens annuels en diamètre des classes ne diffèrent pas significativement. Sur chaque catégorie de diamètre définie (10 – 50 ; 50 – 80 ; 80 – 90 ; ≥ 100 cm), un modèle de simulation de croissance des arbres (accroissement diamétrique) a été appliqué. Quatre valeurs de croissance propres à chaque catégorie de diamètre ont été utilisées : de C_1 (faible) à C_4 (forte), soit au total 20 valeurs de croissance (tableau 5.3). Les quatre valeurs d'une catégorie donnée correspondent aux quartiles c'est-à-dire les valeurs qui séparent la population d'arbres de la catégorie de diamètre choisie en quatre sous-populations égales. Les valeurs seuils sont Q_{min} , $Q_{25\%}$, $Q_{50\%}$, $Q_{75\%}$ et Q_{max} (figure 5.6).

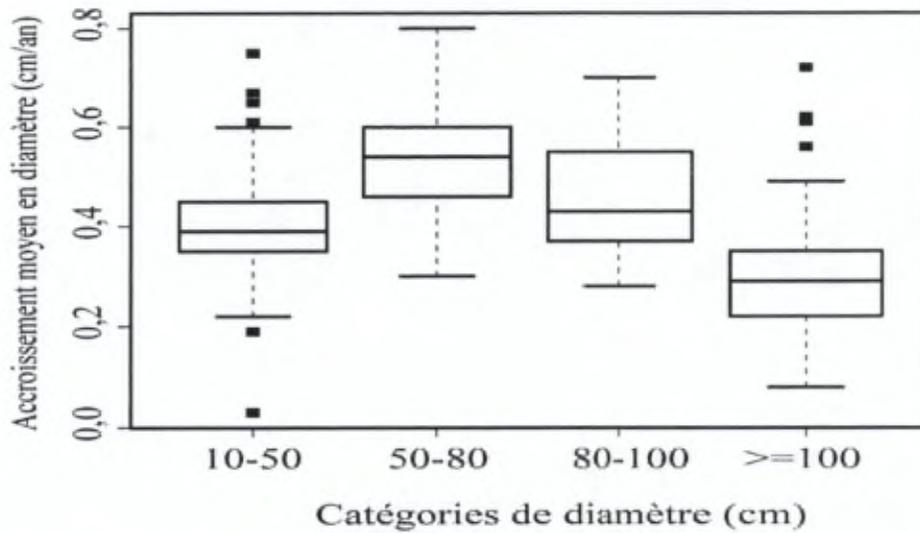


Figure 5.6 Dispersion des valeurs d'accroissement moyen annuel en diamètre (Δd) pour les quatre catégories de diamètre considérées. La barre basse du quartile indique l'accroissement minimal (Q_{min}) ; la barre basse de la boîte représente $Q_{25\%}$; la barre à l'intérieur de la boîte le $Q_{50\%}$; la barre haute de la boîte le $Q_{75\%}$ et la barre haute du quartile l'accroissement maximal (Q_{max}). Les arbres représentés par les points en dehors du quartile ne sont pas pris en compte.

Tableau 5.3 Croissance par catégorie de diamètre, suivant différents scénarios. C_1 , croissance minimale (Q_{min}), basée sur le minimum observé ; C_2 , croissance plutôt faible ($C_2 = C_1 + (C_4 - C_1)/3$) représente $Q_{25\%}$; C_3 , croissance plutôt forte ($C_3 = C_1 + 2(C_4 - C_1)/3$) représente $Q_{75\%}$; $C_4 =$ croissance maximale, basée sur le maximum observé (Q_{max}).

Classe de diamètre (cm)	Effectif	C1	C2	C3	C4
10 - 50	95	0,22	0,35	0,47	0,60
50 - 80	101	0,30	0,47	0,63	0,80
80 - 100	103	0,28	0,42	0,56	0,70
>= 100	108	0,08	0,22	0,35	0,49

Exemple : dans le cas du scénario le plus optimiste de croissance de *P. elata*, un arbre mesurant, au temps $t = 0$, 10 cm dhp a 25 % de chance d'avoir un accroissement annuel compris entre 0,22 cm et 0,35 cm, 50 % de chance d'avoir un accroissement annuel compris entre 0,35 cm et 0,47 cm et 25 % de chance d'avoir un accroissement annuel compris 0,47 cm et 0,60 cm. Si on considère la chance d'avoir toujours une croissance maximale, cet arbre de 10 cm dhp aura une croissance de 0,60 cm/an jusqu'à atteindre 50

cm, au bout de 67 ans. Une fois passé dans la catégorie de 50-80 cm, la croissance sera plutôt de 0,80 cm/an jusqu'à atteindre 80 cm au bout de 37,5 nouvelles années, ensuite 0,70 cm/an pour atteindre 100 cm au bout de 28,5 nouvelles années, et enfin 0,49 cm/an jusqu'à sa mort. Selon ce scénario, cet arbre atteindra le diamètre exploitable de 60 cm au bout de 79 ans et de 90 cm (cf. point sur le taux de reconstitution) au bout de 118,5 ans.

5.3.3 Taux de reconstitution de l'effectif exploitable

Le taux de reconstitution a été calculé avec la vitesse de croissance en diamètre de l'espèce, son taux de mortalité, et l'hypothèse faite sur le taux de dégâts liés à l'exploitation. Nous présentons trois scénarios d'exploitation : (i) DME de 60 cm dhp et taux de prélèvement de 100 % ; (ii) DME de 60 cm et taux de prélèvement de 75 % ; (iii) DME de 90 cm et taux de prélèvement de 75 % (figure 5.7).

Compte-tenu de la structure diamétrique de l'espèce étudiée sur le site de Yoko, nous avons calculé qu'au bout de 25 à 30 ans après l'exploitation, les effectifs exploitables ne seraient reconstitués qu'à hauteur de 9 % à 10 % si on extrait 100 % de tiges exploitables \geq 60 cm dhp et 31 % pour les deux périodes (25 et 30 ans) si on exploite 75 % de tiges exploitables (figure 5.7). Ces taux sont faibles, le diamètre actuel d'exploitabilité de *P. elata* ne permet donc pas de reconstituer 50 % du stock exploitable initialement. Une possibilité s'offre en remontant le DME à 90 cm dhp et en réduisant le taux d'extraction des tiges exploitables à 75 % pour obtenir un taux de reconstitution de 55 %. Ainsi, dans la région d'étude, le diamètre de 90 cm peut être considéré comme le DME de *P. elata* pour avoir donné un taux de reconstitution acceptable.

Au bout de la durée de rotation (30 ans), l'effectif d'arbres est de 246 dont 88 arbres exploitables \geq 90 cm dhp, soit 35,6 % de la population totale au début de première rotation.

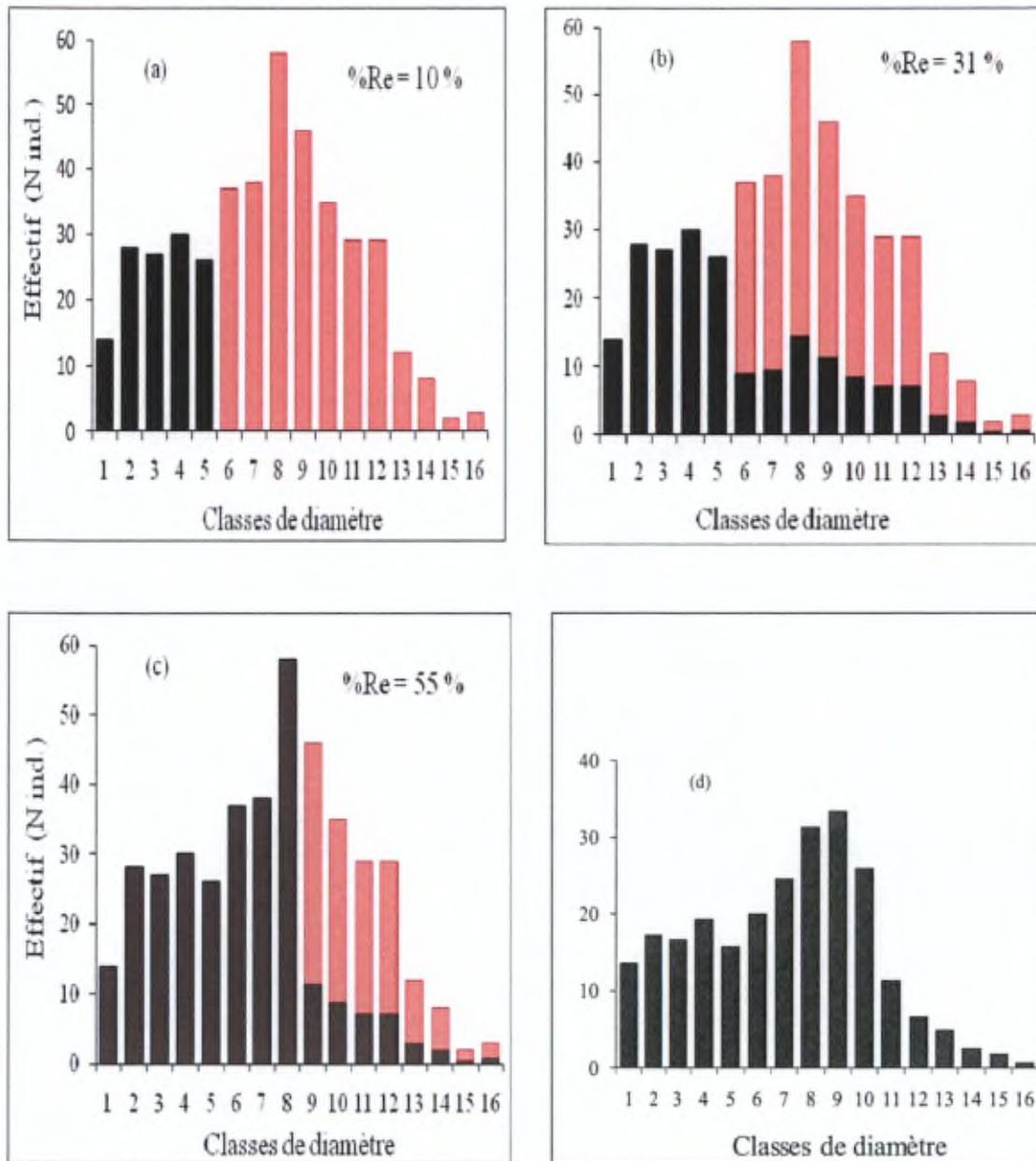


Figure 5.7 Evolution de *P. elata* face à l'exploitation : structure diamétrique et taux de reconstitution. (a) et (b) situation actuelle pour DME 60 cm et taux d'extraction respectivement de 100 % et de 75 % ; (c) nouvelle proposition pour DME 90 cm et taux d'extraction de 75 % ; (d) structure diamétrique de la population d'arbres au bout de la durée de rotation (30 ans). En rose : ce qui est extrait par l'exploitation ; en noir : ce qui reste après exploitation.

Chapitre 5. Simulation de l'évolution de *P. elata* après une exploitation

Le tableau 5.4 donne les différentes estimations du taux de reconstitution en fonction de l'année considérée. Trois scénarios de croissance des arbres ont été considérés : (i) une croissance des arbres réellement observée au niveau de chaque classe de diamètre ; (ii) une croissance minimale des arbres pour chaque catégorie de diamètre ; (iii) une croissance maximale des arbres pour chaque catégorie de diamètre (cf. tableau 5.4). Pour une durée de rotation de 60 ans, *P. elata* a un taux de reconstitution de 60 % si on extrait 75 % d'effectif d'arbres ≥ 90 cm dhp, et 62 % si on considère que les arbres ont une croissance maximale au niveau de toutes les catégories de diamètre.

Tableau 5.4 Taux de reconstitution des effectifs exploitables (% des effectifs initiaux) de l'espèce *P. elata* en fonction de l'année de rotation et de la croissance considérée. Taux de mortalité $\alpha = 0,6$ %. DME = diamètre minimum d'exploitabilité.

DME (cm)	Prélèvement	Croissance	Année							
			5	10	15	20	25	30	35	40
60	100%	observée	2	4	6	8	9	10	12	13
		minamale	1	2	3	3	4	4	4	4
		maximale	4	6	7	8	8	8	8	7
	75%	observée	26	28	29	30	31	31	32	32
		minamale	25	26	26	26	25	25	25	24
		maximale	28	29	29	29	28	27	26	25
70	100%	observée	3	6	9	11	13	15	17	18
		minamale	2	4	5	7	8	9	9	10
		maximale	5	9	12	15	16	17	17	17
	75%	observée	28	30	32	33	35	36	37	38
		minamale	26	27	28	29	29	29	30	30
		maximale	28	32	34	35	35	36	35	34
80	100%	observée	4	8	11	14	17	20	22	24
		minamale	2	4	7	8	10	12	13	14
		maximale	5	10	15	19	22	25	26	27
	75%	observée	28	31	34	36	38	40	42	43
		minamale	27	28	29	30	32	32	33	34
		maximale	29	33	37	40	42	43	44	44
90	100%	observée	8	14	20	26	30	34	38	41
		minamale	4	8	12	15	18	21	23	26
		maximale	9	17	24	30	35	40	44	47
	75%	observée	32	38	43	48	52	55	58	60
		minamale	29	32	35	37	40	42	44	45
		maximale	33	39	45	50	54	58	60	62

5.3.4 Durée de la rotation

La figure 5.8 complète le tableau 5.4 en présentant les courbes de reconstitution de *P. elata* en fonction de la durée de rotation pour les forêts de la zone étudiée. Les courbes représentent les différents taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables, aux taux d'extraction de 100 % et 75 %, pour les deux valeurs de DME : le DME 60 cm fixé par l'administration forestière et celui de 90 cm proposé dans le cadre du présent travail. Pour un taux de mortalité annuel de 0,6 %, le taux de reconstitution maximal le plus élevé est obtenu avec une rotation de 90 ans ($\%Re = 69\%$) pour le DME 90 cm dhp et le taux d'extraction de 75 %. Pour la même durée de rotation et le même DME, le taux maximal de reconstitution, pour une extraction des tiges exploitables de 100 %, est 56 %. Au-delà de 90 ans, l'estimation du taux de reconstitution du stock d'arbres exploitables à la rotation suivante baisse jusqu'à environ 30 % au bout de 300 ans. Notons que pour le DME 60 cm, les pourcentages de reconstitution maximaux sont plus bas, 31 % au bout de 30 ans pour 75 % d'extraction, 20 % au bout de 120 ans pour 100 % d'extraction.

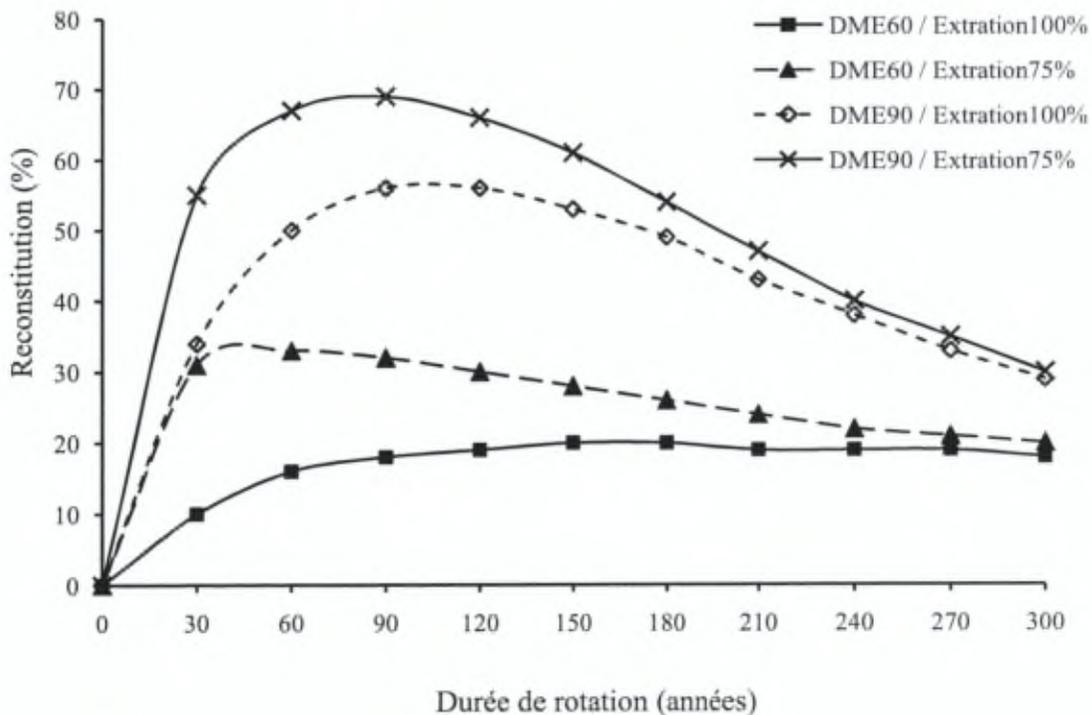


Figure 5.8 Courbes de reconstitution de l'effectif exploitable de *P. elata* dans les forêts de Yoko à Kisangani en RDC, en fonction de la durée de rotation, avec un taux de mortalité de 0,6 %. Les DME considérés sont 60 cm et 90 cm et les taux d'extraction 100 % et 75 %.

Les courbes de reconstitution de *P. elata* dans la forêt de Yoko montrent donc une allure croissante, passant par un maximum, puis décroissante. Au-delà de 300 ans, les effectifs peuvent s'effondrer complètement.

5.4 Discussion

L'aménagement forestier consiste à définir et mettre en œuvre des règles de gestion des populations d'arbres en vue de satisfaire à certains objectifs (maintien à vie de l'espèce, rentabilité économique à long terme de l'exploitation). La première étape pour la production du bois est le calcul de la possibilité qu'offre la forêt en termes de ressource exploitable et cela, à travers l'inventaire et le suivi des arbres qui permet une analyse démographique complète (cf. les études de Hartshorn, 1972 in Hartshorn, 1975 sur *pentacletra macrophylla*, de Clark & Clark, 1987 sur *Dypterix panamensis*, et de Debroux, 1998 et Doucet & Kouadio, 2007 sur *Baillonella toxisperma* (moabi), par exemple).

