

THÈSE

présentée devant

L' UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention du

DIPLÔME DE DOCTORAT

(arrêté du 30 mars 1992)

Spécialité Écologie Forestière

soutenue le 2 juillet 1998 par

Lilian BLANC

Les formations forestières du Parc National de Cat Tien (Viêt-nam) : caractérisation structurale et floristique, étude de la régénération naturelle et de la dynamique successionnelle.

JURY : M. D. DEBOUZIE *Président*
M. M. BARBERO *Rapporteur*
M. D. M. NEWBERY *Rapporteur*
M^{me} G. MAURY-LECHON *Directeur*
M. LE CONG KIET
M. E. LOFFEIER
M. J-P. PASCAL

UMR CNRS 5558 « Biométrie, Génétique et Biologie des Populations »

Université Claude Bernard - Lyon 1

43, bd du 11 Novembre 1918

69622 Villeurbanne Cedex

RÉSUMÉ

Les formations forestières du Parc National de Cat Tien (Viêt-nam) : caractérisation structurale et floristique, étude de la régénération naturelle et de la dynamique successionnelle.

L'étude s'est déroulée dans le Parc National de Cat Tien au sud du Viêt-nam qui s'étend sur 37 000 hectares. Le parc, comme l'ensemble de la région présente une grande diversité de formations forestières. La plupart apparaissent comme des forêts secondaires, d'autres réduites à de faibles surfaces sont des forêts matures peu ou pas perturbées. Ces formations forestières ont été peu étudiées. Les travaux antérieurs se sont limités à des descriptions floristiques globales faisant apparaître la dominance d'espèces appartenant aux Lythraceae (*Lagerstrœmia calyculata* Kurz.), aux Fabaceae et aux Dipterocarpaceae. Mais la caractérisation des principaux types forestiers et des cortèges floristiques associés ne sont pas connus.

Dans un premier temps, notre travail établit une typologie des principales formations (décrites par des parcelles de 1 hectare) à partir de l'étude des paramètres structuraux, des cortèges floristiques et de la répartition d'espèces décidues et sempervirentes. Nos résultats montrent que les formations se distinguent clairement selon leur degré de maturité. Le parc doit être considéré comme une mosaïque forestière, mélange complexe de forêts secondaires et de forêts matures, conséquences de nombreuses dégradations anthropiques.

Cette typologie précède une analyse de la dynamique forestière. Cette dernière repose sur l'étude de la régénération naturelle des espèces et des liens floristiques existant entre les forêts secondaires et matures. Le tempérament et le stade occupé par les principales espèces sont ainsi définis. Même s'il existe une base floristique commune aux parcelles, deux tendances floristiques sont mises en évidence selon les caractéristiques pédologiques. La dynamique successionnelle aboutit à une formation sempervirente sur sols profonds et à une formation semi-décidue, dominée par les espèces de Fabaceae sur sols moins profonds. L'espèce clef, *L. calyculata* est typique et très dominante dans les formations secondaires. Elle se maintient dans les formations matures à la faveur d'une durée de vie élevée mais tend à disparaître.

Au Viêt-nam, la réhabilitation des zones dégradées est une priorité. La compréhension de la dynamique forestière et du rôle des principales espèces est indispensable pour la mise au point et l'amélioration d'interventions sylvicoles privilégiant l'utilisation d'espèces locales.

Mots-clés : Viêt-nam - Forêts secondaires - Forêts semi-décidues - *Lagerstrœmia calyculata* - Dipterocarpaceae - Dispositif permanent - Typologie forestière - Régénération naturelle - Dynamique forestière - Tempérament des espèces - Réhabilitation.

SUMMARY

Forest communities in Cat Tien National Park (Vietnam) : structure and floristic composition, natural regeneration and successional dynamic.

Study site is Cat Tien National Park, in the south of Vietnam. The forests appear as a mosaic of different communities. Previous studies were restricted to general floristic description showing the dominance of *Lagerstrœmia calyculata* Kurz. (Lythraceae), and species belonging to the Fabaceae and Dipterocarpaceae family.

In the first part of the present study, we characterise the different formations occurring in the lowland part. Five plots (1 ha each) were established where all the trees > 10 cm dbh (diameter at breast height) were located, measured and identified. Our results show that we can clearly distinguish forest types with respect to their floristic and structural parameters. We can then discuss about the mature or non-mature stage of the plots.

The second objective of this study is to identify the main successional trends between forest types. We analyse the differences in the floristic composition between trees and regeneration and the floristic links between secondary and mature forests. Two successional trends can be discerned in function of edaphic conditions (depth and humidity). Semi-deciduous forests dominated by Fabaceae are on shallow soils and sempervirent forests with Dipterocarpaceae are on deeper soils. *L. calyculata* is a key species in the succession. It can be considered as a secondary species with a long life span, not typical of mature forests.