L'inventaire complet des individus de *P. elata* ≥ 10 cm dhp dans les forêts étudiées, a indiqué une densité moyenne de 1,6 pied/ha, une surface terrière de 0,92 m²/ha et un volume moyen de 9,9 m³/ha. Ces valeurs sont proches de celles trouvées par Louis & Fouarge (1947) à Yangambi. A Yangambi (localité située à environ 100 km à l'Ouest du site de Yoko), l'inventaire complet de *P. elata* ≥ 10 cm dhp dans une parcelle de 273 ha a donné une densité de 1,8 pied/ha, une surface terrière moyenne de 0,62 m²/ha et un volume moyen de 11,7 m³/ha.

En République Démocratique du Congo, comme dans la majorité des pays de la sous-région, le DME et la périodicité de coupe ont souvent été fixés par l'administration forestière. Dans la plupart des cas, la fixation de ces paramètres a été fait de façon empirique, c'est-à-dire en ne prenant pas en compte la structure diamétrique de l'espèce ni les paramètres de sa dynamique de population. Actuellement, la plupart des administrations forestières d'Afrique centrale se contentent d'utiliser des valeurs moyennes fournies pour certaines espèces (Esteve, 2001), à savoir un taux de mortalité annuel de 1 % et un taux de dégâts dû à l'exploitation de 7 – 10 %. Pourtant, ces paramètres peuvent varier suivant les conditions environnementales de la zone d'exploitation et suivant les espèces. Ainsi, nous avons estimé pour *Pericopsis elata*, un taux de mortalité annuel de 0,6 % dans la forêt de Yoko tandis que pour *Millettia laurentii* (le wengé) un taux annuel de 2,8 % a été estimé dans les forêts de Maï-Ndombe en province du Bandundu (Boyemba *et al.*, 2010). Il arrive donc que les prescriptions ne soient pas compatibles avec la dynamique

naturelle des espèces forestières concernées. Selon la loi Camerounaise, *Baillonella toxisperma* est exploitée au DME de 100 cm dhp et la durée de rotation dans les concessions forestières est fixée à 30 ans. Doucet & Kouadio (2007), en reprenant les études de Debroux (1998) sur cette espèce, ont trouvé des taux de reconstitution différents dans chacune des UFA étudiées, respectivement 37 % et 61 %, suggérant un DME trop faible dans la première concession. Cette fixation empirique des règles d'exploitation n'est pas propre à l'Afrique centrale. Au Bénin par exemple, le plan d'aménagement de la forêt classée de Pénésoulou située dans la province de Bassila, prévoyait une rotation de 10 ans (Prf, 1998 in Sokpon *et al.*, 2006) tandis que des études dans la même province estiment que la rotation devrait être fixée à 22 ans sur la base de la structure diamétrique et de la dynamique des espèces forestières présentes (Sokpon & Biaou, 2002).

Nos résultats montrent que les règles d'exploitation adoptées par l'administration forestière posent problème pour *P. elata*. Un DME unique de 60 cm ne permet pas d'assurer le maintien des populations à des niveaux de reconstitution acceptables. Le taux de reconstitution dans ce cas ne serait que de 10 % à 31 % d'arbres exploitables au bout de 30 ans, au taux de prélèvement de 100 % à 75 %. Ce faible taux peut concerner d'autres espèces fortement exploitées en RDC. Citons à titre d'exemple *Millettia laurentii* qui connaît, malgré une structure diamétrique en J inversé (indicateur de bonne régénération), ne reconstituerait son stock exploitable qu'à hauteur de 15 % à 26 % (Boyemba *et al.*, 2010).

En ce qui concerne *P. elata*, nous montrons qu'en remontant le DME à 90 cm dhp et en réduisant le taux d'extraction des tiges exploitables à 75 % (laissant ainsi 25 % des tiges \geq 90 cm dhp comme semenciers), un taux de reconstitution acceptable, soit 55 %, pourrait être atteint. Ce taux peut encore augmenter jusqu'à 67 % si on allonge la durée de rotation à 60 ans. *P. elata* montre une structure diamétrique en cloche, et cette mesure de pourvoir remonter le DME permet d'épargner les classes de diamètre médianes où la vitesse de croissance devient maximale (tableau 5.3). Cette approche rejoint donc celle de Gayot & Sist (2004). Pour ces auteurs, une solution pour conserver des cycles de rotation de 30 ans en Amazonie brésilienne serait d'augmenter le DME de *Manilkara huberi* pour concentrer l'exploitation sur deux ou trois classes de diamètre. Cela réduirait l'exploitation des plus petits arbres exploitables, susceptibles d'atteindre un diamètre commercial à la rotation suivante.

Les courbes de reconstitution de *P. elata* dans la forêt de Yoko montrent une allure croissante, passant par un maximum, puis fortement décroissante. Cette décroissance est liée au recrutement : concrètement, si le recrutement des arbres dans les classes de diamètre ne compense pas la mortalité, les effectifs s'effondrent. Forni (1997) qui a étudié la régénération de *P. elata* dans une forêt inexploitée du Sud-Est du Cameroun, a indiqué de faibles niveaux de recrutement et de régénération de l'espèce sous canopée dense. Ce déficit de recrutement constitue un sérieux problème pour la gestion durable de l'espèce.

Conclusion

Pericopsis elata est une espèce d'arbre de forêt tropicale très exploitée dans toute son aire de répartition en Afrique de l'Ouest et Centrale. L'étude de sa dynamique de population est indispensable pour orienter son exploitation dans le cadre de l'aménagement des forêts de la région. Les mesures à prendre pour la gestion ou l'exploitation durable de toute espèce doivent avoir une base écologique. Chaque espèce présente des caractéristiques écologiques propres qui déterminent sa capacité de se régénérer après exploitation. Ces caractéristiques écologiques peuvent être différentes, pour une même espèce, en fonction des zones forestières. Ainsi, une exploitation basée sur un diamètre minimum d'exploitabilité (DME) unique pour toutes les zones d'exploitation et une durée de rotation fixe peut jouer un rôle dans la survie de l'espèce. La présente étude, menée en forêt naturelle non exploitée de Yoko à Kisangani (République Démocratique du Congo), a permis de mesurer les paramètres démographiques de la population des arbres ≥ 10 cm dhp et d'analyser l'évolution de *P. elata* en fonction de différents scénarios d'exploitation. Elle a déterminé, en plus de sa mortalité annuelle de 0,6 % et de son accroissement diamétrique annuel de 0,42 cm (Ecart-type = 0,14), la reconstitution de stock d'arbres exploitables à la suite d'un prélèvement. Nous avons estimé qu'après exploitation forestière extensive (exploitation à faible impact), seuls 10 % à 31 % des arbres exploitables pourraient être récupérés dans un délai de 25 à 30 ans, ce qui n'est pas compatible avec le maintien à long terme de la population de *P. elata* dans la région étudiée.

Nous recommandons donc que des mesures appropriées soient prises, basées principalement sur l'augmentation du diamètre minimum d'exploitabilité à 90 cm, la réduction du taux d'extraction à 75 %, l'allongement de la durée de rotation à 60 à 90 ans et le renforcement des activités favorisant sa régénération.

IV. DISCUSSION GENERALE

Introduction

Pericopsis elata est connue depuis longtemps pour avoir une répartition spatiale agrégée à l'échelle locale (Louis & Fouarge, 1947 ; Louppe *et al.*, 2008). Nous avons cherché à mettre en évidence les facteurs explicatifs de cette répartition. Celle-ci semble résulter d'une combinaison de plusieurs facteurs externes (facteurs environnementaux en particulier la lumière et les conditions édaphiques) et internes (mode de dispersion des diaspores).

Notre discussion portera sur les trois points suivants : (i) les facteurs déterminants de l'agrégation de *P. elata* : lumière, conditions édaphiques et dispersion des diaspores. (ii) le rôle des perturbations comme moteur de la régénération chez *P. elata*. (iii) et enfin, quelques pistes de réflexion pour la gestion de *P. elata*.

IV.1 Pourquoi interpréter la répartition spatiale d'une espèce ?

Le fonctionnement de l'écosystème forestier dépend fortement de la structure verticale et horizontale des arbres qui le composent (Goreaud, 2000 ; Condit *et al.*, 2000). Ainsi, l'analyse de la répartition spatiale (structure horizontale) d'une population, c'est-à-dire de l'organisation des arbres dans l'espace est d'un intérêt capital en écologie : la répartition spatiale détermine en particulier l'environnement local autour de chaque arbre (les voisins ainsi que l'habitat) et par conséquent les limites de ses conditions d'installation.

IV. 1.1 La répartition spatiale de *P. elata* est-elle particulière ?

Plusieurs auteurs ont étudié la répartition spatiale des arbres en forêt tropicale (entre autres Hubbell, 1979 ; Collinet, 1997 ; He *et al.*, 1997 ; Condit *et al.*, 2000 ; Traissac, 2003). Les espèces étudiées sont souvent les plus communes ou ayant une densité minimum nécessaire aux analyses spatiales (environ 1 pied/ha et plus). Toutes les études mettent en évidence une prédominance des espèces à répartition spatiale agrégée (au moins 50 % des espèces étudiées), alors que les répartitions régulières sont soit inexistantes soit rares.

Les modèles tentant d'expliquer la répartition spatiale des espèces d'arbres de forêt tropicale font intervenir des mécanismes spatiaux comme les perturbations (Schupp *et al.*, 1989 ; Whitmore, 1989 ; Molino & Sabatier, 2001) ou des facteurs biotiques densité- ou

IV. Discussion générale

distance-dépendants comme dans le modèle proposé par Jansen (1970) et Connell (1971) (Clark & Clark, 1984 ; Condit *et al.*, 1992). Selon Jansen (1970) et Connell (1971) les prédateurs et les parasites sont les principaux agents de mortalité des graines et des plantules en milieu tropical. Ces facteurs entraîneraient une mortalité plus élevée des graines et des plantules près des semenciers. Ainsi, le recrutement de plantules, fonction de la densité de graines, de la probabilité de survie et de la distance à l'arbre parent n'est attendu qu'à une certaine distance de l'arbre parent. On peut donc observer une répartition de moins en moins agrégée des stades de vie les plus jeunes aux stades les plus âgés.

La répartition spatiale de *P. elata* n'est pas bien expliquée par ce modèle de Jansen et Connell qui prédit une répartition aléatoire ou du moins une mise à distance de plus en plus marquée des individus de la même espèce. Dans les conditions naturelles de son installation à Yoko, les semis (1 à 10 cm dhp) ne sont pas regroupés autour des semenciers (arbres ≥ 30 cm dhp), ils sont d'ailleurs répartis de manière indépendante de ces derniers. Certaines autres espèces tropicales présentent une répartition spatiale particulière contradictoire au modèle proposé par Jansen et Connell. Nous citons, à titre d'exemple, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinioïdeae) dans la forêt littorale guyanaise (Collinet, 1997).

IV.1.2 Paramètres du milieu et agrégation des espèces

La répartition spatiale d'une espèce résulte d'un compromis entre ses besoins et les différentes ressources disponibles dans le milieu, que ce soit l'eau, les nutriments dans le sol, la lumière, etc. Les résultats obtenus dans ce travail, s'ils ne permettent pas de tester et de vérifier les interactions entre les différents paramètres impliqués dans la répartition spatiale des espèces, permettent cependant d'améliorer la compréhension des influences du milieu sur cette répartition.

L'étude comparative des paramètres structuraux et floristiques entre les peuplements des zones sans *P. elata* et les peuplements des zones présentant des densités contrastées en *P. elata* met en évidence l'influence de la lumière sur la répartition spatiale de *P. elata*. *P. elata* se régénère en densité forte (5 à 20 pieds/ha et plus) dans des trouées de grande taille (1 ha et plus). Les ouvertures de la canopée, basées sur l'abattage systématique des arbres qui bloquent la lumière au sol et pratiquées dans les peuplements et autour de semenciers de *P. elata*, ont aussi favorisé l'installation de *P. elata* en population dense (la population est passée de 1,2 pied ≥ 10 cm dhp par hectare à 6,2 pieds à environ 60 ans).

La lumière ne semble pas être le seul facteur limitant la répartition spatiale de *P. elata*. L'influence des facteurs édaphiques et topographiques a été aussi mise en évidence. A l'échelle locale, *P. elata* préfère les sols argileux, avec de faibles teneurs en aluminium échangeable et plutôt riches en phosphore assimilable. L'effet « altitude » et « pente » est lié plutôt au sol : les sols argileux sur lesquels *P. elata* s'est installée en populations denses couvrent les faibles altitudes au niveau de la parcelle étudiée (parcelle de Yoko). Cette espèce se développe préférentiellement sur les faibles pentes (0-10 %) de terre ferme.

L'analyse de la régularité de la fructification met en évidence le « mast fruiting » comme le type de fructification de *P. elata*. Les fructifications massives interviennent dans l'intervalle de deux ans ou plus ; il faudrait un suivi de fructification sur plusieurs (au moins deux cycles de fructification massive) pour déterminer l'intervalle de temps exact entre deux fructifications massives. La distance de dispersion des diaspores est aussi un facteur qui contribue à la mise en place de l'agrégation de *P. elata*. L'espèce disperse 86,2 % de ses fruits dans les 50 premiers mètres du tronc du semencier.

Plusieurs études illustrent les effets de différents facteurs environnementaux sur la répartition spatiale des espèces. Certaines études résument parfois l'habitat des espèces à un ou deux facteurs seulement. Par exemple, Potts *et al.* (2004) étudient la structure d'habitat en se limitant à la seule répartition altitudinale des espèces. Tandis que, Webb & Peart (2000), Harms *et al.* (2001), Gunatilleke *et al.* (2006) se contentent d'un découpage topographique pour définir l'habitat des espèces. D'autres études par contre explorent plusieurs facteurs du milieu pour caractériser l'habitat des espèces. Citons, à titre d'exemple d'exemple, le travail de Hall *et al.* (2004) qui illustrent les corrélations entre la répartition spatiale des *Entandrophragma spp.*, les paramètres physico-chimiques du sol et les caractéristiques topographiques.

Pour la plupart de ces études, c'est sans doute avant tout le besoin en lumière, au moins pour l'installation et les premiers stades de croissance, qui explique le fait que la présence d'une espèce au tempérament héliophile comme *Pericopsis elata* est liée aux perturbations. Niiyama *et al.* (1999) ont ainsi observé une corrélation positive de la répartition spatiale de 3 espèces héliophiles avec celle des chablis.

De nombreuses espèces d'arbres peuvent être inféodées à un habitat pour des conditions édaphiques ou topographiques particulières (Ashton, 1964 ; Ashton & Hall, 1992 ; Richards, 1996 ; Yamada *et al.*, 2005), et d'autres non (Hubbell & Foster, 1986). Hall *et*

IV. Discussion générale

al., 2004 ont conclu que *Entandrophragma angolense*, *E. candollei* et *E. cylindricum* étaient toutes associées à des zones de faibles teneurs en phosphore assimilable (0 – 5 mg/kg de sol). Tandis que, *E. angolense* et *E. cylindricum* étaient associés à des sites de pH relativement élevé (pH 4 – 4,5). *E. candollei* a été trouvé plutôt sur des sols très acides (pH < 4). Aucune corrélation n'a été détectée entre les propriétés du sol et la répartition spatiale d'*E. utile*. *E. cylindricum* a été la seule espèce à afficher une corrélation avec l'aluminium échangeable (Al^{3+}).

Plusieurs études montrent le lien entre la nutrition phosphorée et l'héliophilie (Raaimakers *et al.*, 1995 ; Raaimakers & Lambers, 1996 ; Morneau, 2007) : les espèces héliophiles tireraient plus facilement parti du phosphore assimilable qu'elles restitueraient plus vite par leurs feuilles dont les teneurs en phosphore (et en azote) sont importantes. Selon Morel (1996) et Baize (2000), la capacité d'un sol à fixer le phosphore est d'autant plus élevée que l'horizon étudié est riche en argile. Pour les zones à densités contrastées en *P. elata* étudiées, les sols de la zone à densité forte de *P. elata* sont argileux et contiennent des teneurs en phosphore plus élevées.

La corrélation entre les différents paramètres du milieu et la répartition spatiale des espèces a également été observée ailleurs, en forêt tropicale comme en forêt tempérée. A Paracou (Guyane française), Morneau (2007) observe que les espèces tolérantes à l'ombrage se trouvent plutôt sur des sols plus secs que les espèces héliophiles. Niinemets & Valladares (2006) ont fait les mêmes observations en forêt tempérée de l'hémisphère Nord : ils mettent en évidence une corrélation négative entre la tolérance à l'ombrage et à l'eau du sol pour les espèces poussant plutôt à la lumière (pionnières, héliophiles).

Le mode de dispersion des diaspores est le mécanisme qui permet ou facilite l'accès de *P. elata* à des zones perturbées. Lorsque les zones favorables sont fragmentées, la dispersion à longue distance serait nécessaire à leur colonisation et permettrait la mise en place de structures agrégées de taille variable suivant la taille des zones favorables (ici les perturbations). *P. elata* disperse ses diaspores jusqu'à 100 m du tronc du semencier, mais 86,2 % de ces fruits sont disséminés à courte distance, soit dans les 50 premiers mètres. Ceci permet à l'espèce d'assurer une répartition spatiale agrégée pour toutes tailles de perturbations supérieures à celle de la couronne du semencier et qui permettent à la lumière d'atteindre le sol. Hubbell (1979) a étudié l'effet de la dispersion des graines sur l'agrégation des individus et observe une agrégation plus importante plutôt pour les

espèces dispersées à courte distance, soit 20 – 50 m du tronc du semencier (dispersion par les mammifères).