Understanding forest succession is important for restoration of forests and land rehabilitation, as adequate information on the ecological role of local species in the functioning of the forests is not available in Vietnam.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION -----	1
CHAPITRE 1 : Le Viêt-nam forestier. Les formations forestières de plaine : description et dynamique ----	9
1.1 Introduction-----	11
1.2 La forêt dense-----	12
1.2.1 Présentation et répartition géographique-----	12
1.2.2 La forêt dense semi-décidue à Dipterocarpaceae : une mosaïque forestière-----	15
1.2.2.1 Les forêts denses sur « terres brunes »-----	16
1.2.2.2 Les forêts denses sur « terres rouges »-----	16
1.2.2.3 Les forêts sur schistes -----	16
1.2.2.4 Les forêts sur alluvions anciennes -----	18
1.2.3 La dynamique des forêts denses de plaine-----	18
1.3 L'état des forêts et la déforestation-----	19
1.3.1 Evolution des surfaces boisées-----	19
1.3.2 Les causes de la déforestation-----	20
1.3.2.1 Un besoin toujours plus grand en produit forestier-----	20
1.3.2.2 La guerre et l'utilisation des défoliants-----	21
1.4 La reconstitution de formations forestières : une nécessité-----	22
CHAPITRE 2 : Le contexte scientifique. Les forêts matures et secondaires : typologie et dynamique floristique -----	25
2.1 Les successions : quelques généralités-----	27
2.2 Les successions forestières en zones tropicales : forêts secondaires et forêts matures-----	29
2.3 Le cadre de l'étude-----	35
CHAPITRE 3 : Le Parc National de Cat Tien -----	37
3.1 Présentation-----	39
3.1.1 La situation géographique-----	39
3.1.2 L'environnement physique-----	40
3.1.2.1 Le climat-----	40
3.1.2.2 La topographie-----	41
3.1.2.3 Le sol-----	42
3.1.2.4 L'hydrologie -----	43
3.1.3 Les formations végétales -----	43
3.1.4 La biodiversité-----	45
3.1.4.1 La flore -----	45
3.1.4.2 La faune-----	46

3.2 L'histoire du parc et l'environnement humain-----	46
3.2.1 Le pays des Cau Ma' -----	46
3.2.2 Le parc pendant la période de la guerre (1961-1975)-----	47
3.2.3 Le parc après la guerre-----	48
3.2.4 Le parc à l'heure actuelle : une forte pression démographique-----	48
CHAPITRE 4 : Matériel et méthodes-----	51
4.1 Les protocoles d'échantillonnage -----	53
4.1.1 Le choix des protocoles-----	53
4.1.2 Les parcelles-----	54
4.1.2.1 Mesure des arbres-----	54
4.1.2.2 Mesure des tiges-----	55
4.1.3 Les transects-----	57
4.2 La détermination botanique-----	57
4.3 La pédologie-----	57
4.4 L'étude des structures -----	58
4.4.1 Les paramètres de la structure spatiale -----	58
4.4.1.1 Densité-----	58
4.4.1.2 Surface terrière-----	59
4.4.1.3 Autocorrélation spatiale-----	59
4.4.2 Les paramètres de la structure floristique-----	60
4.4.2.1 Richesse, diversité et similarité floristique-----	60
4.4.2.2 Indice de Valeur d'Importance-----	61
4.5 Les méthodes d'ordination des sites et des espèces-----	62
4.5.1 L'analyse en Composantes Principales normée-----	62
4.5.2 L'analyse des correspondances -----	62
4.5.3 L'ordination réciproque-----	63
CHAPITRE 5 : Typologie des principales formations forestières de Cat Tien -----	65
5.1 Les caractéristiques des peuplements d'arbres -----	67
5.1.1 Densité et surface terrière-----	67
5.1.2 Distribution diamétrique-----	70
5.1.3 Les paramètres floristiques-----	70
5.1.3.1 Richesse, diversité et phénologie-----	70
5.1.3.2 Les espèces dans la structure verticale-----	71
5.1.3.3 Les compositions floristiques-----	73
5.1.3.4 Variabilité spatiale de la composition floristique sur chaque parcelle-----	76
5.2 Les caractéristiques des peuplements de tiges-----	77
5.2.1 Estimation de la densité-----	77
5.2.2 Les paramètres floristiques-----	78
5.2.2.1 Richesse et diversité-----	78

5.2.2.2 Les espèces dans la structure verticale-----	79
5.2.2.3 Les compositions floristiques-----	79
5.3 Le sol-----	81
5.3.1 Les sols d'origine basaltique-----	81
5.3.2 Les sols d'origine schisteuse-----	83
5.4 La typologie des formations-----	84
5.4.1 La stabilité floristique des formations -----	84
5.4.2 La maturité des formations : synthèse des résultats -----	87
5.4.3 Discussion-----	89

CHAPITRE 6 : Etude de la dynamique des formations et relations floristiques entre les formations-93