La dispersion à longue distance et l'exigence en lumière sont des caractéristiques courantes des espèces à fruits ailés (ou graines ailées). La formation d'agrégats et la présence de densités locales fortes sont assez souvent observées pour les espèces structurantes ou communes héliophiles anémochores des forêts tropicales (Schnell, 1976 ; Collinet, 1997 ; Condit *et al.*, 2000).

IV.2 Les perturbations importantes sont le moteur de la régénération de *P. elata*

Plusieurs auteurs ont déjà fait des observations sur la régénération naturelle de *P. elata* : Louis & Fouarge (1947) dans les forêts denses de Yangambi, Hawthorne (1995) dans les forêts denses ghanéennes, Forni (1997) dans les forêts denses camerounaises. Ils ont tous fait le même constat : cette espèce ne se régénère pas sous canopée dense, et la densité en jeunes tiges est faible. Ceci peut s'expliquer par la faible taille des chablis naturels dont la superficie est inférieure ou égale à 1700 m². Cette superficie correspond à une perturbation que peut créer la chute d'un arbre d'environ 40 m de hauteur. Notre analyse de la répartition spatiale de *P. elata* est cohérente avec les observations de Schnell (1976) qui relie la forte densité des espèces héliophiles anémochores dans les forêts tropicales africaines à l'importance des actions anthropiques dans ces forêts. *P. elata* disperse plus de 80 % de ses fruits à courte distance et environ 1 % seulement arrive à 100 m de la base du semencier. Les perturbations qui auraient permis à *P. elata* de s'installer en densité forte dans la forêt de Yoko, sont de taille plus grande (1 ha et plus) que celle de chablis naturels. Ceci fait donc penser à une perturbation créée suite à une présence ou action humaine, par exemple, écartant ainsi l'hypothèse de tempêtes ou de tornades qui sont rares voire inexistantes dans cette région.

IV.2.1 Conséquences sur la diversité végétale

La cause des différences de structure, de richesse et de diversité floristique entre les peuplements présentant des densités contrastées en *P. elata*, proviendrait avant tout de l'origine de perturbation. La taille de l'agrégat et par conséquent celle de perturbation est plus importante dans le peuplement à densité élevée en *P. elata* (1 ha et plus), ce qui laisse penser à une action humaine à l'origine. Il n'existe pas de différence significative entre le

IV. Discussion générale

peuplement non supposé intact, sans *P. elata* et le peuplement moyennement perturbé, à densité de *P. elata* faible (1 à 2 pieds/ha). Par contre, les perturbations qui auraient favorisé l'installation de *P. elata* en population dense ont aussi entraîné la diminution de la richesse spécifique.

En forêt tropicale, la principale cause de perturbation est bien entendu la chute des arbres liée le plus souvent au vent, mais d'autres facteurs plus exceptionnels comme les incendies, les sécheresses, les maladies ou l'attaque de ravageurs, sont également susceptibles d'agir (Cordonnier, 2004 ; Morneau, 2007). L'analyse de la répartition spatiale des densités de *P. elata* à Yoko a mis en évidence le rôle moteur de la perturbation de grande taille comme facteur explicatif de la différence de densités de *P. elata* entre les peuplements. La présence ainsi que l'abondance des espèces pionnières héliophiles dans les peuplements à densité élevée de *P. elata* marque les perturbations de grande taille dans cette zone. La présence ou l'action très ancienne de l'homme peut être à l'origine de ces perturbations. Rappelons qu'avant les constructions des routes et chemins de fer par les colonisateurs belges, il y a environ 1 siècle, les populations locales vivaient dans les forêts. Les signes de leur présence sont encore visibles aujourd'hui. On peut observer dans les forêts de la région la présence de grandes étendues de forêts dominées par des espèces pionnières et héliophiles à durée de vie longue (plusieurs décennies voire centaines d'années, comme *Petersianthus macrocarpus*, *Pericopsis elata*,...), des marantacées, des rotins, etc. Ceci permet donc de relativiser le statut de « forêt non perturbée » qu'est censé avoir Yoko.

IV.2.2 Interventions sylvicoles

La recherche en foresterie tropicale date de la fin du 19^{ème} siècle avec l'action de premiers sylviculteurs dans les forêts de teck du Myanmar (Dupuy, 1998). Face à la complexité des peuplements naturels en forêt dense humide, plusieurs méthodes sylvicoles se sont développées en Afrique et portent l'accent, suivant les objectifs, soit sur les plantations, soit sur la régénération assistée. On distingue d'abord les méthodes qui visent à enrichir le peuplement initial par plantations d'espèces de valeur commerciale : sous le couvert (méthode de Martineau), en layons (méthode du Layon) ou en placeaux (méthode du Blanc-étoc) (Aubreville, 1947 ; Maudoux, 1958). Ces techniques furent appliquées principalement en Côte d'Ivoire et en République Démocratique du Congo (les plantations de *Pericopsis elata* et autres espèces commerciales à Yangambi). D'autre part, on distingue

des méthodes qui cherchent à stimuler la régénération naturelle des espèces commerciales : le *Tropical Shelterwood System* au Nigeria, l'Amélioration des Peuplements Naturels en Côte d'Ivoire et le *Selection System* au Ghana (Debroux, 1998). Toutes ces méthodes sylvicoles découlent de l'expérience des forestiers anglais dans les forêts à Diptérocarpacées du Sud-Est asiatique, riches en espèces commerciales héliophiles et en régénération naturelle pré-existante. Leur transposition vers les forêts africaines s'est avérée cependant compliquée, en raison de leur complexité, de leur coût excessif et de leurs résultats mitigés (Taylor, 1954 ; Barnard, 1955 ; Parren, 1991).

Plusieurs auteurs retracent l'évolution de la sylviculture tropicale (Bertault, 1986 ; Whitmore, 1990 ; Schmidt, 1991 ; Grieser Johns, 1997 ; Dupuy, 1998) et décrivent d'autres systèmes fondés sur la régénération naturelle. Les chercheurs de l'INEAC (Institut National d'Etudes Agronomiques au Congo) se sont inspirés de ces méthodes pour favoriser la régénération naturelle de *P. elata* à Yangambi. Leur expérimentation démontre l'impact très positif des éclaircies sur la régénération de *P. elata* et constitue une méthode à recommander pour toutes les espèces commerciales héliophiles qui afficheraient de déficit de régénération. Le système préconise des interventions sylvicoles dans les peuplements, parmi lesquelles figurent généralement l'inventaire et le suivi de la régénération, le délianage, l'éclaircie au profit des espèces commerciales (de manière systématique ou sélective). Les éclaircies favorisent non seulement la régénération des espèces, mais aussi la croissance des arbres préexistants. Pour ses expérimentations sylvicoles en Côte d'Ivoire, Maitre (1991) estime que les éclaircies peuvent entraîner une accélération de 50 à 100 % de la croissance en diamètre des tiges d'avenir des espèces commerciales. La vitesse de croissance diamétrique de *P. elata* dans les conditions naturelles à Yoko (0,42 cm/ha) ne permet pas un recrutement suffisant des effectifs dans les classes de diamètre, ce qui explique l'allure de la courbe de reconstitution croissante jusqu'à un maximum, puis décroissante.

IV.3 Pistes de réflexion pour une gestion responsable de *P. elata*

Une gestion forestière responsable est un concept créé suite à la conférence de Rio en 1992 par certaines ONG, notamment le FSC (*Forest Stewardship Council*). Cette ONG milite pour que l'exploitation actuelle des ressources forestières en général, et du bois en particulier, puisse tenir compte des générations futures (la durabilité de l'exploitation). *P. elata* est très exploitée pour le bois d'œuvre. Son exploitation est à la base de la diminution

IV. Discussion générale

de ses populations dans les pays de son aire de répartition en Afrique de l'Ouest. Il est illusoire de vouloir stopper net l'exploitation de son bois très demandé sur le marché tant national qu'international. Cependant, des règles appropriées de gestion peuvent être mises en œuvre pour l'espèce.

Une gestion appropriée implique que l'exploitation forestière en particulier puisse tenir compte de l'écologie de l'espèce concernée. *P. elata* est une espèce héliophile (Swaine & Whitmore, 1988 ; Kyereh *et al.*, 1999) dont l'installation dépend de perturbations. Elle a tendance à se développer en populations denses sur les sols argileux contenant de faibles teneurs en aluminium échangeable et plutôt riches en phosphore assimilable. Par ailleurs, l'effet positif des éclaircies comme celles qui ont été pratiquées à Yangambi, montre que l'espèce exige des perturbations de grande taille. On peut donc recommander, si le but est de permettre à *P. elata* de s'étendre, des ouvertures fortes du milieu, c'est-à-dire des éclaircies dont l'étendue est de taille supérieure à celle des chablis naturels. Il faut faire en sorte que le gradient de lumière soit profondément modifié (Nebel *et al.*, 2001d) dans le peuplement et autour de semenciers, et que les surfaces touchées ou perturbées puissent se situer dans la gamme supérieure de celles affectées naturellement par les chablis (cf. Durrieu de Madron, 1994). Il est alors fort probable que la communauté végétale à la prochaine rotation sera très différente floristiquement de celle existant avant exploitation. Pour réconcilier la régénération de *P. elata* et le maintien de la diversité au sein du peuplement, nous recommandons au gestionnaire le compartimentage de la forêt. Selon Dutrève *et al.* (2001), l'idéal des gestionnaires doit être celui d'une relation d'équilibre entre habitats et diversité spécifique.

Une gestion bénéfique et viable implique que le mode d'exploitation de la ressource soit économiquement profitable à long terme à tous les acteurs impliqués (populations locales, travailleurs, gestionnaire forestier, gouvernement), sans pour autant porter atteinte à l'intégrité de la ressource. Elle incite donc les acteurs à s'orienter vers le maintien de la ressource et par conséquent vers le respect d'un plan de gestion à long terme. Une préoccupation majeure concerne le temps nécessaire au renouvellement de la ressource et de l'effectif exploitable qui sera présent lors du prochain passage en coupe. L'analyse des effets de l'exploitation et de la simulation de l'évolution de *P. elata* après l'exploitation, permet de dégager quelques pistes.

La plupart des recommandations d'aménagement des forêts tropicales prévoient soit de rehausser les diamètres d'exploitation des espèces commerciales (Doucet & Kouadio, 2007), soit d'allonger la durée de rotation, soit de pratiquer des éclaircies. Cependant, force est de constater que ces mesures ne sont pas souvent appliquées et par conséquent ne permettent pas de résoudre le problème du maintien de la ressource. Les échecs peuvent être dus au manque de régénération naturelle pré-existante, à l'irrégularité des fructifications, mais le plus souvent, ce sont des motifs économiques (complexité, main d'œuvre et coût des opérations) ou les aléas du contexte institutionnel qui sont en cause. Actuellement, une infime proportion des forêts denses africaines jouit d'un aménagement qui laisse espérer une production soutenue de bois d'œuvre. En RDC, par exemple, l'activité forestière se résume à une simple extraction, régie par des diamètres légaux d'exploitabilité qui ne permettent manifestement pas le renouvellement des effectifs abattus.

Ces échecs montrent que seules des recommandations simples (Doucet, 2003) et des techniques peu coûteuses ont une chance d'être appliquées. Par conséquent, l'évolution actuelle, au moins pour les forêts africaines, tend vers une simplification des systèmes sylvicoles, c'est-à-dire une réduction des opérations en dehors de l'exploitation elle-même. On conçoit que l'aménagement des forêts naturelles doit être souple et que l'exploitation constitue la principale, voire la seule intervention sylvicole envisageable. A ce titre, il est fondamental de déterminer les différents paramètres de cette exploitation en fonction de deux objectifs : (i) réduire son impact sur le peuplement total ; (ii) permettre aux espèces exploitées de reconstituer une partie suffisante de leur effectif exploitable initial dans le délai d'une rotation. Selon Gayot & Sist (2004), l'impact de l'exploitation varie considérablement d'une espèce à l'autre selon les propres caractéristiques écologiques de chacune. Une étude fine de la capacité de reconstitution des populations doit être faite, et cela pour chaque espèce, en se basant sur les données réelles de terrain.



V. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Les différents résultats obtenus au cours de cette étude permettent, d'une part, d'améliorer les connaissances sur l'écologie de *P. elata*, une espèce importante de la forêt tropicale humide africaine et, d'autre part, d'apporter des éléments de réponses aux questions concernant sa gestion sylvicole.

V.1 Pratiquer des ouvertures de la canopée

Deux chapitres (chapitre 1 et chapitre 2) ont été consacrés au caractère héliophile de l'espèce et ont mis en évidence que les perturbations de grande taille sont le moteur principal de la dynamique de *P. elata* à l'échelle locale. Le chapitre 1 a permis de confirmer, par une analyse comparative des paramètres structuraux et floristiques entre les peuplements à *P. elata* et leurs voisins sans *P. elata*, que *P. elata* est un marqueur de perturbations importantes, elle a besoin de trouées de grande taille pour se régénérer et s'installer en forte densité (5 à plus de 20 pieds/ha). Il apparaît que les perturbations qui ont favorisé l'installation de *P. elata* en population dense ont aussi modifié de manière négative la richesse et la composition floristique des peuplements préexistants.

Le chapitre 2 a mis en évidence l'effet des éclaircies pratiquées autour des semenciers de *P. elata* sur la régénération et la structure de la population. Au bout d'environ 60 ans, la densité moyenne de la parcelle expérimentale de Yangambi est passée de 1,2 pied/ha à 6,2 pieds/ha de *P. elata* \geq 10 cm dhp. Les jeunes arbres $<$ 10 cm dhp représentent actuellement jusqu'à 45,6 % (soit une moyenne de 5,2 pieds/ha) de la population totale de *P. elata* à Yangambi. Ces résultats sont encourageants et indiquent que des interventions ciblées sur des arbres voisins se trouvant dans le rayon de dispersion des diaspores de *P. elata* et qui empêcheraient la lumière d'atteindre le sol pourraient être une mesure d'éclaircies à préconiser.

Le chapitre 4 met en évidence la stratégie d'occupation de l'espace développée par *P. elata*. Elle commence à fructifier de manière précoce, au diamètre inférieur ou égal à 20 cm dhp, et elle atteint jusqu'à 55 % des arbres fructifiés dans la classe 30-40 cm. Cette classe de diamètre (30-40 cm) peut donc être considérée comme un seuil à partir duquel *P. elata* peut être considérée comme un semencier. Les arbres appartenant à cette classe

V. Conclusion générale et perspectives

peuvent être considérés parmi les semenciers autour desquels des pratiques d'éclaircies sont envisagées. *P. elata* disperse ses fruits jusqu'à 100 m du semencier, ce qui lui permet d'atteindre des endroits favorables à son installation. Environ 86,2 % des fruits sont dispersés dans les 50 premiers mètres et permettent à *P. elata* de conquérir suffisamment le milieu dans lequel il s'est installé. Le rayon de 50 à 100 m du semencier peut donc être considéré comme le rayon dans lequel les éclaircies peuvent être pratiquées.

V.2 Choix du type de sol

Certains facteurs du sol sont apparus limitants pour *P. elata* (chapitre 3). Deux niveaux d'analyse ont été considérés : les caractéristiques topographiques et les éléments texturaux et physico-chimiques du sol. A l'échelle locale, la densité de *P. elata* est corrélée négativement avec l'altitude et la pente. *P. elata* préfère les sols argileux, avec de faibles teneurs en aluminium échangeable et plutôt riches en phosphore assimilable. Ces résultats indiquent que les interactions entre sol et lumière jouent sur la répartition spatiale de *P. elata*. Les gestionnaires doivent donc tenir compte du type de sol dans le choix des endroits où ils envisagent de pratiquer des éclaircies.

V.3 Définir de nouvelles normes d'exploitation

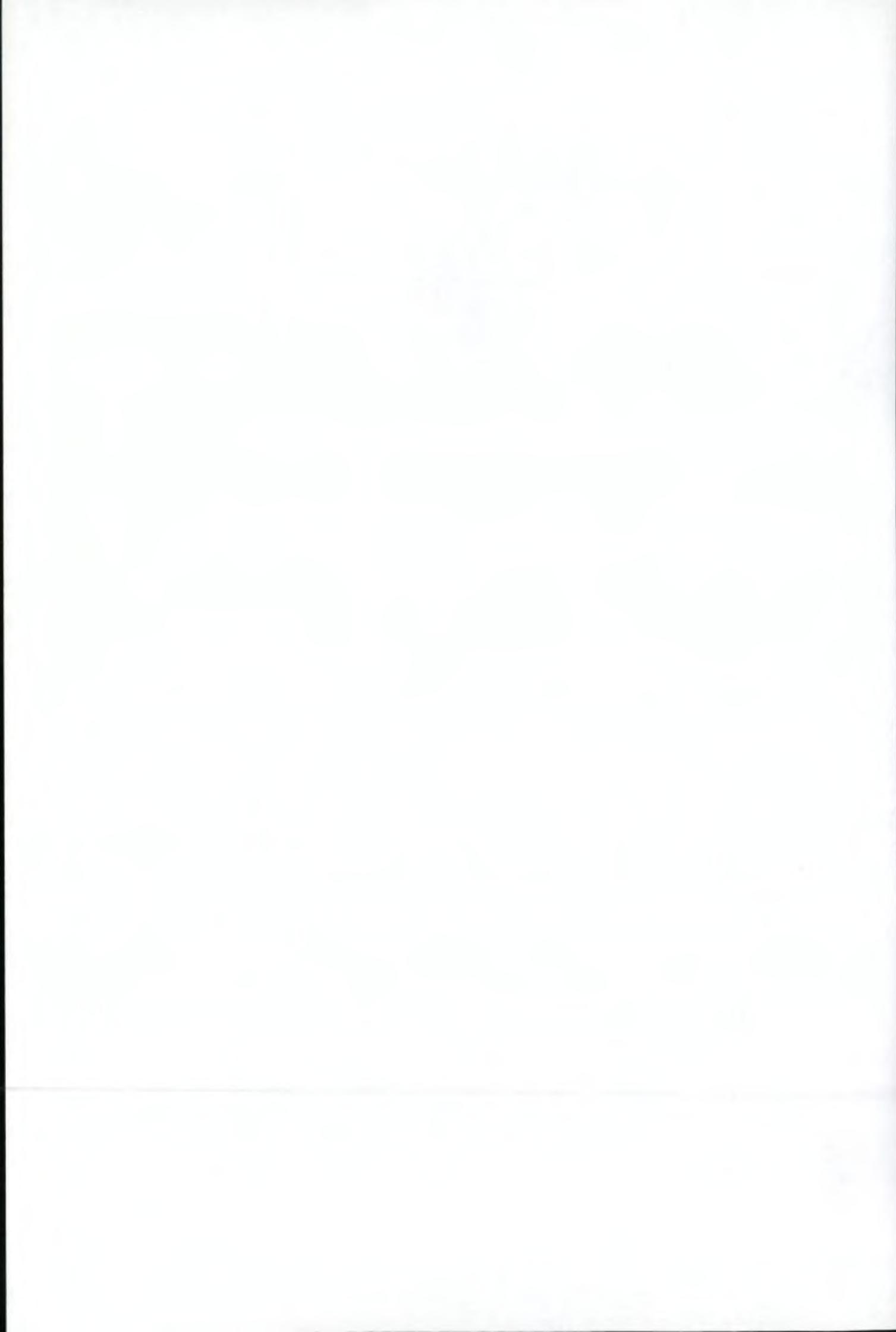
Les simulations de l'évolution de *P. elata* face à l'exploitation (chapitre 5) ont montré la vulnérabilité de cette espèce. Le taux de reconstitution des effectifs exploitables de *P. elata* n'atteint jamais 100 %, quelle que soit la durée de rotation considérée. Pour une durée de rotation de 30 ans et un diamètre minimum d'exploitabilité de 60 cm, le taux de reconstitution est faible (10 à 31 %). Ces résultats indiquent clairement que les normes d'exploitation actuelles ne permettent pas d'assurer à long terme le maintien des populations de *P. elata*. Nous suggérons l'adoption d'un diamètre minimum d'exploitabilité de 90 cm dhp et d'un taux de prélèvement de 75 %, pour espérer atteindre un taux de reconstitution de 55 % seulement en trente ans.