6.1 Comparaison floristique de la régénération naturelle et des arbres adultes au sein d'une même parcelle-----	95
6.1.1 Le choix d'un diamètre limite-----	95
6.1.2 Comparaison des paramètres floristiques-----	96
6.1.3 Comparaison des compositions floristiques-----	98
6.1.3.1 Les espèces G1 -----	98
6.1.3.2 Les espèces G2 -----	101
6.1.4 Synthèse des résultats-----	104
6.2 Comparaison des compositions floristiques entre les parcelles-----	109
6.2.1. Les arbres adultes -----	109
6.2.1.1 Analyse factorielle des correspondances et ordination réciproque-----	109
6.2.1.2 Analyse inter-parcelles -----	113
6.2.1.3 Analyse inter-parcelles des espèces les plus abondantes-----	117
6.2.2 La régénération naturelle-----	122
6.2.3 Synthèse des résultats : mise en évidence de deux continuums floristiques -----	123
6.3 La régénération naturelle des espèces en fonction de la place occupée dans le continuum-----	125
6.3.1 Espèces du continuum A/B -----	125
6.3.1.1 Les espèces G1 -----	125
6.3.1.2 Les espèces G2 -----	127
6.3.2 Espèces du continuum C/E-----	128
6.3.2.1 Les espèces G1 -----	128
6.3.2.2 Les espèces G2 -----	129
6.4 Synthèse générale : la dynamique successionnelle-----	130
6.5 La régénération naturelle dans des zones dégradées-----	132
6.5.1 Une zone de régénération à <i>L. calyculata</i> : le transect 3-----	132
6.5.1.1 Quelques caractéristiques : surface terrière et distribution diamétrique -----	132
6.5.1.2 Composition, richesse et diversité floristique des arbres adultes et de la régénération naturelle-----	133
6.5.2 Les zones de transition savane/forêt-----	135
6.5.2.1 Le transect 2 -----	135
6.5.2.2 Le transect 1 et la parcelle D-----	138
6.5.2.2.1 Le transect T1 _A -----	140
6.5.2.2.2 Le transect T1 _B -----	144

6.5.3 Synthèse des résultats-----	146
CHAPITRE 7 : Synthèse et discussion générale-----	147
7.1 Mise en évidence d'une mosaïque forestière et discussion du protocole d'échantillonnage -----	149
7.2 Essai de regroupement des espèces -----	151
7.2.1 Les espèces pionnières-----	151
7.2.2 Les espèces pionnières à vie longue-----	152
7.2.3 Les espèces structurantes-----	154
7.2.4 Les espèces du sous-bois-----	154
7.3 Bilan des connaissances acquises sur la dynamique floristique des formations forestières de Cat Tien-----	156
7.4 Perspectives-----	157
BIBLIOGRAPHIE -----	161
ANNEXES -----	173
ANNEXE 1.1 : Carte de la répartition des épandages d'herbicides dans le sud du Viêt-nam-----	174
ANNEXE 3.1 : Cartographie des formations forestières du Parc National de Cat Tien établie par De Cauwer et De Wulf (1994).-----	175
ANNEXE 3.2 : Liste des espèces d'oiseaux rares ou menacées rencontrées dans le Parc National de Cat Tien. -----	177
ANNEXE 5.1 : Carte de la répartition spatiale de tous les arbres (diamètre 10 cm) pour chaque parcelle (A, B, C, D et E).-----	178
ANNEXE 5.2 : Liste des espèces d'arbres (diamètre 10 cm) et Indices de Valeur d'Importance (surface terrière relative et densité relative) calculés sur chaque parcelle.-----	183
ANNEXE 5.3 : Carte des espèces montrant une forte hétérogénéité spatiale (mesurée à partir de l'indice de Geary).-----	188
ANNEXE 5.4 : Liste des espèces de tiges (hauteur 2 m. et diamètre < 10 cm) et densité sur chaque parcelle.-----	190
ANNEXE 5.5 : Analyse Factorielle des Correspondances du nombre d'arbres par espèces dans les 11 classes de diamètre. -----	196
ANNEXE 6.1 : Liste des espèces d'arbres adultes (diamètre 20 cm) classées selon leur code.-----	198
ANNEXE 6.2 : Carte factorielle de toutes les espèces d'arbres adultes (158 au total) dans le plan F1/F3 après une analyse inter-parcelles.-----	202
ANNEXE 6.3 : Effectifs d'arbres adultes et régénération naturelle des espèces G2 sur le transect 3.--	203
ANNEXE 6.4 : Liste des espèces G1 et G2 en régénération naturelle sur le transect 2.-----	204
ANNEXE 6.5 : Liste des espèces G1 et G2 en régénération naturelle sur le transect 1 _A . -----	205
ANNEXE 6.6 : Liste des espèces G1 et G2 en régénération naturelle sur le transect 1 _B .-----	206