Enfin, cette étude montre l'intérêt des études ciblées sur une espèce et son environnement, pour comprendre sa dynamique spatiale et en déduire des règles spécifiques de sylviculture. L'exemple de *P. elata* permet d'alimenter des réflexions plus générales sur la dynamique des écosystèmes tropicaux. Pour des espèces ayant une dynamique spatiale liée à la lumière, à l'occurrence de perturbations, et à l'anémochorie, ces résultats constituent une base pour la compréhension du fonctionnement des forêts tropicales humides. Une étude plus généralisée des facteurs de régénération et de répartition spatiale des espèces

V. Conclusion générale et perspectives

d'arbres de forêt tropicale, pourrait apporter des éléments nouveaux et pertinents pour la connaissance générale du fonctionnement de ces écosystèmes, que pour leur gestion plus responsable.

Par rapport à *P. elata*, d'autres études peuvent également être menées pour améliorer davantage les connaissances sur son autécologie. Citons à titre d'exemple, une étude de détermination du diamètre de production des graines viables, qui renforcerait le choix des semenciers. Un suivi de fructification sur plusieurs années est aussi à envisager pour déterminer l'intervalle exact ou nombre d'années entre deux fructifications massives.



Références bibliographiques

- Ackerly D.D., 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164: S165-S184.
- Aké Assi L., 1988. Espèces rares et en voie d'extinction de la flore de la Côte d'Ivoire. In : Goldblatt P. & Lowry P.P. (Eds). *Modern systematic studies in African Botany. Proc Eleventh Plenary Meeting AETFAT, Missouri Botanic Garden, June 1985. Missouri Botanic Garden, Missouri.*
- Alexandre D.Y., 1980. Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 34 : 335-359.
- Ampofo S.T., 1972. The problem of natural regeneration of *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen in Ghana. *Journal of Agricultural Science* 5: 241-245.
- Ashton P.M.S., Gunatilleke C.V.S. & Gunatilleke I.A.U.N, 1995. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 263-179.
- Ashton P.S. & Brunig E.F., 1975. The variation of tropical moist forest in relation to environmental factors and its relevance to land-use planning. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst-und Holzwirtschaft* 109: 59-86.
- Ashton P.S. & Hall P., 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology* 80: 459-481.
- Ashton P.S., 1964. Ecological studies in the mixed Dipterocarp forests of Brunei state. *Oxford Forestry Memoirs* 25: 1-75.
- ATIBT, 2001. Etude sur le plan pratique d'aménagement des forêts naturelles de production tropicales africaines. Application au cas de l'Afrique centrale. Premier volet : Production forestière. Paris, France, Atibt, 91 p.
- ATIBT, 2006. Statistiques. La lettre de l'ATIBT 24, 19-32.
- Aubreville A., 1938. La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale Française. Académie des Sciences coloniales, Annales IX, Paris, 244 p.
- Aubreville A., 1947. La régénération naturelle et l'enrichissement de la forêt équatoriale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 4 : 26-30.

Références bibliographiques

- Aubréville A., 1959. L'érosion sous forêt et érosion en pays déforesté dans la zone tropicale humide. *Bois et Forêts des Tropiques*, 68 : 3-14.
- Augspurger C.K., 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65(6): 1705-1712.
- Bahuchet S. & Joiris V., 1993. Afrique équatoriale. In: Bahuchet S. & De Maret P. (Eds). Situation des populations indigènes des forêts denses humides. Rapport UE. DG XI, CNRS/ULB, 389-448.
- Baillie I.C., Ashton P.S., Court M.N., Anderson J.A.R., Fitzpatrick E.A. & Tinsley J., 1987. Site characteristics and the distribution of tree species in mixed dipterocarp forest on tertiary sediments in central Sarawak, Malaysia. *Journal of Ecology* 3: 201-220.
- Baize D., 2000. Guide des analyses en pédologie. Techniques et Pratiques. INRA, Paris, 254 p.
- Baraloto C., Morneau F., Bonal D., Blanc L. & Ferry B., 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four Neotropical tree genera. *Ecology* 88(2): 478-489.
- Barnard R.C., 1955. Recruitment, survival and growth of timber-tree seedlings in natural tropical rain forest. *The Malayan Forester* XIX(3): 156-161.
- Basnet K., 1992. Effect of topography on the pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excels*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica* 24: 31-42.
- Batisse M., 1992. Developing and focusing the biosphere reserve concept. *Nature and Resources*, 12: 2-11.
- Bayol N. & Borie J.M., 2004. Itinéraires techniques d'aménagement des forêts de production en Afrique centrale. *Bois et Forêts des Tropiques*, 281 (3) : 35-49.
- Bernier G., Kinet J.M. & Sachs R.M., 1981. The physiology of flowering, Vol. I. The initiation of flowers, Vol. II. Transition to reproductive growth. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Inc.
- Bertault J.-G., 1986. Etude de l'effet d'interventions sylvicoles sur la régénération naturelle au sein d'un périmètre expérimental d'aménagement en forêt dense humide de Côte d'Ivoire. Thèse de doctorat, Université de Nancy, 254 p.
- Besag J., 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *Journal of the royal statistical society*, B 39: 193-195.

- Bibani Mbarga R., Jonkers W.B.J. & Essama Etoudi J., 1998. Phénologie de 86 essences productrices de bois d'œuvre de la forêt dense humide sempervirente du Sud-Cameroun. Résultats préliminaires. Séminaire Forafri de Libreville, Gabon, 12-16 octobre 1998, 16 p.
- Blanc L., 1998. Les formations végétales du Parc National de Cat Tien (Viêt-nam) : caractérisation structurale et floristique, étude de la régénération naturelle et de la dynamique successionale. Thèse, Université Claude Bernard – Lyon I, France, 207 p.
- Bouchon J., 1979. Structure des peuplements forestiers. *Annales Sciences Forestières*, 36 : 175-209.
- Boyemba F.B., 2006. Diversité et regeneration des essences forestières exploitées dans les forêts des environs de Kisangani (RDC). Mémoire DEA, Université Libre de Bruxelles, 101 p.
- Boyemba F.B., Menga P., Mortier F., Gourlet-Fleury S., Bayol N. & Nasi R., 2010. Ecology of two important commercial species of DRC *Millettia laurentii* and *Pericopsis elata* : implication for management. International Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, Bali, Indonesia.
- Boyle T.J.B. & Sayer J.A., 1995. Measuring, monitoring and conserving biodiversity in managed tropical forest. *Commonwealth Forestry Review*, 74 (1): 20-25.
- Brady N.C., 1990. The nature and properties of soils, Tenth edition. Macmillan Publishing, New York, New York, USA.
- Bray R.H. & Kurtz L.T., 1954. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59: 39-45.
- Bruand A., 1986. Contribution à l'étude de la dynamique de l'espace poral. Utilisation des courbes de retrait et des courbes de rétention d'eau. *Science Sol* 24(4) : 351-362.
- Bruand A., 1990. Improved prediction of water-retention properties of clayey soils by pedological stratification. *Journal Soil Sciences* 41: 491-497.
- Bunyavejchewin S., LaFrankie J.V., Baker P.J., Kanzaki M., Ashton P.S. & Yamakura T., 2003. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *Forest Ecology and Management* 175: 87-101.
- Cahen L., 1954. Géologie du Congo belge. Liège : H. Vaillant-Carmanne s.a., 557 p.

Références bibliographiques

- Calembert J., 1995. Gestion des sols en régions chaudes (contribution au cours de pédologie tropicale). Gembloux, Belgique, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques, 28 p.
- Canham C.D., 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.
- Chapman C.A., Chapman L.J., Kaufman L. & Zanne A.E., 1999. Potential causes of arrested succession in Kibale National Park, Uganda: growth and mortality of seedlings. *African Journal Ecology* 37: 81-92.
- Chauvet N. & Olivier L., 1993. La biodiversité, enjeu planétaire. Préserver notre patrimoine génétique. Ed. Sang de la Terre, France, 416 p.
- Chave J., Muller-Landau H.C. & Levin S.A., 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159(1): 1-23.
- Chen J. & Bradshaw G.A., 1999. Forest structure in space: a case study of an old growth spruce-fir forest in Changbaishan Natural Reserve, PR China. *Forest Ecology and Management*, 120: 219-233.
- Chen Z-S., Hsieh C-F., Jiang F-Y., Hsieh T-H. & Sun I-F., 1997. Relations of soil properties to topography and végétation in a subtropical rain forest in southern Taiwan. *Plant Ecology* 132(2): 229-241.
- Clark D.A. & Clark D.B., 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, 124(6): 769-788.
- Clark D.A. & Clark D.B., 1987. Population ecology and microhabitat distribution of *Dypteryx panamensis*, a neotropical rainforest emergent tree. *Biotropica* 19: 236-244.
- Clark D.B., 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12: 735-739.
- Clark D.B., Clark D.A. & Read J.M., 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a Neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Clark D.B., Palmer M.W. & Clark D.A., 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662-2675.
- Clement J., 1991. L'arbre, les espèces tropicales menacées : nature et importance des menaces, mesures conservatoires, France, ONF, Bulletin technique, 21 : 11-17.

- Collinet F., 1997. Essai de regroupements des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou – Guyane). Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon I, 203 p.
- Colwell R.K., 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0 User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Condit R., Ashton P.S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S.P., Foster R.B., Itoh A., LaFrankie J.V., Lee H.S., Losos E. *et al.*, 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288 : 1414-1418.
- Condit R., Hubbell S.P. & Foster R.B., 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist* 140(2): 261-286.
- Condit R., Sukumar R., Hubbell S.P. & Foster R.B., 1998. Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* 152 : 495-509.
- Connell J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests. In Den Boer P.J. & Graadwelle P.R. (Eds) *Dynamic of populations* pp 298-312. Wageningen. The Netherlands.
- Cordonnier T., 2004. Perturbations, diversité et permanence des structures dans les ecosystems forestiers. Thèse de doctorat, ENGREF, Paris, 228 p.
- Cornillon P.A., Guyader A., Husson F., Jegou N., Josse J., Kloareg M., Martzner-Lober E. & Rouviere L., 2008. *Statistiques avec R : Pratique de la statistique*. Presses Universitaires de Rennes, 257 p.
- Curtis J.T. & McIntosh R.P., 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
- De Heinzelin J., 1952. Sols, paléosols et désertifications anciennes dans le secteur nord-oriental du Bassin du Congo. Bruxelles : Publications INEAC., 168 p.
- De Wasseige C., Devers D., De Marcken P., Eba'A Atyi R., Nasi R. & Mayaux Ph. (Eds), 2009. *Les forêts du Bassin du Congo – Etat des forêts 2008*. Office des publications de l'union européenne, pp. 115 - 128.
- Debroux L., 1998. L'aménagement des forêts tropicales fondé sur la gestion des populations d'arbres : l'exemple du moabi (*Baillonella toxisperma* Pierre) dans la forêt du Dja, Cameroun, Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques, Gembloux, 283 p.

Références bibliographiques

- Debski I., Burslem D.F.R.P., Palmiotto P.A., LaFrankie J.V., Lee H.S. & Manokaran N., 2002. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: implications for abundance and coexistence. *Ecology* 83(7): 2005-2018.
- Di Gregorio A. & Jansen J.M., 2000. Land Cover Classification System (LCCS). Classification, concepts and user manual. FAO, Rome.
- Dickson B., Mathew P., Mickleburgh S., Oldfield S., Pouakouyou D. & Suter J., 2005. An assessment of the conservation status, management and regulation of the trade in *Pericopsis elata*. Fauna et Flora International, Cambridge, UK.
- Diggle P.J., 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London, 127 p.
- Doucet J.-L. & Kouadio Y.L., 2007. Le moabi, une espèce « phare » de l'exploitation forestière en Afrique centrale. *Parcs et Réserves*, volume 62 n°2 : 25-31.
- Doucet J.-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 323 p.
- Doucet J.-L., Delvingt W., Jean-Mart P. & Ntchandi Otimbo P.A., 2002. Pour une prise en compte pragmatique des aspects socio-environnementaux dans les plans d'aménagement forestiers. Faculté des sciences agronomiques de Gembloux-Wwf, 61 p.
- Doumenge C., 1990. Contribution à l'étude des structures de populations d'arbres des forêts d'Afrique centrale (Exemples du Gabon, Cameroun et Congo). Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 272 p.
- Doumenge C., Ndinga A., Fomete Nembot T., Tchanou Z., Micha Ondo V., Ona Nze N., Bourobou Bourobou H. & Ngoye A., 2003. Conservation de la biodiversité forestière en Afrique centrale Atlantique. II. Identification d'un réseau de sites critiques. *Bois et Forêts des Tropiques*, 276 (2) : 43-58.
- Dufrêne M., 2001. IndVal or how to identify indicator species of a sample typology? UCL/BIOL/ECOL – MRW/DGRNE/OFFN, 11 p.
- Dupuy B., 1998. Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine. Série FORAFRI/CIRAD, Document 4, 305 p.
- Durrieu De Madron L. & Forni E., 1997. Aménagement forestier dans l'Est du Cameroun : structure du peuplement et périodicité d'exploitation. *Bois et Forêts des Tropiques* 254 (4) : 39-50.

- Durrieu De Madron L., 1993. Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou – Guyane Française. Thèse de doctorat, ENGREF, 203 p.
- Durrieu De Madron L., 1994. Mortalité des arbres en forêt primaire de Guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 239 : 43-57.
- Dutrève B., Julliot C. & Brunaux O., 2001. Biodiversité et aménagement forestier en Guyane : approche méthodologique. *Bois et Forêts des Tropiques* 269(3) : 65-75.
- Duveiller G., Defourny P., Desclée B. & Mayaux P., 2008. Deforestation in Central Africa : Estimates at regional, national and landscape levels by advanced processing of systematically – distributed landsat extracts. *Remote Sensing of Environment*, 112: 1969–1981.
- Esteve J., 2001. Etude sur le plan pratique d'aménagement des forêts naturelles de production tropicales africaines. Volet I, Production forestière, ATIBT, Paris, 91 p.
- Evrard C., 1968. Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la Cuvette centrale congolaise. Publications INEAC, série scientifique 110, 295 p.
- Fahem A.K., 1978. Géologie, sols et végétation en République du Zaïre. Atlas de la République du Zaïre. Paris : édit. J.a. (IGN), 12-13, 20-21 et 22-23.
- FAO, 2006a. Évaluation des ressources forestières mondiales 2005 – Progrès vers la gestion forestière durable. Étude FAO forêts no 147. Rome (disponible à : <http://www.fao.org/docrep/009/a0400f/a0400f00.htm>).
- FAO, 2009. Situation des forêts du monde. FAO, Rome, 152 p. <http://www.fao.org>.
- Fargeot C., Forni E. & Nasi R., 2004. Réflexions sur l'aménagement des forêts de production dans le bassin du Congo. *Bois et Forêts des Tropiques* 281 (3) : 19-34.
- Favrillon V., 1995. Modèle matriciel déterministe en temps discret : application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humique (Guyane française). Thèse de doctorat, Université Claude Bernard-Lyon 1, 252 p.
- Florence J., 1981. Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 261 p.
- Forget P.M., 1988. Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, 245 p.

Références bibliographiques

- Forni E., 1997. Types de forêts dans l'Est du Cameroun et étude de la structure diamétrique de quelques essences. Mémoire de DEA, Faculté Universitaire de Gembloux, Belgique, 65 p.
- Gartlan S., Newbery D.M., Thomas D.W. & Waterman P.G., 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest reserve, Cameroon. *Vegetatio* 65: 131-148.
- Gautier-Hion A., Duplantier J.M., Quris R., Feer F., Sourd C., Decoux J.P., Dubost G., Emmonl S., Erard C., Hecketsweiler P., Moungaza I., Roussilhon C. & Tiiiolla Y.M., 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest Vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- Gavin D.G. & Peart D.R., 1997. Spatial structure and regeneration of *Tetramarista glabra* in peat swamp rain forest in Indonesian Borneo. *Plant Ecology* 131: 223-231.
- Gayot M. & Sist P., 2004. Vulnérabilité des espèces de *maçaranduba* face à l'exploitation en Amazonie brésilienne : nouvelles normes d'exploitation à définir. *Bois et Forêts des Tropiques* 280 (2) : 75-90.
- GEODATA, 1994. Grand atlas mondial. Paris, édit. Solar., 222 p.
- Girard J.C. & Sigala P., 1991. Les principales formations végétales. *Bois et Forêts des Tropiques* 229 : 15-22.
- Goreaud F., 2000. Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes. Thèse de doctorat en Sciences forestières, ENGREF, 362 p.
- Gourlet-Fleury S., 2000. Dispositif sylvicole expérimental de Paracou (Guyane française) : aperçu sur l'état de la dynamique des peuplements 13 ans après exploitation. Kourou (Guyane), France, Silvolab, 242 p.
- Greco J., 1979. La défense des sols contre l'érosion. Paris, France, Coll. La Maison Rustique, 180 p.
- Grieser Johns A., 1997. Timber production and biodiversity conservation in tropical rain forests. Cambridge University Press.
- Gunatilleke C.V.S., Gunatilleke I.A.U.N., Esufali S., Harms K.E., Ashton P.M.S., Burslem D.F.R.P. & Ashton P.S., 2006. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology* 22: 371-384.

- Hall J.B. & Swaine M.D., 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. Forest vegetation in Ghana. D.R.W. Junk, The Hague, Geobotany 1 : 383 p.
- Hall J.S., Harris D.J., Medjibe V. & Ashton P.M.S., 2003b. The effects of selective logging on forest structure and tree species composition in a Central African forest: implications for management of conservation areas. *Forest Ecology and Management* 183: 249-264.
- Hall J.S., McKenna J.J., Ashton P.M.S. & Grégoire T.G., 2004. Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecological Society of America, Ecology* 85(8): 2171-2183.
- Halle F., 2004. Architectures de Plantes. JPC Edition, 162 p.
- Hammer O., Harper D.A.T. & Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 p.
- Hardy O., 2009a. BiodivR 1.1. A program to compute indices of species diversity within sample and species similarity between samples using rarefaction principles to reduce sampling bias. <http://www.ulb.ac.be/sciences/ecoevol/biodivr.html>
- Hardy O., 2009b. Torocor 1.0 : A program to assess the association between spatially autocorrelated variables using torus-translation tests. <http://purl.oclc.org/net/torocor>
- Harms K.E., Condit R., Hubbel S.P. & Foster R., 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89: 947-959.
- Hartshorn G.S., 1975. A matrix model of tree population dynamics. In : Goley et Medina (Eds). *Tropical ecological systems : trends in terrestrial and aquatic research*. Springer Verlag, New-York, 41-51.
- Hartshorn G.S., 1972. The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant and *Styphnodendron excelsum* an occasional associate. Dr. Th., Univ. Seattle.
- Hawthorne W.D., 1995. Ecological profiles of Ghanaian forest trees. *Tropical Forestry Papers* 29. Oxford Forestry Institute, Oxford, UK.
- He F., Legendre P. & LaFrankie J.V., 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 8: 105-114.
- Heicketsweiler P., 1992. Phénologie et saisonnalité en Forêt Gabonaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, Ecosystèmes Forestiers Tropicaux, Vol. I et Vol. II, 414 p.

Références bibliographiques

- Herrera C.M., Jordano P., Guitián J. & Traveset A., 1998. Annual variability in seed production by woody plants and masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist*, 152: 576-594.
- Högberg P., 1986. Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa: a review. *Journal of Tropical Ecology* 2: 359-372.
- Högberg P., 1992. Root symbioses of trees in African dry tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 3: 393-400.
- Howe H.F. & Miriti M.N., 2004. When Seed Dispersal Matters. *BioScience* 54(7): 651-660.
- Howe H.F. & Smallwood J.H., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hubbell S.P. & Foster R.B., 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Cody M.L., Diamond L. (Eds). *Community ecology*. New York: Harper & Row. pp 314-329.
- Hubbell S.P., 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Hubbell S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Oxford, 375 p.
- Hubbell S.P., Foster R.B., O'Brian S.T., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S.J. & De Lao S., 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hurlbert S.H., 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- INS, 2009. *Bulletin des statistiques generales, 2^{ème} trimestre 2009*.
- Itoh A., 1995. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rain forest emergent species. *Journal of Tropical Ecology* 11: 517-527.
- IUCN, 2008. *2008 IUCN Red List of Threatened Species*. www.iucnredlist.org.
- Jamagne M., 1967. Bases et techniques d'une cartographie des sols. *Annales Agronomiques*, vol. 18, n° hors série, 142 p.
- Janzen D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104(940): 501-528.

- Janzen D.H., 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- Janzen D.H., 1978. Seeding patterns in tropical trees. In : Tomlinson PB, Zimmermann MH, Eds. *Tropical trees as living systems*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 83-128.
- Jesel S., 2005. Ecologie et dynamique de la régénération de *Dicorynia guianensis* (Caesalpiniaceae) dans une forêt guyanaise. Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 288 p.
- Johnson S., 2007. Actualités des forêts tropicales. Bulletin d'information de l'OIBT 15(1), 32 p.
- Johnston M.H., 1992. Soil-vegetation relationship in a tabonuco forest community in the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 8: 253-263.
- Jones M.M., Tuomisto H., Clark D.B. & Olivas P., 2006. Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology* 94 (1): 181-195.
- Kelly D. & Sork VL., 2002. Mast seedling in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- Kiama D. & Briske D.D., 2001. Shade tolerance and regeneration of some tree species of a tropical rain forest in Western Kenya. *Plant Ecology*. Vol. 156(2): 183-191.
- Kneitel J.M. & Chase J.M., 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69-80.
- Kombe F.B.M., 2004. Diagnostic de la fertilité des sols dans la cuvette centrale congolaise : cas des séries Yangambi et Yakonde. Thèse de doctorat, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 421 p.
- Köppen W., 1936. In: Köppen W. & Geiger R. (Eds). *Das geographische system der klimate*. Handbuch der klimatologie, Berlin.
- Kyereh B., Swaine M.D. & Thompson J., 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*, 87: 772-783.
- Laclavère G., 1978. Atlas de la République du Zaïre. Paris, édit. J.a. (IGN), 72 p.
- Laudelout H., 1990. La jachère forestière sous les tropiques humides. Chimay : Publication UCL., Unité des Eaux et Forêts, CRF., 85 p.

Références bibliographiques

- Lawrence D., 2003. The response of tropical tree seedlings to nutrient supply: meta-analysis for understanding a changing tropical landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 239-250.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. Publications INEAC., Série scientifique 63 : 89 p.
- Lebrun J., 1936. Répartition de la Forêt Equatoriale et des Formations Végétales Limitrophes. Ministère des Colonies, Publication de la Direction Générale de l'Agriculture et de l'Élevage, 7 place royale, Bruxelles.
- Lebrun J.-P. & STORK A.L., 2008. Tropical African Flowering Plants: Ecology and Distribution. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Vol. 4 – Fabaceae, 291 p.
- Lee P.C., 1967. Ecological studies on *Dryobalanops aromatica* Gaertn. Ph.Dr.Th., University Malaya.
- Leemans R., 1991. Canopy gaps and establishment pattern of spruce (*Picea abies*, L Karst) in two old-growth coniferous forest in central Sweden. *Vegetatio* 93: 157-165.
- Legendre P. & Legendre L., 1998. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling, 20, Elsevier Science B.V., Amsterdam, 853 p.
- Leigh E.G. & Loo De Lao S., 2000. Fisher's Alpha: measuring tree diversity. Center for Tropical Forest Science, 7-12.
- Leigh E.G., Davidar P., Dick C.W., Terborgh J., Puyravaud J.P., Ter Steege H. & Wright S.J., 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36(4): 447-473.
- Léonard E. & Oswald M., 1996. Une agriculture forestière sans forêt. Changements agro-climatiques et innovations paysannes en Côte d'Ivoire. *Natures – Sciences – Sociétés*, 1996, 4(3).
- Léonard J., 1953. Les forêts du Congo belge. *Les naturalistes belges*, tome XXXIV, n° 3-4, pp. 53-65.
- Letouzey R., 1982. Manuel de Botanique forestière. Afrique tropicale. Tome 1, Botanique générale, Centre Technique Forestier Tropical, Nogent s/Marne, 458 p.
- Loreau M., 2004. Does functional redundancy exist ? *Oikos* 104(3) : 606-611.
- Loubry D., 1993. Les paradoxes de l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff) : dissémination et parasitisme des graines avant dispersion chez un arbre anémochore de la forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48 : 353-363.

- Louis J. & Fouarge J., 1947. Essences forestières et bois du Congo. Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge, Bruxelles, Belgique.
- Louppe D., Oteng-Amoako A.A. & Brink M. (Eds), 2008. Ressources végétales de l'Afrique tropicale 7(1). Bois d'œuvre 1. [Traduction de : Plant Ressources of Tropical Africa 7(1). Timbers 1., 2008]. Fondation PROTA/Backuys Publishers/CTA, Wageningen, Pays-Bas, 785 p.
- Maitre H-F, 1991. Silvicultural interventions and their effects on forest dynamics and production in some rain forests of Côte d'Ivoire. In: Gomez-Pompa A. *et al.* (Eds). Rain forest regeneration and management. MAB Series vol. 6, UNESCO/The Parthenon Publishing Group, 383-392.
- Maudoux, 1958. Nouvelle technique d'enrichissement des forêts denses hétérogènes : la plantation par placeaux denses espacés. CCTA/CSA, Pointe Noire.
- Maury-Lechon G. & Poncy O., 1986. Dynamique forestière sur 6 hectares de forêt dense humide de Guyane française, à partir de quelques espèces de forêt primaire et de cicatrization. C.R. "Vertébrés et forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique", Paris, Décembre 1982, Mémoire Musée National d'Histoire Naturelle, Paris, série A, Zoologie, 132: 211-242.
- Mayaux P., Bartholome E., Fritz S. & Belward A., 2004. A new land-cover map of Africa for the year 2000. *Journal of Biogeography* 31: 861-877.
- Mbala S.M., 2007. République Démocratique du Congo. Intégrer les questions de genre dans le secteur forestier en Afrique. Rome, FAO : 65.
- MECNT, 2009. Exploitation de bois rond en République Démocratique du Congo. Rapport interne, Direction des forêts, Ministère de l'Environnement, Conservation de la Nature et Tourisme, 106 p.
- Minnemeyer S., 2002. An Analysis of Access into Central Africa's Rainforests. World Resources Institute, Washington DC, 20 p.
- Miyamoto K., Suzuki E., Kohyama T., Seino T., Mirmanto E. & Simbolon H., 2003. Habitat differentiation among tree species with small-scale variation of humus depth and topography in a tropical heath forest of Central Kalimantan, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 19(1): 43-54.
- Molino J.F. & Sabatier D., 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294: 1702-1704.
- Morel R., 1996. Les sols cultivés. 2^{ème} édition Tec et Doc., Lavoisier, 389 p.

Références bibliographiques

- Morley R.J., 2000. *Origin and Evolution of Tropical Rain Forests*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 362 p.
- Morneau F., 2007. Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). Thèse de doctorat, CIRAD-CNRS-INRA-ENGREF-UAG, 241 p.
- Muller-Landau H.C., 2002. Assessing recruitment limitation : concepts, methods and casestudies from a tropical forest. In D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti, (Eds), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CAB International, Oxfordshire, UK: 35-53.
- Nadjombe O., 1992. La déforestation par l'agriculture itinérante et les feux de brousse. Conservation de la forêt dense en Afrique centrale et de l'Ouest. Washington D.C., USA., World Bank, Environment paper, 1 : 110-119.
- Nanson A., 2004. *Génétique et amélioration des arbres forestiers*. Presses agronomiques de Gembloux, Gembloux, 712 p.
- Nathan R. & Muller-Landau H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol Evol* 15 : 278-285.
- Nathan R., Safriel U.N. & Noy-Meir I., 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* 82(2): 374-388.
- Nathan R., Safriel U.N., Noy-Meir I. & Schiller G., 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *Journal of Ecology* 87(4): 659-669.
- Nebel G., Kvist L.P., Vanclay J.K. & Vidaurre H., 2001d. Forest dynamics in flood plain forests in the Peruvian Amazon: effects of disturbance and implications for management. *Forest Ecology and Management* 150: 79-92.
- Nebel G., Kvist L.P., Vanclay J.K., Christensen H., Freitas L. & Ruiz J., 2001c. Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon I. Overstorey. *Forest Ecology and Management* 150: 27-57.
- Newbery D.M., Chuyong G.B. & Zimmermann L., 2006. Mast fruiting of large ectomycorrhizal African rain forest trees: importance of dry season intensity, and the resource-limitation hypothesis. *New Phytologist* 170: 561-579.
- Newbery D.M., Gartlan J.S., Mckey D.B. & Waterman P.G., 1986. The influence of drainage and soil phosphorus on the vegetation of Douala-Edea Forest Reserve, Cameroon. *Vegetatio* 65: 149-162.

- Newbery D.M., Songwe N.S. & Chuyong G.B., 1998. Phenology and dynamics of an African rainforest at Korup, Cameroun. In: Newbery D.M., Prins H.H.T. & Brown N.D., (Eds). *Dynamics of tropical communities*. Oxford, UK, Blackwell Science, 267-308.
- Ngo Bieng M.A., 2007. Construction de modèles de structure spatiale permettant de simuler des peuplements virtuels réalistes. Application aux peuplements mélangés Chêne sessile – Pin sylvestre de la région Centre. Thèse de doctorat, ENGREF, 192 p.
- Ngongo M.L., Van Ranst E., Baert G., Kasongo E.L., Verdoodt A., Mujinya B.B. & Mukalay J.M., 2009. Guide des sols en R.D. Congo. Tome I : Etude et Gestion. UGent – HoGent - UNILU, 262 p.
- Niinemets U. & Valladares F., 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere tree and shrubs. *Ecological Monographs* 76(4): 521-547.
- Niiyama K., Rahman K.A., Lida S., Kimura K., Azizi R. & Appanah S., 1999. Spatial patterns of common tree species relating to topography, canopy gaps and understorey vegetation in a hill dipterocarp forest at Semangkok Forest Reserve, Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 11(4): 731-745.
- Norton D.A. & Kelly D., 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economics of scale. *Functional Ecology* 2: 399-408.
- OIBT, 2003. Etude du commerce important : *Pericopsis elata*. Rapport F-PC14, Annexe 3 : pp 81-96.
- OIBT, 2008. Developing forest certification: towards increasing comparability and acceptance of forest certification systems worldwide. Série technique de l'OIBT, n° 29, Yokohama, Japon.
- Oldeman R.A.A. & Van Dijk J., 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. Rain forest regeneration and management. Gomez-Pompa A., Whitmore T.C. et Hadley M., Eds. Paris, UNESCO and The Parthenon publishing group. 6 : 21-65.
- Oldeman R.A.A., 1989. Dynamics in tropical rain forests. In: Hom-Nielsen L.B. et al. (eds.). *Tropical forests, botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London, 3-21.
- Oldeman R.A.A., 1990. *Forest: elements of silvology*. Springer-Verlag, Germany, 565 p.

Références bibliographiques

- Orsini L. & Remy J.C., 1976. Utilisation du Chlorure de Cobaltihexamine pour la détermination simultanée de la capacité d'échange et des bases échangeables des sols. *Science Sol* 4 : 269-275.
- Pain M., 1978. Relief, hydrographie et climat en République du Zaïre. Atlas de la République du Zaïre. Paris : édit. J.a. (IGN), 6-11 et 14-19.
- Paoli G.D., Curran L.M. & Zak D.R., 2006. Soil nutrients and beta diversity in the Bornean Dipterocarpaceae : evidence for niche partitioning by tropical rain forest trees. *Journal of Ecology* 94(1): 157-170.
- Parker C., Mitchell A. Trivedi M. & Mardas N., 2008. *Le Petit Livre Rouge du REDD. Global Compagny Programme*, Oxford OX2 8QJ, UK, 119 p.
- Parmentier I., Malhi Y., Senterre B., Whittaker R.J. & *al.*, 2007. The odd man out? Might climate explain the lower tree α -diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? *Journal of Ecology*, 95 : 1058-1071.
- Parren M.P.E., 1991. *Silviculture with natural regeneration: a comparison between Ghana, Côte d'Ivoire and Liberia*. AV. 90/50, Univerisiteit Wageningen, 82 p.
- Pascal J.P. & Péliissier R., 1995. Structure and floristic composition of tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology* 12 : 191-214.
- Picard N. & Gourlet-Fleury S., 2008. *Manuel de reference pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le Bassin du Congo*. CIRAD, Département Environnements et Sociétés, UPR Dynamique des forêts naturelles, Montpellier, France, 265 p.
- Pierlot R., 1966. Structure et composition de forêts denses d'Afrique Centrale, spécialement celles du Kivu. Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, Classe des Sciences naturelles et médicales, N.S., XVI-4, Bruxelles, 367 p.
- Plotkin J.B., Chave J. & Ashton P.S., 2002. Cluster Analysis of Spatial Patterns in Malaysian Tree Species. *American Naturalist* 160: 629-644.
- Plotkin J.B., Potts M.D., Leslie N., Manokaran N., LaFrankie J. & Ashton P.S., 2000. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialisation in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology* 207: 81-99.
- Pommerening A., 2006. Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis. *Forest Ecology and Management* 224(3): 266-277.