LISTE DES FIGURES

Figure I.1 : Evolution des paramètres structuraux et floristiques d'un écosystème après une reconstitution artificielle de type plantation monospécifique (A), réhabilitation (B) ou restauration (C) ou naturelle, succession (D). (d'après Lamb 1994).....	5
Figure 1.1 : Les principales zones éco-floristiques de l'Asie du Sud-Est (FAO 1989).....	14
Figure 1.2 : Représentation schématique d'après Rollet (1960) des liens dynamiques entre les différents faciès de dégradation de la forêt dense suite à des dégradations répétées (cultures itinérantes, passage du feu, etc.).....	19
Figure 3.1 : Aires de Nam Cat Tien, de Tay Cat Tien et de Cat Loc constituant avec la zone tampon le Parc National de Cat Tien depuis mai 1998.....	39
Figure 3.2 : Diagramme ombrothermique de la station de Dong Phu située dans la province de Binh Phuoc (données météorologiques de 1976 à 1990).....	41
Figure 3.3 : Carte du Parc National de Cat Tien (région de Nam Cat Tien) et emplacement des parcelles et des transects.....	42
Figure 4.1 : Protocole d'échantillonnage des arbres (diamètre 10 cm) et des tiges (diamètre < 10 cm et hauteur > 2 m) sur une parcelle de 1 hectare (cf. 4.1.2).....	56
Figure 4.2 : Décomposition du tableau T (quadrats-espèces) en deux tableaux de correspondances X (quadrats) et Y (espèces).....	64
Figure 5.1 : Distribution diamétrique de tous les arbres (diamètre 10 cm) pour chaque parcelle	69
Figure 5.2 : Courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971) pour chacune des 5 parcelles.....	71
Figure 5.3 : Pourcentage d'arbres et d'espèces G1 (espèces émergentes et de la canopée) et G2 (espèces de sous-bois) sur chaque parcelle.....	73
Figure 5.4 : Indice de Valeur d'Importance (IVI 2%) des espèces sur chaque parcelle.....	75
Figure 5.5 : Courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971) des tiges sur chaque parcelle.....	78
Figure 5.6 : Pourcentage de tiges et d'espèces G1, G2 et G3 sur chaque parcelle.....	79
Figure 5.7 : Ordination des espèces de tiges de l'échantillonnage systématique selon leur abondance.....	80
Figure 5.8 : Relation entre le taux d'humidité moyen et la profondeur moyenne du sol sur les 4 parcelles dont les sols sont d'origine basaltique.....	83
Figure 5.9 : Niveau piézométrique moyen (et intervalles de confiance) mesuré sur la zone forestière (parcelle D et forêt proche) et dans la savane de mai à décembre 1996.	84
Figure 5.10 : Ordination réciproque sur l'axe F1 des espèces d'arbres G1 (a) et des classes de diamètre (b).....	85
Figure 5.11 : (a) cercle de corrélation des variables, (b) plan factoriel F1-F2 des parcelles et (c) liste des variables utilisées pour l'ACP.....	88
Figure 6.1 : Indices de Simpson (et intervalle de confiance) des arbres adultes et de la régénération naturelle calculés pour toutes les espèces (N_s) ou seulement à partir des espèces G1.....	97
Figure 6.2 : Relation entre les effectifs d'arbres adultes et de la régénération naturelle (RN) pour chaque espèce G2 (repéré par un chiffre).....	103
Figure 6.3 : Nombre d'espèces G1 présentes seulement au stade adultes (A), en régénération naturelle (r) ou dans ces deux groupes (Ar).....	105
Figure 6.4 : Nombre d'espèces G2 présentes seulement au stade adultes (A), en régénération naturelle (r) ou dans ces deux groupes (Ar).....	105
Figure 6.5 : Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces d'arbres adultes (carrés blancs) et des super-quadrats (carrés noirs) dans le plan F1/F2 (b).....	110
Figure 6.6 : Ordination réciproque des super-quadrats (a) et des espèces (b) dans le plan factoriel F1/F2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances.....	112
Figure 6.7 : Carte factorielle de toutes les espèces d'arbres adultes dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.....	116
Figure 6.8 : Carte factorielle des espèces les plus abondantes (présentes avec 4 arbres au moins) et des super-quadrats dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles.....	119
Figure 6.9 : Représentation graphique (en bâtons) de l'Indice de Valeur d'Importance (IVI) des espèces d'arbres adultes sur chaque parcelle.....	121
Figure 6.10 : Carte factorielle des espèces de la régénération naturelle (carrés blancs) et des super-quadrats (carrés noirs) dans le plan F1/F2 (a) et graphe des valeurs propres (b).....	122

Figure 6.11 : Effectif de la régénération des espèces G1 sur la parcelle A (×) et la parcelle B (○) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles...	126
Figure 6.12 : Effectif de la régénération des espèces G2 sur la parcelle A (×) et la parcelle B (○) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles...	127
Figure 6.13 : Effectif de la régénération des espèces sur la parcelle C (×) et la parcelle E (○) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles...	128
Figure 6.14 : Effectif de la régénération des espèces sur la parcelle C (×) et la parcelle E (○) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles...	129
Figure 6.15 : Représentation schématique des relations dynamiques entre les 4 parcelles.....	132
Figure 6.16 : Distribution diamétrique, toutes espèces confondues, des arbres (diamètre 10 cm) sur le transect 3.....	133
Figure 6.17 : Effectif des arbres adultes (×) et de la régénération naturelle (○) des espèces G2 sur le transect 3 et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles.....	135
Figure 6.18 : Ordination réciproque sur l'axe F1 des espèces G1 (en gras) et G2 en régénération (a) et des quadrats (b) du transect 2.....	138
Figure 6.19 : Carte schématique localisant la parcelle D et les transects T1 _A et T1 _B	140
Figure 6.20 : Ordination réciproque des espèces G1 (en gras) et G2 en régénération (a) et des quadrats (b) du transect T1 _A	142
Figure 6.21 : Effectif de la régénération de <i>Dipterocarpus alatus</i> en distinguant les tiges 2 mètres et celles > 2 mètres dans les différentes classes de distance (0 : origine du transect).....	143
Figure 6.22 : Ordination réciproque sur l'axe F1 des espèces G1 (en gras) et G2 en régénération (a) et des quadrats (b) du transect T1 _B	145

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 : Différents intitulés des forêts de plaine de l'Asie du Sud-Est selon les auteurs.....	13
Tableau 1.2 : Répartition des principales espèces, très fréquentes + , ou moins fréquentes (+), selon le type de formations d'après les travaux de Maurand (1943), Boulbet (1960), Rollet (1960) et Schmid (1974).....	17
Tableau 1.3 : Estimation des surfaces forestières traitées par des produits défolians (d'après Oriens & Pfeiffer 1970).....	21
Tableau 2.1 : Caractéristiques structurales et fonctionnelles des forêts tropicales humides (à partir de Clark 1996).....	30
Tableau 3.1 : Surface occupée (en %) par les diverses formations forestières ou non forestières de Nam Cat Tien (d'après les résultats de De Cauwer et De Wulf 1994).....	44
Tableau 5.1 : Densité, surface terrière et paramètres floristiques des peuplements d'arbres (diamètre 10 cm) sur chaque parcelle.....	67
Tableau 5.2 : Résultats des tests de l'homogénéité de la densité locale et de l'autocorrélation spatiale de la surface terrière des arbres dans les quadrats (10x10 mètres).....	68
Tableau 5.3 : Espèces G2 (ne dépassant pas une hauteur de 25 mètres) atteignant des diamètres élevés.....	72
Tableau 5.4 : Richesse spécifique par famille pour l'ensemble du dispositif et pour chaque parcelle.....	74
Tableau 5.5 : Espèces présentant une hétérogénéité spatiale de la densité mise en évidence à partir de l'indice de Geary.....	76
Tableau 5.6 : Densité et structure floristique des peuplements de tiges (hauteur 2 m et dbh < 10 cm) mesurées dans l'échantillonnage systématique sur chaque parcelle.....	77
Tableau 6.1 : Pourcentage d'individus décidus et richesse spécifique (espèces G1 et G2) des arbres adultes et de la régénération naturelle sur chacune des parcelles.....	96
Tableau 6.2 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle A.....	98
Tableau 6.3 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle B.....	99
Tableau 6.4 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle C.....	100
Tableau 6.5 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle D.....	100
Tableau 6.6 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle E.....	101
Tableau 6.7 : Tempérament des principales espèces émergentes et de la canopée présentes sur les 5 parcelles.....	108
Tableau 6.8 : Listes et effectifs des espèces G1 et G2 d'arbres adultes typiques d'une parcelle et des espèces communes aux 4 parcelles. Les espèces G1 sont en gras.....	115
Tableau 6.9 : Coefficients de similarité des compositions spécifiques des parcelles A, B, C et E, calculés à partir des arbres adultes pour toutes les espèces, pour les espèces G1 et pour les espèces G2.....	117
Tableau 6.10 : Coefficient de similarité des compositions spécifiques des parcelles A, B, C et E, calculé à partir des arbres adultes avec plus de 4 arbres à l'hectare pour les espèces G1 et G2.....	118
Tableau 6.11 : Coefficient de similarité des compositions spécifiques des parcelles A, B, C et E, calculé à partir des espèces G1 et G2 de la régénération naturelle.....	123
Tableau 6.12 : Effectifs d'arbres adultes et régénération naturelle des espèces G1 sur le transect 3.....	134
Tableau 6.13 : Espèces G1 et G2 d'arbres adultes présentes dans la partie forestière et dans l'écotone du transect 2.....	137
Tableau 6.14 : Espèces G1 et G2 d'arbres adultes présents dans la partie forestière et dans l'écotone du transect T1 _A	141
Tableau 6.15 : Espèces G1 et G2 d'arbres adultes présents dans la partie forestière et dans l'écotone du transect T1 _B	144
Tableau 7.1 : Comparaison de la densité et de la surface terrière (m ² .ha ⁻¹) pour différentes forêts naturelles d'Asie.....	150
Tableau 7.2 : Regroupement des principales espèces G1 et G2 selon leurs capacités de régénération. 0 : pas observée, (+) : rare, + : < 5 tiges, ++ : 5 tiges.	155

INTRODUCTION

Les écosystèmes forestiers de l'Asie du Sud-Est sont parmi les plus riches et les plus diversifiés de la planète. Ce sont aussi les plus menacés et c'est au début des périodes coloniales que les premières dégradations majeures ont perturbé durablement ces écosystèmes.

Les situations forestières, appréciées en termes de surface forestière et d'état sanitaire des forêts sont cependant différentes selon les pays¹. La Thaïlande et le Viêt-nam présentent les taux de couverture forestière les plus faibles. Ces surfaces sont réduites respectivement à 26% et 28-30% de la surface totale (Ruangpanit 1995, FAO 1995). Face au recul des surfaces boisées, des mesures contraignantes ont dû être prises. L'exploitation forestière a ainsi été interdite en Thaïlande depuis 1989 et au Laos depuis 1991. Au Viêt-nam, l'exportation de bois est interdite depuis mars 1992 (Durand 1994).

Le Viêt-nam, pays dans lequel s'est déroulée notre étude, présente des particularités historiques dont les conséquences ont été importantes pour les ressources naturelles et notamment pour les ressources forestières. Au sortir d'une longue période de conflit depuis l'indépendance jusqu'à la fin de la guerre contre les États-Unis (1954-1975), ce pays présentait l'un des plus faibles taux de développement économique de la région. Il était également doté d'une très forte pression démographique.

L'évolution récente des écosystèmes forestiers s'inscrit donc dans ce contexte économique difficile. Durant toute cette période et même encore actuellement, les ressources forestières représentent un intérêt économique souvent vital.

Le recul des surfaces boisées est imputable à de nombreuses causes de dégradation. Parmi les plus fréquentes, il faut citer l'agriculture sur brûlis, l'utilisation de défoliants pendant la guerre, la surexploitation forestière et un besoin toujours plus grand en produits forestiers par les populations locales. Ces différentes activités, d'intensité et de fréquence variables, n'ont évidemment pas eu le même impact sur les forêts.