- Potts M.D., Ashton P.S., Kuafman L.S. & Plotkin J.B., 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: A comparison of 105 plots in Northwest Borneo. *Ecology* 83 (10): 2782-2797.
- Potts M.D., Davies S.J., Bossert W.H., Tan S. & Nur Supardi M.N., 2004. Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests. *Oecologia* 139(3): 446-453.
- Prff (Projet de restauration des ressources forestières dans la région de Bassila), 1998. Plan d'aménagement participatif de la forêt classée de Pénésoulou. Dfrn, Mdr-Gtz-Luso consult, 85 p.
- Puig H., 2001. Diversité spécifique et déforestation : l'exemple des forêts tropicales humides du Mexique. *Bois et Forêts des Tropiques* 268 (2) : 41-56.
- Raaimakers D. & Lambers H., 1996. Response to phosphorus supply of tropical tree seedlings: a comparison between a pioneer species *Tapirira obtuse* and a climax species *Lecythis corrugate*. *New Phytologist* 132(1): 97-102.
- Raaimakers D., Root R.G.A., Dijkstra P., Pot S. & Pons T., 1995. Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rainforest trees. *Oecologia* 102(1): 120-125.
- Ribbens E., Silander J.A. & P.S.W., 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75(6): 1794-1806.
- Richards P.W., 1996. *The tropical rain forest*. 2nd Edition, Cambridge University Press, Cambridge, 575 p.
- Riéra B., 1983. Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise (forêt de la piste de St Elie). Thèse de doctorat, Université P. Sabatier, Toulouse III, 163 p.
- Riéra B., Puig H. & Lescure J.-P., 1990. La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et Forêts des Tropiques*, 219 : 69-78.
- Ripley B.D., 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the royal statistical society*, B 39: 172-212.
- Rollet B., 1969. La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* 124 : 19-38.
- Rollet B., 1974. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. CTFT, France, 298 p.
- Rollet B., 1978. Description, functioning and evolution of tropical forest ecosystems. 5. Organization. In: *Tropical forest ecosystems*. UNESCO (Eds), Paris, pp 112-142.

Références bibliographiques

- Rollet B., 1983. La régénération naturelle dans les trouées. *Bois et Forêts des Tropiques* 201 : 3-34 ; 202 : 19-33.
- Rondeux J., 1993. La mesure des arbres et des peuplements forestiers. Presses Agronomiques de Gembloux, A.S.B.L., 521 p.
- Rousset M., 2001a. Rapport préliminaire aux essais sylvicoles. Groupe CEB Tahnry, Libreville, 47 p.
- Russo S.E., Davies S.J., King D.A. & Tan S., 2005. Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 93: 879-889.
- Sabatier D. & Prévost M-F., 1990b. Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle : le cas de la station des Nouragues en Guyane française. Atelier MAB/UNESCO/IUFRO FAO sur l'aménagement et la conservation de l'écosystème forestier tropical humide, Cayenne, 14 p.
- Sabatier D. & Puig H., 1986. Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., N. S., série A, zoologie*, 132 : 173-184.
- Sabatier D., 1983. Fructification et dissémination en forêt Guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Sabatier D., 1985. Saisonalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Revue d'écologie (La Terre et la Vie)* 40 : 289-320.
- Sabatier D., Grimaldi M., Prévost M.F., Guillaume J., Godron M., Dosso M. & Curmi P., 1997. The influence of soil cover organisation on the floristic and structural heterogeneity of a Huianan rain forest. *Plant Ecology* 131: 81-108.
- Sarukhan J., 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. (Eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge, 163-184.
- Schmidt K., 1991. Tropical rain forest management: a status report. In: Gomez-Pompa A. & al. (Eds). *Rain forest regeneration and management*. MAB Series vol. 6, UNESCO/The Parthenon Publishing Group, pp 181-207.
- Schnell R., 1971. Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux. Vol II. Les milieux et les groupements végétaux. Gauthier Villers (Eds), Paris, pp 500-941.
- Schnell R., 1976. Flore et végétation de l'Afrique tropicale. Tome 1. Bordas, Paris, 468 p.

- Schnitzer S.A. & Carson W.P., 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82 : 913-919.
- Schulz J.P., 1960. Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. The vegetation of Suriname. De Hulster I.A. et Lanjouw J., Eds. Amsterdam, Van Eedenfonds. 2: 267.
- Schupp E.W., Howe H.F., Augspurger C.K. & Levey D.J., 1989. Arrival and survival in tropical treefalls gaps. *Ecology* 70 : 534-562.
- Seidler T.G. & Plotkin J.B., 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biol* 4(11) : e344. DOI : 1371/journal.pbio.0040344.
- Senterre B., 2005. Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts d'Afrique tropicale. Thèse de doctorat, ULB, 344 p.
- Sokpon N. & Biaou S.H., 2002. The use of diameter distributions in sustained-use management of remnant forests in Benin : case of Bassila forest reserve in North Benin. *Forest Ecology and Management*, 161 : 13-25.
- Sokpon N., Biaou S.H., Ouinsavi C. & Hunhyet O., 2006. Bases techniques pour une gestion durable des forêts claires du Nord-Benin : rotation, diamètre minimal d'exploitabilité et régénération. *Bois et Forêts des Tropiques* 287 (1) : 45-57.
- Sollins P., 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest : Does soil matter ? *Ecology* 79(1): 23-30.
- Stoyan D. & Penttinen A., 2000. Recent Applications of Point Process Methods in Forestry Statistics. *Statistical Science* 15: 61-78.
- Sun C., Kaplin B.A., Kristensen K.A., Munyaligoga V., Mvukiyumwami J., Kajondo K. & Moermond T.C., 1996. Tree phenology in a tropical montane forest in Rwanda. *Biotropica* 28: 668-681.
- Swaine M.D. & Withmore T.C., 1988. On the definition of ecological species group in tropical rain forests. *Vegetation* 75: 81-86.
- Swaine M.D., 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology* 84: 419-428.
- Taylor C.J., 1954. La regeneration de la forêt tropicale dans l'Ouest africain. *Bois et Forêts des Tropiques* 37 : 19-26.
- Taylor C.J., 1960. *Synecology And sylviculture in Ghana*. Thomas Nelson, Edinburgh, UK.

Références bibliographiques

- Tilman D., 1990. Constraints and trade-offs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- Tilman D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Tilman D., 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211.
- Traissac S., 2003. Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), Arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée. Thèse de doctorat, Laboratoire de Biométrie et de Biologie Evolutive UMR 5558 & CIRAD, Université Claude Bernard – Lyon 1, 221 p.
- Tuomisto H., Ruokolainen K. & Yli-Halla M., 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299(5604): 241-244.
- Tutin C.E.G. & Fernandez M., 1993. Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 9: 241-248.
- Van Wambeke A. & Evrard C., 1954. Notice explicative de la carte des sols et de la végétation du Congo belge et du Ruanda-Urundi. 6. Yangambi : planchette 1 : weko, A et B. Bruxelles : Publications INEAC., 23 p.
- Van Wambeke A., Gilson P., Jongen P. & Liben L., 1957. Notice explicative de la carte des sols et de la végétation du Congo belge et du Ruanda-Urundi. 6. Yangambi : planchette 3 : Lilanda, A et B, Bruxelles : Publications INEAC., 31 p.
- Vancutsem C., Pekel J.-F., Evrard C., Malaisse F. & Defourny P., 2006. Carte de l'occupation du sol de la République Démocratique du Congo au 1 : 3 000 000. Université Catholique de Louvain, Presses Universitaires de Louvain, 30 p.
- Vandenput R., 1981. Les principales cultures en Afrique centrale. Tournai: édit. Lesaffre, 458 p.
- Vasquez-Yanes C. & Orozco Segovia A., 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. In Medina E., Mooney H.A. & Vasquez-Yanes C. (Eds). *Physiological ecology of plants of the wet tropics* Dr W. Junk Publishers, The Hague pp. 37-50.
- Veenendaal E.M. & Swaine M.D., 1998. Limits to tree species distributions in lowland tropical rainforest. Pages 163-191 in Newbery P.M., Prins H.H.T. and Brown N.D. (editors). *Dynamics of tropical communities*. Black-well Science, Oxford, UK.

- Vitousek P.M., 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- Webb C.O. & Peart D.R., 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88: 464-478.
- White F., 1976. The vegetation map of Africa – The history of a completed projet. *Boissiera* 24: 659-666.
- White L.J.T. & OATES J.F., 1999. New data on the history of the plateau forest of Okomu, Southern Nigeria: an insight into how human disturbance has shaped the African rain forest. *Global Ecology and biogeography* 8: 355-361.
- White L.J.T., 1994a. Patterns of fruit-fall phenology in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 10: 289-312.
- White L.J.T., 1995. Etude de la végétation. Rapport final. AGRECO-C.T.F.T., Bruxelles, 132 p.
- Whitmore T.C., 1966. The social statuts of Agathis in a rain forest in Melanesia. *Journal Ecology*, 54: 285-301.
- Whitmore T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Whitmore T.C., 1990. An introduction to tropical rain forest. Oxford University Press, New York, 220 p.
- Wilkie D.S. & Finn J.T., 1988. A spatial model of land use and forest regeneration in the Ituri forest of Northeastern Zaïre. *Ecological modeling* 43: 307-323.
- Wilkie D.S., Sidle J.G. & Boundzanga G.C., 1992. Mechanized logging, market hunting and a bank loan in Congo. *Conservation Biology* 6, 570-580.
- Wright S.J., 2002. Plant diversity in tropical forests : a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130(1) : 1-14.
- Yalibanda & Lejoly J., 1998. Phénologie en forêt dense de Ngotto (RCA) : bilan de trois années d'observation. *Ecofac*, 101 p.
- Yamada T. & Suzuki E., 1997. Changes in spatial distribution during the Life history of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Journal of Plant Research* 110: 179-186.

Références bibliographiques

- Yamada T., Suzuki E., Yamakura T. & Tan S., 2005. Tap-root depth of tropical seedlings in relation to species-specific edaphic preferences. *Journal of Tropical Ecology* 21: 155-160.
- Zobi I.C., 2002. Contribution à la gestion sylvicole des forêts humides ivoiriennes à travers l'analyse des dispositifs permanents de Mopri et Irobo. Thèse de doctorat, Université Claude-Bernard – Lyon 1, France, 159 p.

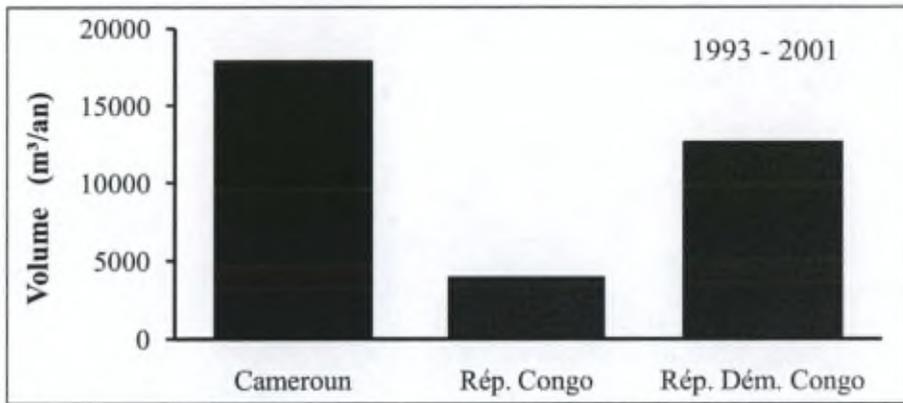


Figure A.1 Quantité (m³/an) de bois de *Pericopsis elata* exporté durant la période 1993 – 2001 dans les trois pays d'Afrique centrale. Source des données : CITES, 2003.

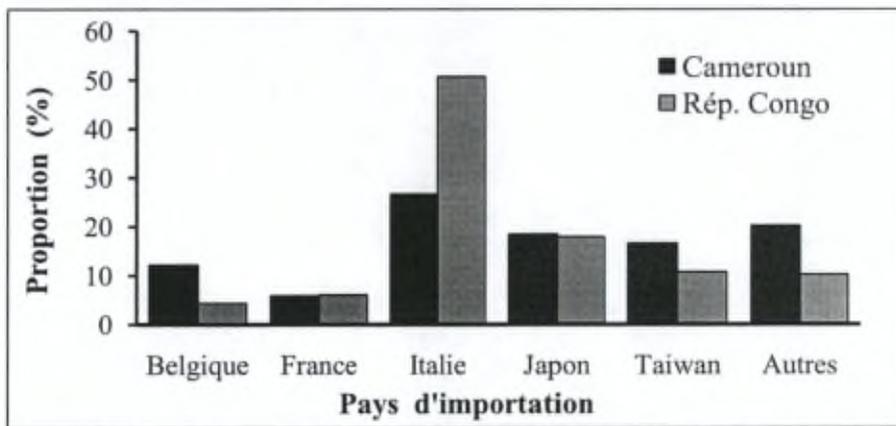


Figure A.2 Principaux pays d'importation de *P. elata* durant la période 1993 – 2001 pour le Cameroun et la République du Congo. Source des données : CITES (2003).

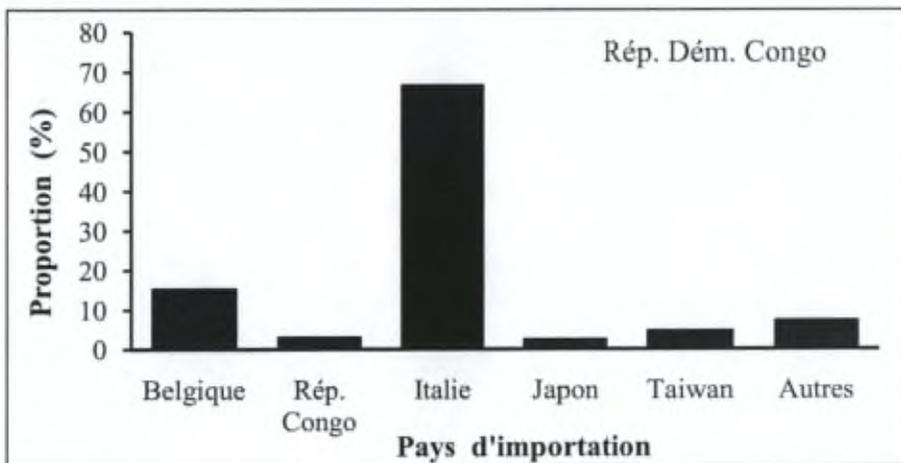


Figure A.3 Principaux pays d'importation de *P. elata* durant la période 1993 – 2001 pour la République démocratique du Congo. Source des données : CITES (2003).

Annexes B – Tableaux complémentaires

Tableau B.1 Densité (D), surface terrière (G) et indice de valeur d'importance (IVI) des espèces identifiées dans la zone 1 (peuplements sans *P. elata*). Ab rel = abondance relative.

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	Fabaceae	90	9,75	36	15,55	4,84	12,65
<i>Julbernardia seretii</i>	Fabaceae	43	4,66	17,2	11,19	3,49	7,93
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	Fabaceae	36	3,90	14,4	7,99	2,49	5,95
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	Annonaceae	62	6,72	24,8	4,34	1,35	5,53
<i>Cola griseiflora</i>	Sterculiaceae	71	7,69	28,4	1,52	0,47	4,61
<i>Microdesmis yafungana</i>	Pandaceae	51	5,53	20,4	1,80	0,56	3,66
<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	Euphorbiaceae	33	3,58	13,2	3,62	1,13	3,60
<i>Oxystigma oxyphyllum</i>	Fabaceae	22	2,38	8,8	4,48	1,40	3,43
<i>Anonidium manni</i>	Annonaceae	35	3,79	14	2,86	0,89	3,33
<i>Panda oleosa</i>	Pandaceae	26	2,82	10,4	2,55	0,79	2,68
<i>Celtis mildbraedii</i>	Ulmaceae	23	2,49	9,2	2,80	0,87	2,65
<i>Guarea thompsonii</i>	Meliaceae	17	1,84	6,8	2,97	0,92	2,40
<i>Cynometra sessiliflora</i>	Fabaceae	6	0,65	2,4	2,84	0,89	1,75
<i>Staudtia kamerunensis</i>	Myristicaceae	18	1,95	7,2	1,53	0,48	1,74
<i>Diogoia zenkeri</i>	Olacaceae	16	1,73	6,4	1,05	0,33	1,39
<i>Cynometra hankei</i>	Fabaceae	5	0,54	2	2,18	0,68	1,36
<i>Drypetes sp1</i>	Euphorbiaceae	16	1,73	6,4	0,76	0,24	1,25
<i>Dialium corbisieri</i>	Fabaceae	6	0,65	2,4	1,54	0,48	1,09
<i>Alstonia boonei</i>	Apocynaceae	1	0,11	0,4	2,07	0,64	1,09
<i>Entandrophragma candolei</i>	Meliaceae	2	0,22	0,8	1,96	0,61	1,09
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	Lecythydaceae	8	0,87	3,2	1,16	0,36	1,01
<i>Aidia micrantha</i>	Rubiaceae	16	1,73	6,4	0,28	0,09	1,01
<i>Diospyros boala</i>	Ebenaceae	13	1,41	5,2	0,56	0,17	0,98
<i>Dialium pachyphyllum</i>	Fabaceae	6	0,65	2,4	1,27	0,39	0,96
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	11	1,19	4,4	0,49	0,15	0,84
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	9	0,98	3,6	0,64	0,20	0,81
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Fabaceae	4	0,43	1,6	1,13	0,35	0,78
<i>Trichilia prieureana</i>	Meliaceae	9	0,98	3,6	0,53	0,17	0,75
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	11	1,19	4,4	0,25	0,08	0,72
<i>Strombosia nigropunctata</i>	Olacaceae	10	1,08	4	0,34	0,11	0,71
<i>Drypetes gossweileri</i>	Euphorbiaceae	8	0,87	3,2	0,55	0,17	0,71
<i>Austranella congolensis</i>	Sapotaceae	2	0,22	0,8	1,14	0,36	0,68
<i>Drypetes likwa</i>	Euphorbiaceae	8	0,87	3,2	0,37	0,12	0,62
<i>Rinorea oblongifolia</i>	Violaceae	9	0,98	3,6	0,23	0,07	0,60
<i>Anthonotha fragrans</i>	Fabaceae	4	0,43	1,6	0,77	0,24	0,60
<i>Trilepisium madagascariensis</i>	Moraceae	5	0,54	2	0,61	0,19	0,58
<i>Tessmannia africana</i>	Fabaceae	3	0,33	1,2	0,81	0,25	0,57
<i>Xylia guesquierei</i>	Fabaceae	3	0,33	1,2	0,81	0,25	0,57
<i>Cola gigantea</i>	Sterculiaceae	4	0,43	1,6	0,68	0,21	0,56
<i>Heisteria parvifolia</i>	Olacaceae	7	0,76	2,8	0,33	0,10	0,54
<i>Albizia gummifera</i>	Fabaceae	3	0,33	1,2	0,75	0,23	0,54
<i>Pancovia harmsiana</i>	Sapindaceae	8	0,87	3,2	0,14	0,04	0,50