Ces milieux perturbés depuis longtemps sont constitués par un mélange de formations se situant à différents stades de dégradation. Aux deux extrêmes on trouve d'une part les forêts non perturbées, réduites à de faibles étendues, dans des zones protégées ou difficiles d'accès, et d'autre part des sols nus sans végétation ou envahis par des herbacées de type *Imperata*. Ces stades ultimes de dégradation évoluent très lentement ou peuvent même rester bloqués en cas de passages fréquents du feu. Au Viêt-nam, les terres dégradées non exploitées couvrent une surface de quatorze millions d'hectares (Ministère des Forêts 1988, FAO 1995) dont six millions d'hectares de terrains nus (Mai 1983). Les enjeux économiques, écologiques mais aussi sociaux, liés à l'utilisation de ces terres sont très importants. Entre ces deux extrêmes, les milieux forestiers ressemblent le plus souvent à un mélange complexe de formations secondaires plus ou moins dégradées.

¹ Durand (1994) dans son livre intitulé « les forêts en Asie du Sud-Est » fournit pour chaque pays de cette région (avec un développement spécial pour l'Indonésie) un historique très précis, un bilan des situations forestières et des orientations choisies.

Un autre constat s'impose également. Cette longue période de difficultés économiques a relégué au second plan les impératifs forestiers du pays en matière de gestion et de protection avec comme corollaire une forte diminution des activités de recherche forestière. Les contributions les plus marquantes datent de plusieurs décennies. Les descriptions des forêts denses de Maurand (1943), de Rollet (1960), de Schmid (1974) pour le Viêt-nam auxquelles il faut ajouter également les travaux de Rollet (1972) pour le Cambodge et de Vidal (1960) pour le Laos constituent donc l'unique base de travail. Ces travaux phytosociologiques fournissent des descriptions des principaux types forestiers.

Cette approche descriptive aurait dû être complétée ultérieurement par une analyse de la dynamique forestière, c'est-à-dire de l'évolution dans le temps et dans l'espace des formations forestières. Les diverses dégradations ont durablement perturbé ces écosystèmes forestiers pour aboutir à une mosaïque de formations. Ces formations non perturbées et les forêts secondaires plus ou moins dégradées entretiennent des relations dynamiques entre elles. Cette étude de la dynamique implique au préalable d'identifier clairement les stades de dégradation. Une description plus fine des formations forestières apparaît actuellement comme une nécessité afin de mettre en évidence les espèces caractéristiques de chacun de ces stades et de replacer les formations typiques dans des processus successionnels.

L'étude des successions forestières à travers la mise en évidence d'espèces assurant la reconstitution du couvert forestier répond à deux impératifs forestiers du pays. Elle fournit les connaissances de base à une meilleure gestion des ressources forestières. En outre, elle permet d'élaborer ou d'améliorer des méthodes sylvicoles permettant d'intervenir dans des zones dégradées. Au Viêt-nam, la réhabilitation des terres dégradées apparaît comme une priorité.

Il est actuellement admis que la stratégie pour réhabiliter des écosystèmes forestiers dégradés est d'utiliser, de "copier" les processus naturels mis en œuvre lors de la recolonisation forestière d'une zone dégradée. Comme le souligne Ewel (1980), "*la plupart des problèmes de la sylviculture tropicale sont liés à la compréhension des successions*". C'est l'identification d'espèces clefs, de leur tempérament et de leur rôle dans la dynamique forestière qui constitue la base scientifique des interventions sylvicoles. Cet aspect est illustré par la figure I.1.

Pour Lamb (1994), trois types d'interventions sylvicoles sur des zones dégradées peuvent être envisagés (figure I.1). En fonction du nombre d'espèces utilisées et des buts poursuivis, cet auteur distingue :

- la plantation monospécifique ; elle préconise l'utilisation d'espèces exotiques (*Acacia*, *Eucalyptus*, *Pinus*, ...). Utilisée depuis de nombreuses années, elle présente l'avantage de produire rapidement du bois et d'être une technique sylvicole simple. C'est aussi la plus économique. L'utilisation d'espèces à croissance rapide (*Eucalyptus*, *Acacia*, *Albizia*) n'apparaît cependant pas comme la panacée et présente peu d'intérêts écologiques, pouvant même, dans le cas de l'*Eucalyptus*, provoquer de fortes perturbations hydriques. L'utilisation d'espèces locales est recommandée par les autorités vietnamiennes (SRV *et al.* 1991).
- la réhabilitation : utilisation mixte d'espèces locales et exotiques.

- la restauration : utilisation d'espèces locales pour recréer l'écosystème d'origine avec les espèces caractéristiques de cette formation.

Biomasse et nutriments

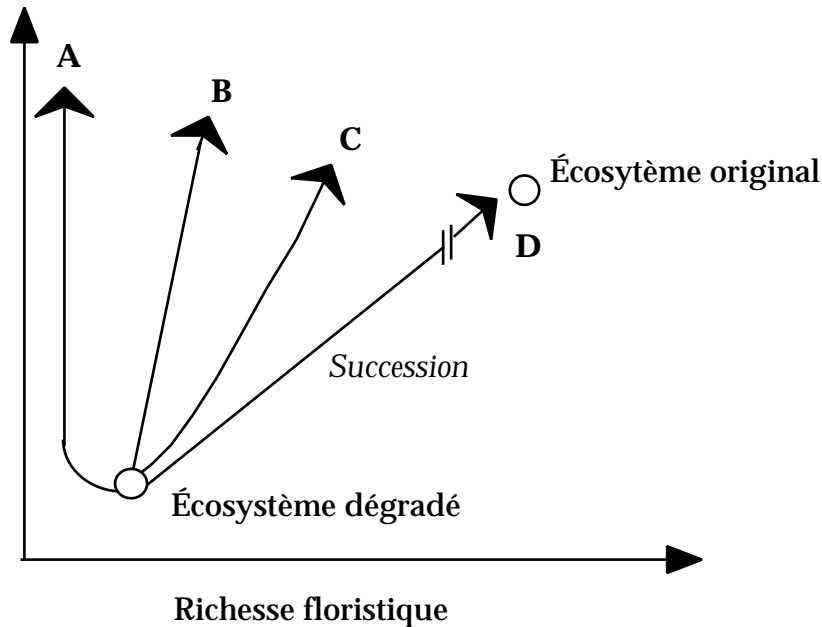


Figure I.1 : Evolution des paramètres structuraux et floristiques d'un écosystème après une reconstitution artificielle de type plantation monospécifique (A), réhabilitation (B) ou restauration (C) ou naturelle, succession (D). (d'après Lamb 1994).

La réhabilitation et la restauration présentent l'avantage d'utiliser des espèces locales, donc adaptées à leur milieu et de recréer une formation proche de l'écosystème initial (figure I.1). Les paramètres floristiques et structuraux sont alors les plus proches de ceux observés dans les formations naturelles non perturbées. Ces techniques imposent donc d'avoir des connaissances de base sur les écosystèmes originaux et leur fonctionnement.

Ces trois techniques peuvent être complémentaires. Des plantations d'espèces à croissance rapide, mises en place pour stopper l'érosion et améliorer la fertilité du sol ou pour produire rapidement du bois, peuvent précéder un enrichissement par des espèces locales. Des exemples de restauration avec 28 espèces ont été développés sur l'île « Christmas » près de Java (Shepherd 1994) ou dans le sud de la Chine avec 320 espèces (Yu *et al.* 1994) plantées sur 20 hectares depuis 1974. Au Viêt-nam, une attention particulière a été portée depuis la fin de la guerre pour recréer des formations forestières (SRV *et al.* 1991, Mai 1983). Des modèles de plantation plurispécifiques sont expérimentés depuis une dizaine d'années (Trung & Phong 1990).

Mais le choix des techniques employées dépend de plusieurs facteurs relevant tout autant de considérations techniques, économiques, écologiques et sociales. Actuellement les plantations d'espèces exotiques, de faible coût et produisant rapidement du bois sont encore largement privilégiées. Ces

plantations associées à des modèles agro-forestiers répondent pour le moment le mieux aux problématiques de développement des zones rurales (Anh 1994).

Outre l'aspect économique, une autre cause majeure limite l'utilisation de méthodes de réhabilitation et de restauration. Pour Lamb & Tomlinson (1994), elles sont peu performantes par manque de connaissances des forêts secondaires, de leur composition floristique et du rôle des espèces dans l'évolution de ces formations. Les programmes de plantations forestières basés sur les concepts de réhabilitation et de restauration, qui sont et seront nécessaires pour l'avenir forestier et économique du Viêt-nam, se heurtent actuellement à un manque évident de connaissances du fonctionnement naturel des forêts et de l'écologie des espèces locales.

C'est dans ce contexte forestier que s'intègre notre étude. Le contexte scientifique sera présenté dans le chapitre 2. Nos travaux se sont déroulés dans le Parc National de Cat Tien situé dans le sud du Viêt-nam. Comme l'ont montré De Cauwer & De Wulf (1994), le parc est une mosaïque de forêts denses plus ou moins dégradées, conséquence de perturbations dont l'origine et la nature ne sont pas connues. Cette mosaïque regroupe des formations forestières à différents stades de maturité. Les objectifs de cette étude sont donc :

- (i) d'établir une typologie des principales formations forestières de Cat Tien en déterminant le degré de maturité des formations considérées ;
- (ii) de mettre en évidence les liens floristiques existant entre ces formations et de les replacer dans des processus successionnels ;
- (iii) de regrouper les espèces en fonction de leur rôle dans la dynamique forestière. Ces connaissances de base sur l'écologie des principales espèces de ces forêts sont indispensables pour intégrer ces espèces dans de futurs programmes sylvicoles.

Comme cela a déjà été mentionné, ce type de données n'est pas disponible pour les forêts denses du Viêt-nam et en général pour les forêts de l'ex-zone indochinoise. Ce travail « pionnier » a donc pour but dans un premier temps de fournir des données quantitatives des principales formations forestières permettant une comparaison avec les autres types de forêts de l'Asie du Sud-Est. Cette étude se veut aussi une expertise scientifique nécessaire à une meilleure gestion forestière du parc.

Cette étude s'est déroulée dans le cadre d'un projet de recherche financé par le « Programme Environnement, Vie et Sociétés » du CNRS. Plusieurs instituts de recherche vietnamiens dont l'Université des Sciences de Ho Chi Minh Ville et le Sub-Institut d'Écologie et des Ressources Biologiques (du Centre National des Sciences et Techniques), ont été associés à ces travaux.