Annexes B – Tableaux complémentaires

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Diospyros crassiflora</i>	Ebenaceae	5	0,54	2	0,42	0,13	0,48
<i>Vitex welwitschii</i>	Verbenaceae	5	0,54	2	0,41	0,13	0,48
<i>Trichilia gilgiana</i>	Meliaceae	6	0,65	2,4	0,27	0,08	0,46
<i>Celtis tessmannii</i>	Ulmaceae	3	0,33	1,2	0,54	0,17	0,43
<i>Crocera multinervia</i>	Euphorbiaceae	5	0,54	2	0,29	0,09	0,41
<i>Tridesmostemon omphalocarpoides</i>	Sapotaceae	5	0,54	2	0,28	0,09	0,41
<i>Hannoa klaineana</i>	Simaroubaceae	6	0,65	2,4	0,14	0,04	0,39
<i>Prioria balsamifera</i>	Fabaceae	3	0,33	1,2	0,43	0,13	0,38
<i>Strombosia pustulata</i>	Olacaceae	4	0,43	1,6	0,30	0,09	0,37
<i>Azelia bipendensis</i>	Fabaceae	5	0,54	2	0,18	0,06	0,36
<i>Irvingia robur</i>	Irvingiaceae	2	0,22	0,8	0,50	0,16	0,36
<i>Paramacrolobium coeruleum</i>	Fabaceae	5	0,54	2	0,17	0,05	0,36
<i>Pterygota bequaertii</i>	Sterculiaceae	2	0,22	0,8	0,48	0,15	0,35
<i>Blighia welwitschii</i>	Sapindaceae	2	0,22	0,8	0,48	0,15	0,35
<i>Azelia bella</i>	Fabaceae	3	0,33	1,2	0,35	0,11	0,34
<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	Olacaceae	4	0,43	1,6	0,24	0,07	0,33
<i>Entandrophragma angolensis</i>	Meliaceae	1	0,11	0,4	0,54	0,17	0,32
<i>Drypetes sp2</i>	Euphorbiaceae	5	0,54	2	0,10	0,03	0,32
<i>Irvingia gabonensis</i>	Irvingiaceae	1	0,11	0,4	0,52	0,16	0,32
<i>Dasylepsis seretii</i>	Flacourtiaceae	5	0,54	2	0,09	0,03	0,31
<i>Dacryodes yangambiensis</i>	Burseraceae	4	0,43	1,6	0,14	0,04	0,29
<i>Hymenostegia pellegrinii</i>	Fabaceae	3	0,33	1,2	0,21	0,07	0,27
<i>Barteria nigritiana</i>	Passifloraceae	4	0,43	1,6	0,10	0,03	0,27
<i>Monodora myristica</i>	Annonaceae	4	0,43	1,6	0,07	0,02	0,25
<i>Diospyros hoyleana</i>	Ebenaceae	4	0,43	1,6	0,07	0,02	0,25
<i>Massularia acuminata</i>	Rubiaceae	4	0,43	1,6	0,07	0,02	0,25
<i>Dialium tessmannii</i>	Fabaceae	4	0,43	1,6	0,06	0,02	0,25
<i>Macaranga spinosa</i>	Euphorbiaceae	4	0,43	1,6	0,06	0,02	0,25
<i>Manilkara yangambiensis</i>	Sapotaceae	3	0,33	1,2	0,16	0,05	0,24
<i>Afrostyrax lepidophyllus</i>	Huaceae	3	0,33	1,2	0,16	0,05	0,24
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	Sapotaceae	3	0,33	1,2	0,15	0,05	0,24
<i>Parinari excelsa</i>	Chrysobalanaceae	1	0,11	0,4	0,35	0,11	0,23
<i>Grewia oligoneura</i>	Tiliaceae	3	0,33	1,2	0,09	0,03	0,21
<i>Garcinia staudtii</i>	Clusiaceae	3	0,33	1,2	0,05	0,01	0,19
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	Fabaceae	2	0,22	0,8	0,11	0,04	0,16
<i>Strombosia grandifolia</i>	Olacaceae	2	0,22	0,8	0,11	0,03	0,16
<i>Millettia drastica</i>	Fabaceae	2	0,22	0,8	0,10	0,03	0,16
<i>Hua gaboni</i>	Huaceae	2	0,22	0,8	0,09	0,03	0,15
<i>Balanites wilsoniana</i>	Balanitaceae	2	0,22	0,8	0,08	0,02	0,15
<i>Isolona congolana</i>	Annonaceae	1	0,11	0,4	0,19	0,06	0,15
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Fabaceae	2	0,22	0,8	0,07	0,02	0,14
<i>Coelocaryon preussii</i>	Myristicaceae	2	0,22	0,8	0,07	0,02	0,14
<i>Trichilia gillettii</i>	Meliaceae	2	0,22	0,8	0,07	0,02	0,14
<i>Musanga cecropioides</i>	Moraceae	1	0,11	0,4	0,17	0,05	0,14
<i>Synsepalum subcordatum</i>	Sapotaceae	2	0,22	0,8	0,05	0,02	0,14
<i>Drypetes gilgiana</i>	Euphorbiaceae	2	0,22	0,8	0,05	0,02	0,13

Annexes B – Tableaux complémentaires

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Chrysophyllum africanum</i>	Sapotaceae	2	0,22	0,8	0,05	0,01	0,13
<i>Rothmannia lujae</i>	Rubiaceae	2	0,22	0,8	0,04	0,01	0,13
<i>Anthonothe pynaertii</i>	Fabaceae	2	0,22	0,8	0,03	0,01	0,12
<i>Guarea cedrata</i>	Meliaceae	2	0,22	0,8	0,02	0,01	0,12
<i>Sterculia tragacantha</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,08	0,02	0,09
<i>Nauclea diderrichii</i>	Rubiaceae	1	0,11	0,4	0,07	0,02	0,09
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,06	0,02	0,08
<i>Nesogordonia leplaei</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,04	0,01	0,07
<i>Trichilia welwitschii</i>	Meliaceae	1	0,11	0,4	0,04	0,01	0,07
<i>Donella ubanguinsis</i>	Sapotaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Dialium excelsum</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Lovoa trichilioides</i>	Meliaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Samanea sp</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Corynanthe paniculata</i>	Rubiaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Dialium soyauxii</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Allanblackia floribunda</i>	Clusiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,07
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Irvingiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Parkia filicoidea</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Canarium schweinfurthii</i>	Burseraceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Scytopetalum pierreanum</i>	Scytopetalaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Celtis philippiensis</i>	Ulmaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Tessmannia anomala</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Prioria oxiphylla</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,00	0,06
<i>Chlamydocola chlamydantha</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,00	0,06
<i>Cola sciaphila</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Hunteria congolana</i>	Apocynaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Grossera multinervis</i>	Euphorbiaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Rinorea sp</i>	Violaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Trichosecypha lescrauwaetii</i>	Anacardiaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Turraeanthus africanus</i>	Meliaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Monodora angolensis</i>	Annonaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Pancovia laurentii</i>	Sapindaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
<i>Berlinia grandiflora</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
Total	30	923	100	369	100	31,1	100

Tableau B.2 Densité (D), surface terrière (G) et indice de valeur d'importance (IVI) des espèces identifiées dans la zone 2 (peuplements à densité faible de *P. elata*, soit 1 à 2 pieds/ha). Ab rel = abondance relative.

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	Lecythidaceae	99	11,42	39,6	13,16	2,74	12,29
<i>Trilepisium madagascariensis</i>	Moraceae	44	5,07	17,6	5,17	1,08	5,12
<i>Panda oleosa</i>	Pandaceae	27	3,11	10,8	6,11	1,27	4,61
<i>Aidia micrantha</i>	Rubiaceae	48	5,54	19,2	2,14	0,45	3,84
<i>Polyalthia suaveolens</i>	Annonaceae	34	3,92	13,6	3,37	0,70	3,64
<i>Microdesmis yafungana</i>	Pandaceae	35	4,04	14	2,38	0,50	3,21
<i>Strombosia grandifolia</i>	Olacaceae	33	3,81	13,2	2,17	0,45	2,99
<i>Celtis tessmannii</i>	Ulmaceae	23	2,65	9,2	2,86	0,60	2,76
<i>Anonidium mannii</i>	Annonaceae	26	3,00	10,4	2,49	0,52	2,74
<i>Trichilia gilgiana</i>	Meliaceae	27	3,11	10,8	1,10	0,23	2,11
<i>Alstonia boonei</i>	Apocynaceae	7	0,81	2,8	3,28	0,68	2,04
<i>Celtis mildbraedii</i>	Ulmaceae	23	2,65	9,2	1,15	0,24	1,90
<i>Grewia oligoneura</i>	Tiliaceae	12	1,38	4,8	2,30	0,48	1,84
<i>Xylia guesquierei</i>	Fabaceae	8	0,92	3,2	2,56	0,53	1,74
<i>Julbernardia seretii</i>	Fabaceae	11	1,27	4,4	2,12	0,44	1,69
<i>Zanthoxylum gillettii</i>	Rutaceae	4	0,46	1,6	2,80	0,58	1,63
<i>Diogoa zenkeri</i>	Olacaceae	13	1,50	5,2	1,69	0,35	1,60
<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	Olacaceae	11	1,27	4,4	1,83	0,38	1,55
<i>Staudtia kamerunensis</i>	Myristicaceae	16	1,85	6,4	1,03	0,21	1,44
<i>Heisteria parvifolia</i>	Olacaceae	13	1,50	5,2	1,19	0,25	1,35
<i>Pteleopsis hylodendron</i>	Combretaceae	1	0,12	0,4	2,35	0,49	1,23
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	Sapotaceae	12	1,38	4,8	1,07	0,22	1,23
<i>Cola gigantea</i>	Sterculiaceae	11	1,27	4,4	1,04	0,22	1,15
<i>Rinorea oblongifolia</i>	Violaceae	14	1,61	5,6	0,64	0,13	1,13
<i>Myrianthus arboreus</i>	Moraceae	12	1,38	4,8	0,86	0,18	1,12
<i>Hannoa klaineana</i>	Simaroubaceae	13	1,50	5,2	0,51	0,11	1,01
<i>Sterculia tragacantha</i>	Sterculiaceae	7	0,81	2,8	1,17	0,24	0,99
<i>Cola griseiflora</i>	Sterculiaceae	13	1,50	5,2	0,43	0,09	0,96
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	12	1,38	4,8	0,53	0,11	0,96
<i>Musanga cecropioides</i>	Moraceae	8	0,92	3,2	0,98	0,20	0,95
<i>Barteria fistulosa</i>	Passifloraceae	12	1,38	4,8	0,42	0,09	0,90
<i>Pseudospondias longifolia</i>	Anacardiaceae	4	0,46	1,6	1,27	0,27	0,87
<i>Xylopia hypolampra</i>	Annonaceae	3	0,35	1,2	1,37	0,28	0,86
<i>Tridesmostemon omphalocarpoides</i>	Sapotaceae	7	0,81	2,8	0,76	0,16	0,79
<i>Chrysophyllum africanum</i>	Sapotaceae	6	0,69	2,4	0,86	0,18	0,77
<i>Canarium schweinfurthii</i>	Burseraceae	1	0,12	0,4	1,37	0,29	0,74
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Fabaceae	8	0,92	3,2	0,56	0,12	0,74
<i>Uapaca guineensis</i>	Euphorbiaceae	5	0,58	2	0,90	0,19	0,74
<i>Guarea thompsonii</i>	Meliaceae	4	0,46	1,6	0,98	0,21	0,72
<i>Funtumia africana</i>	Apocynaceae	6	0,69	2,4	0,75	0,16	0,72
<i>Desplatsia dewevrei</i>	Tiliaceae	9	1,04	3,6	0,39	0,08	0,72

Annexes B – Tableaux complémentaires

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Funtumia elastica</i>	Apocynaceae	5	0,58	2	0,84	0,18	0,71
<i>Pancovia harmsiana</i>	Sapindaceae	10	1,15	4	0,25	0,05	0,70
<i>Cynometra sessiliflora</i>	Fabaceae	4	0,46	1,6	0,94	0,20	0,70
<i>Antiaris toxicaria</i>	Moraceae	1	0,12	0,4	1,24	0,26	0,68
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	9	1,04	3,6	0,25	0,05	0,64
<i>Anthonotha macrophylla</i>	Fabaceae	8	0,92	3,2	0,30	0,06	0,61
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	Fabaceae	1	0,12	0,4	1,09	0,23	0,60
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	Anacardiaceae	3	0,35	1,2	0,85	0,18	0,60
<i>Prioria oxyphylla</i>	Fabaceae	3	0,35	1,2	0,84	0,18	0,60
<i>Millettia drastica</i>	Fabaceae	6	0,69	2,4	0,42	0,09	0,56
<i>Coelocaryon preussii</i>	Myristicaceae	5	0,58	2	0,53	0,11	0,55
<i>Diospyros crassiflora</i>	Ebenaceae	8	0,92	3,2	0,17	0,04	0,55
<i>Lannea welwitschii</i>	Anacardiaceae	2	0,23	0,8	0,82	0,17	0,53
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	5	0,58	2	0,47	0,10	0,52
<i>Dialium pachyphyllum</i>	Fabaceae	6	0,69	2,4	0,32	0,07	0,51
<i>Ricinodendron heudelotii</i>	Euphorbiaceae	3	0,35	1,2	0,66	0,14	0,50
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Fabaceae	4	0,46	1,6	0,52	0,11	0,49
<i>Celtis soyauxii</i>	Ulmaceae	3	0,35	1,2	0,56	0,12	0,46
<i>Khaya anthotheca</i>	Meliaceae	1	0,12	0,4	0,79	0,16	0,45
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Irvingiaceae	3	0,35	1,2	0,52	0,11	0,43
<i>Anthonotha fragrans</i>	Fabaceae	2	0,23	0,8	0,63	0,13	0,43
<i>Dialium corbisteri</i>	Fabaceae	5	0,58	2	0,27	0,06	0,43
<i>Dialium excelsum</i>	Fabaceae	5	0,58	2	0,25	0,05	0,41
<i>Omphalocarpum leconteanum</i>	Rubiaceae	2	0,23	0,8	0,58	0,12	0,41
<i>Milicia excelsa</i>	Moraceae	1	0,12	0,4	0,63	0,13	0,37
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	Fabaceae	2	0,23	0,8	0,50	0,11	0,37
<i>Trichilia sp</i>	Meliaceae	4	0,46	1,6	0,24	0,05	0,35
<i>Massularia acuminata</i>	Rubiaceae	5	0,58	2	0,10	0,02	0,34
<i>Strombosia nigropunctata</i>	Olacaceae	3	0,35	1,2	0,30	0,06	0,32
<i>Dacryodes yangambiensis</i>	Burseraceae	4	0,46	1,6	0,18	0,04	0,32
<i>Garcinia staudtii</i>	Clusiaceae	3	0,35	1,2	0,27	0,06	0,31
<i>Trichilia prieureana</i>	Meliaceae	3	0,35	1,2	0,23	0,05	0,29
<i>Macaranga monandra</i>	Euphorbiaceae	1	0,12	0,4	0,39	0,08	0,25
<i>Garcinia kola</i>	Clusiaceae	2	0,23	0,8	0,28	0,06	0,25
<i>Margaritaria discoidea</i>	Euphorbiaceae	1	0,12	0,4	0,37	0,08	0,24
<i>Azelia bella</i>	Fabaceae	1	0,12	0,4	0,37	0,08	0,24
<i>Diospyros sp1</i>	Ebenaceae	3	0,35	1,2	0,09	0,02	0,22
<i>Turraeanthus africanus</i>	Meliaceae	3	0,35	1,2	0,07	0,02	0,21
<i>Drypetes gossweileri</i>	Euphorbiaceae	2	0,23	0,8	0,12	0,02	0,18
<i>Vitex welwitschii</i>	Verbenaceae	1	0,12	0,4	0,18	0,04	0,15
<i>Dialium sp</i>	Fabaceae	2	0,23	0,8	0,07	0,01	0,15
<i>Oncoba crepiniana</i>	Flacourtiaceae	2	0,23	0,8	0,06	0,01	0,15
<i>Chlamydocola chlamydantha</i>	Sterculiaceae	2	0,23	0,8	0,05	0,01	0,14
<i>Trichilia welwitschii</i>	Meliaceae	2	0,23	0,8	0,05	0,01	0,14
<i>Myrianthus preussii</i>	Moraceae	2	0,23	0,8	0,05	0,01	0,14
<i>Nesogordonia leplaei</i>	Sterculiaceae	2	0,23	0,8	0,05	0,01	0,14
<i>Drypetes gilgiana</i>	Euphorbiaceae	2	0,23	0,8	0,05	0,01	0,14

Annexes B – Tableaux complémentaires

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Albizia gummifera</i>	Fabaceae	2	0,23	0,8	0,04	0,01	0,14
<i>Garcinia epunctata</i>	Clusiaceae	2	0,23	0,8	0,04	0,01	0,13
<i>Diospyros boala</i>	Ebenaceae	2	0,23	0,8	0,04	0,01	0,13
<i>Prioria balsamifera</i>	Fabaceae	1	0,12	0,4	0,11	0,02	0,11
<i>Psychotria sp</i>	Rubiaceae	1	0,12	0,4	0,08	0,02	0,10
<i>Irvingia grandifolia</i>	Irvingiaceae	1	0,12	0,4	0,07	0,02	0,10
<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	Euphorbiaceae	1	0,12	0,4	0,07	0,01	0,09
<i>Pterygota bequaertii</i>	Sterculiaceae	1	0,12	0,4	0,06	0,01	0,09
<i>Grewia trinervia</i>	Meliaceae	1	0,12	0,4	0,06	0,01	0,09
<i>Strombosia pustulata</i>	Olacaceae	1	0,12	0,4	0,05	0,01	0,08
<i>Drypetes sp1</i>	Euphorbiaceae	1	0,12	0,4	0,04	0,01	0,08
<i>Anthonotha pynaertii</i>	Fabaceae	1	0,12	0,4	0,04	0,01	0,08
<i>Enantia chloranta</i>	Annonaceae	1	0,12	0,4	0,04	0,01	0,08
<i>Monodora angolensis</i>	Annonaceae	1	0,12	0,4	0,04	0,01	0,08
<i>Macaranga saccifera</i>	Euphorbiaceae	1	0,12	0,4	0,04	0,01	0,08
<i>Barteria nigritiana</i>	Passifloraceae	1	0,12	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Cola acuminata</i>	Sterculiaceae	1	0,12	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Paramacrolobium coeruleum</i>	Fabaceae	1	0,12	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Pleiocarpa pycnantha</i>	Apocynaceae	1	0,12	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Donella ubanguinsis</i>	Sapotaceae	1	0,12	0,4	0,02	0,00	0,07
<i>Monodora myristica</i>	Annonaceae	1	0,12	0,4	0,02	0,00	0,07
<i>Aningeria robusta</i>	Sapotaceae	1	0,12	0,4	0,02	0,00	0,07
<i>Amphimas ferrugineus</i>	Fabaceae	1	0,12	0,4	0,02	0,00	0,07
<i>Pancovia laurentii</i>	Sapindaceae	1	0,12	0,4	0,02	0,00	0,07
<i>Drypetes sp2</i>	Euphorbiaceae	1	0,12	0,4	0,02	0,00	0,07
Total	28	867	100	347	100	20,8	100

Annexes B – Tableaux complémentaires

Tableau B.3 Densité (D), surface terrière (G) et indice de valeur d'importance (IVI) des espèces identifiées dans la zone 3 (peuplements à densité élevée de *P. elata*, soit 5 pieds/ha et plus). Ab rel = abondance relative.

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	Lecythidaceae	167	18,03	66,8	24,69	6,20	21,36
<i>Trilepisium madagascariensis</i>	Moraceae	71	7,67	28,4	7,50	1,88	7,58
<i>Aidia micrantha</i>	Rubiaceae	64	6,91	25,6	1,72	0,43	4,32
<i>Celtis tessmannii</i>	Ulmaceae	35	3,78	14	3,16	0,79	3,47
<i>Panda oleosa</i>	Pandaceae	24	2,59	9,6	4,33	1,09	3,46
<i>Strombosia grandifolia</i>	Olacaceae	36	3,89	14,4	2,62	0,66	3,26
<i>Diogoa zenkeri</i>	Olacaceae	38	4,10	15,2	2,36	0,59	3,23
<i>Alstonia boonei</i>	Apocynaceae	6	0,65	2,4	4,01	1,01	2,33
<i>Anonidium mannii</i>	Annonaceae	21	2,27	8,4	1,97	0,50	2,12
<i>Staudtia kamerunensis</i>	Myristicaceae	25	2,70	10	1,21	0,30	1,96
<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	Olacaceae	16	1,73	6,4	2,14	0,54	1,93
<i>Musanga cecropioides</i>	Moraceae	14	1,51	5,6	2,33	0,59	1,92
<i>Polyalthia suaveolens</i>	Annonaceae	25	2,70	10	1,05	0,26	1,88
<i>Trichilia gilgiana</i>	Meliaceae	23	2,48	9,2	1,19	0,30	1,84
<i>Coelocaryon preussii</i>	Myristicaceae	22	2,38	8,8	0,57	0,14	1,47
<i>Barteria fistulosa</i>	Passifloraceae	18	1,94	7,2	0,81	0,20	1,38
<i>Celtis mildbraedii</i>	Ulmaceae	15	1,62	6	1,10	0,28	1,36
<i>Cola gigantea</i>	Sterculiaceae	12	1,30	4,8	1,18	0,30	1,24
<i>Myrianthus arboreus</i>	Moraceae	14	1,51	5,6	0,94	0,24	1,22
<i>Anthoantha macrophylla</i>	Fabaceae	11	1,19	4,4	1,16	0,29	1,17
<i>Canarium schweinfurthii</i>	Burseraceae	2	0,22	0,8	2,00	0,50	1,11
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Fabaceae	4	0,43	1,6	1,69	0,42	1,06
<i>Microdesmis yafungana</i>	Pandaceae	11	1,19	4,4	0,81	0,20	1,00
<i>Funtumia elastica</i>	Apocynaceae	4	0,43	1,6	1,53	0,38	0,98
<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	Euphorbiaceae	6	0,65	2,4	1,24	0,31	0,94
<i>Grewia oligoneura</i>	Tiliaceae	9	0,97	3,6	0,89	0,22	0,93
<i>Guarea thompsonii</i>	Meliaceae	7	0,76	2,8	1,11	0,28	0,93
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	10	1,08	4	0,64	0,16	0,86
<i>Margaritaria discoidea</i>	Euphorbiaceae	2	0,22	0,8	1,32	0,33	0,77
<i>Ricinodendron heudelottii</i>	Euphorbiaceae	4	0,43	1,6	1,10	0,28	0,77
<i>Desplatsia dewevrei</i>	Tiliaceae	8	0,86	3,2	0,65	0,16	0,76
<i>Garcinia epunctata</i>	Clusiaceae	9	0,97	3,6	0,54	0,13	0,75
<i>Tridesmostemon omphalocarpoides</i>	Sapotaceae	6	0,65	2,4	0,83	0,21	0,74
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Irvingiaceae	8	0,86	3,2	0,58	0,14	0,72
<i>Drypetes likwa</i>	Euphorbiaceae	9	0,97	3,6	0,44	0,11	0,71
<i>Lanea welwitschii</i>	Anacardiaceae	4	0,43	1,6	0,89	0,22	0,66
<i>Diospyros crassiflora</i>	Ebenaceae	9	0,97	3,6	0,31	0,08	0,64
<i>Diospyros sp1</i>	Ebenaceae	9	0,97	3,6	0,31	0,08	0,64
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	Anacardiaceae	5	0,54	2	0,73	0,18	0,64
<i>Funtumia africana</i>	Apocynaceae	4	0,43	1,6	0,77	0,19	0,60
<i>Alstonia congensis</i>	Apocynaceae	1	0,11	0,4	1,07	0,27	0,59

Annexes B – Tableaux complémentaires

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Heisteria parvifolia</i>	Olacaceae	7	0,76	2,8	0,41	0,10	0,58
<i>Xylia guesquieriei</i>	Fabaceae	3	0,32	1,2	0,84	0,21	0,58
<i>Antrocaryon nannanii</i>	Anacardiaceae	2	0,22	0,8	0,93	0,23	0,57
<i>Milicia excelsa</i>	Moraceae	4	0,43	1,6	0,69	0,17	0,56
<i>Cynometra sessiliflora</i>	Fabaceae	3	0,32	1,2	0,79	0,20	0,56
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,99	0,25	0,55
<i>Uapaca guineensis</i>	Euphorbiaceae	1	0,11	0,4	0,99	0,25	0,55
<i>Barteria nigritiana</i>	Passifloraceae	7	0,76	2,8	0,27	0,07	0,51
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	Sapotaceae	5	0,54	2	0,43	0,11	0,48
<i>Cola griseiflora</i>	Sterculiaceae	7	0,76	2,8	0,17	0,04	0,46
<i>Turraeanthus africanus</i>	Meliaceae	7	0,76	2,8	0,15	0,04	0,45
<i>Drypetes gossweileri</i>	Euphorbiaceae	3	0,32	1,2	0,54	0,13	0,43
<i>Zanthoxylum gillettii</i>	Rutaceae	1	0,11	0,4	0,75	0,19	0,43
<i>Pseudospondias longifolia</i>	Anacardiaceae	3	0,32	1,2	0,50	0,13	0,41
<i>Hannoa klaineana</i>	Simaroubaceae	5	0,54	2	0,25	0,06	0,40
<i>Chrysophyllum africanum</i>	Sapotaceae	5	0,54	2	0,22	0,05	0,38
<i>Xylopia hypolampra</i>	Annonaceae	1	0,11	0,4	0,61	0,15	0,36
<i>Pancovia harmsiana</i>	Sapindaceae	5	0,54	2	0,11	0,03	0,33
<i>Macaranga monandra</i>	Euphorbiaceae	3	0,32	1,2	0,32	0,08	0,32
<i>Anthonotha fragrans</i>	Fabaceae	2	0,22	0,8	0,38	0,10	0,30
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Fabaceae	4	0,43	1,6	0,14	0,04	0,29
<i>Dialium corbisieri</i>	Fabaceae	4	0,43	1,6	0,10	0,03	0,27
<i>Paramacrolobium coeruleum</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,40	0,10	0,25
<i>Dacryodes yangambiensis</i>	Burseraceae	3	0,32	1,2	0,16	0,04	0,24
<i>Guarea cedrata</i>	Meliaceae	2	0,22	0,8	0,26	0,07	0,24
<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	1	0,11	0,4	0,34	0,09	0,23
<i>Treculia africana</i>	Moraceae	3	0,32	1,2	0,11	0,03	0,22
<i>Cynometra hankei</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,29	0,07	0,20
<i>Rinorea oblongifolia</i>	Violaceae	3	0,32	1,2	0,07	0,02	0,20
<i>Myrianthus preussii</i>	Moraceae	3	0,32	1,2	0,06	0,01	0,19
<i>Parinari excelsa</i>	Chrysobalanaceae	1	0,11	0,4	0,25	0,06	0,18
<i>Dialium excelsum</i>	Fabaceae	2	0,22	0,8	0,14	0,03	0,18
<i>Albizia gummifera</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,23	0,06	0,17
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	2	0,22	0,8	0,10	0,03	0,16
<i>Julbernardia seretii</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,20	0,05	0,16
<i>Monodora myristica</i>	Annonaceae	2	0,22	0,8	0,09	0,02	0,16
<i>Blighia welwitschii</i>	Sapindaceae	2	0,22	0,8	0,09	0,02	0,15
<i>Trichilia sp</i>	Meliaceae	2	0,22	0,8	0,08	0,02	0,15
<i>Aningeria robusta</i>	Sapotaceae	2	0,22	0,8	0,07	0,02	0,14
<i>Irvingia grandifolia</i>	Irvingiaceae	2	0,22	0,8	0,07	0,02	0,14
<i>Monodora angolensis</i>	Annonaceae	1	0,11	0,4	0,13	0,03	0,12
<i>Massularia acuminata</i>	Rubiaceae	2	0,22	0,8	0,03	0,01	0,12
<i>Pterygota bequaertii</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,11	0,03	0,11
<i>Vitex welwitschii</i>	Verbenaceae	1	0,11	0,4	0,10	0,02	0,10
<i>Drypetes gilgiana</i>	Euphorbiaceae	1	0,11	0,4	0,08	0,02	0,10
<i>Khaya anthotheca</i>	Meliaceae	1	0,11	0,4	0,07	0,02	0,09
<i>Dracaena arborea</i>	Agavaceae	1	0,11	0,4	0,06	0,01	0,08

Annexes B – Tableaux complémentaires

Espèce	Famille	Ab	Ab rel (%)	D (ind./ha)	G rel (%)	G (m ² /ha)	IVI rel (%)
<i>Sterculia tragacantha</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,05	0,01	0,08
<i>Indéterminée</i>	Tiliaceae	1	0,11	0,4	0,04	0,01	0,08
<i>Prioria balsamifera</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,04	0,01	0,07
<i>Bombax buonopozense</i>	Bombacaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Cola acuminata</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,03	0,01	0,07
<i>Pancovia laurentii</i>	Sapindaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Cola lateritia</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Millettia drastica</i>	Fabaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,01	0,06
<i>Garcinia staudtii</i>	Clusiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,00	0,06
<i>Garcinia kola</i>	Clusiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,00	0,06
<i>Drypetes sp2</i>	Euphorbiaceae	1	0,11	0,4	0,02	0,00	0,06
<i>Leptonychia batangensis</i>	Sterculiaceae	1	0,11	0,4	0,01	0,00	0,06
Total	29	926	100	370	100	25	100

Tableau B.4 Abondance, densité relative (D rel), surface terrière (G) et dominance relative (Do rel) des familles identifiées dans la zone 1 (peuplements sans *P. elata*).

Famille	Abondance	D rel	G	Do rel
Anacardiaceae	1	0,11	0,01	0,01
Annonaceae	103	11,16	5,82	7,51
Apocynaceae	2	0,22	1,62	2,09
Balanitaceae	2	0,22	0,06	0,08
Burseraceae	5	0,54	0,12	0,16
Chrysobalanaceae	1	0,11	0,27	0,35
Clusiaceae	13	1,41	0,55	0,71
Ebenaceae	22	2,38	0,82	1,06
Euphorbiaceae	82	8,88	4,53	5,84
Fabaceae	270	29,25	41,47	53,51
Flacourtiaceae	9	0,98	0,15	0,19
Huaceae	5	0,54	0,19	0,25
Irvingiaceae	4	0,43	0,81	1,05
Lecythidaceae	8	0,87	0,90	1,17
Meliaceae	53	5,74	5,21	6,73
Moraceae	6	0,65	0,61	0,79
Myristicaceae	31	3,36	1,63	2,10
Olacaceae	43	4,66	1,84	2,38
Pandaceae	77	8,34	3,39	4,37
Rubiaceae	24	2,60	0,38	0,49
Sapindaceae	11	1,19	0,49	0,63
Sapotaceae	18	1,95	1,46	1,89
Scytopetalaceae	1	0,11	0,01	0,02
Simaroubaceae	6	0,65	0,11	0,14
Sterculiaceae	81	8,78	2,20	2,84
Tiliaceae	3	0,33	0,07	0,09
Ulmaceae	27	2,93	2,61	3,37
Verbenaceae	5	0,54	0,32	0,41
Violaceae	10	1,08	0,19	0,24
Total	923	100	77,85	100

Tableau B.5 Abondance, densité relative (D rel), surface terrière (G) et dominance relative (Do rel) des familles identifiées dans la zone 2 (peuplements à densité faible de *P. elata*, soit 1 à 2 pieds/ha).

Famille	Abondance	D rel	G	Do rel
Anacardiaceae	9	1,04	1,53	2,94
Annonaceae	66	7,61	3,82	7,34
Apocynaceae	19	2,19	2,55	4,91
Burseraceae	5	0,58	0,81	1,56
Clusiaceae	12	1,38	0,55	1,05
Combretaceae	1	0,12	1,23	2,36
Ebenaceae	13	1,50	0,15	0,30
Euphorbiaceae	18	2,08	1,26	2,43
Fabaceae	82	9,46	6,26	12,03
Flacourtiaceae	15	1,73	0,27	0,52
Irvingiaceae	5	0,58	0,35	0,67
Lecythidaceae	98	11,30	6,82	13,12
Meliaceae	53	6,11	1,94	3,73
Moraceae	68	7,84	4,65	8,95
Myristicaceae	33	3,81	1,09	2,10
Olacaceae	74	8,54	3,77	7,25
Pandaceae	62	7,15	4,42	8,51
Rubiaceae	54	6,23	1,21	2,32
Rutaceae	4	0,46	1,46	2,80
Sapindaceae	11	1,27	0,14	0,27
Sapotaceae	29	3,34	1,73	3,32
Simaroubaceae	13	1,50	0,27	0,52
Sterculiaceae	37	4,27	1,48	2,84
Tiliaceae	22	2,54	1,43	2,76
Ulmaceae	49	5,65	2,39	4,59
Verbenaceae	1	0,12	0,10	0,19
Violaceae	14	1,61	0,33	0,64
Total	867	100	52,01	100

Tableau B.6 Abondance, densité relative (D rel), surface terrière (G) et dominance relative (Do rel) des familles identifiées dans la zone 3 (peuplements à densité élevée de *P. elata*, soit 5 pieds/ha et plus).

Famille	Abondance	D rel	G	Do rel
Agavaceae	1	0,11	0,04	0,06
Anacardiaceae	14	1,51	1,91	3,04
Annonaceae	50	5,40	2,43	3,86
Apocynaceae	14	1,51	4,57	7,28
Bombacaceae	1	0,11	0,02	0,03
Burseraceae	5	0,54	1,35	2,16
Chrysobalanaceae	1	0,11	0,16	0,25
Clusiaceae	12	1,30	0,58	0,92
Ebenaceae	18	1,94	0,39	0,62
Euphorbiaceae	31	3,35	3,86	6,15
Fabaceae	40	4,32	4,65	7,41
Flacourtiaceae	25	2,70	0,68	1,08
Irvingiaceae	10	1,08	0,40	0,64
Lecythidaceae	166	17,93	15,50	24,68
Meliaceae	46	4,97	1,88	3,00
Moraceae	109	11,77	7,30	11,63
Myristicaceae	57	6,16	1,52	2,43
Olacaceae	97	10,48	4,73	7,53
Pandaceae	35	3,78	3,22	5,13
Rubiaceae	66	7,13	1,10	1,75
Rutaceae	1	0,11	0,47	0,75
Sapindaceae	8	0,86	0,14	0,23
Sapotaceae	18	1,94	0,97	1,55
Simaroubaceae	5	0,54	0,16	0,25
Sterculiaceae	24	2,59	0,99	1,57
Tiliaceae	18	1,94	1,00	1,59
Ulmaceae	50	5,40	2,67	4,26
Verbenaceae	1	0,11	0,06	0,10
Violaceae	3	0,32	0,04	0,07
Total	926	100	62,79	100