Les principaux résultats de cette étude sont présentés dans ce travail de thèse.

Cette présentation débute par une synthèse des quelques études descriptives et des connaissances acquises sur la dynamique des forêts denses du sud du Viêt-nam (chapitre 1). Elle illustre la nécessité de distinguer les formations forestières en fonction de leur degré de maturité, ce qui implique de définir au préalable les caractéristiques des formations secondaires et des formations matures (chapitre 2). Cette synthèse bibliographique précède la présentation du site d'études : le Parc National de Cat Tien (chapitre 3). Les protocoles utilisés ainsi que les méthodes d'analyse sont présentés dans le chapitre 4. Les deux chapitres suivants sont consacrés aux résultats ; le chapitre 5 présente les paramètres descriptifs de chacune des formations forestières décrites pour les arbres de plus de 10 cm de diamètre et pour les tiges. Cette typologie distingue les formations en fonction des compositions floristiques des espèces d'arbres émergents et de la canopée d'une part et du sous-bois d'autre part mais également en fonction de leur maturité et du caractère décidu des espèces. Le chapitre 6 est consacré à l'étude de la régénération naturelle des espèces et à l'analyse des liens floristiques entre les formations secondaires et matures. Le dernier chapitre est une synthèse et une discussion de l'ensemble des résultats.

CHAPITRE 1

Le Viêt-nam forestier

Les formations forestières de plaine :
description et dynamique

1.1 Introduction

La superficie du Viêt-nam est de 330 000 km². Ce pays s'étend sur plus de 2000 km du nord au sud (23°22' et 8°30') et sa largeur est faible, souvent réduite à quelques dizaines de kilomètres dans le centre du pays. La mer de Chine Méridionale borde toute la côte est. Quatre unités géographiques peuvent être distinguées :

- aux extrémités nord et sud du pays se situent respectivement le delta du Fleuve Rouge et celui du Mékong, zones agricoles majeures de production de riz ;
- une chaîne de montagnes jeunes au nord et à l'ouest du delta du Fleuve Rouge ;
- une série de petites plaines littorales dans le centre ;
- les hauts plateaux du centre avec la cordillère de Truong Son et le plateau de Da Lat.

A cette diversité géographique et climatique correspondent tout naturellement des formations végétales très distinctes les unes des autres (Sung 1995). Outre les forêts denses, quelques autres formations forestières majeures sont présentes (Maurand 1943, Mai 1983). Après une rapide description de ces formations, nous nous intéresserons plus longuement aux forêts denses, objet de notre étude.

Les mangroves

Les mangroves se développent sur les sols inondés et fortement salés. Dominées par la famille des Rhizophoraceae, elles jouent deux rôles essentiels : un rôle écologique de consolidation des alluvions charriées par les fleuves et un rôle économique de production de bois de chauffage et de charbons de bois. Les mangroves représentent aussi une importante zone de frayère pour les crustacés. Ces forêts sont principalement présentes dans l'extrême sud du pays où elles couvrent environ 300 000 hectares : mangrove de Ca Mau (150 000 ha) et mangrove de Can Gio (70 000 ha). Ces formations ont été particulièrement dégradées suite aux épandages d'herbicides durant la dernière guerre.

Au delà de ces formations, sur des sols très acides mais non inondés par l'eau de mer, se développent les arrières-mangroves. L'espèce dominante, *Melaleuca leucadendron* (Myrtaceae), forme des peuplements presque purs. Cette formation couvre environ 190 000 hectares et subit souvent le passage du feu.

Les forêts claires

Une importante étude a été réalisée par Rollet (1952) sur les forêts claires du sud-indochinois. Selon cet auteur, elles sont toujours le résultat d'une dégradation des forêts denses et se maintiennent dans cet état grâce à l'existence d'une saison sèche suffisamment longue et au feu, conséquence de l'action de l'homme. Plusieurs peuplements se distinguent selon la dominance des espèces.

Les plus fréquentes sont des Dipterocarpaceae comme *Shorea siamensis*, *Dipterocarpus obtusifolius* ou *Dipterocarpus intricatus*, pouvant former chacune des peuplements presque purs. Mais les forêts claires couvrant les plus grandes surfaces sont des forêts mélangées avec *Dipterocarpus tuberculatus*, *Shorea obtusa*, *Cratoxylon formosum*, etc.

Les forêts claires s'étendent sur plusieurs millions d'hectares, principalement dans la moitié sud du pays, et représentent actuellement le principal écosystème forestier du pays.

La forêt résineuse

La forêt résineuse est limitée aux zones d'altitude. Elle est présente surtout au nord dans les régions montagneuses et se caractérise par *Pinus massoniana* et *Pinus merkusii*. Dans le sud, elle se situe dans la partie méridionale des hauts-plateaux, autour de Da Lat. C'est une forêt de pin à deux feuilles (*Pinus merkusii*), ne s'élevant pas au-dessus de 1200 mètres ; une forêt de pin à trois feuilles (*Pinus kasya*) peut être présente à une altitude plus élevée, de 900 à 1700 mètres.

1.2 La forêt dense

Il faudrait plutôt parler de "forêts denses" tant les types peuvent être nombreux et variés. Nous nous intéresserons plus particulièrement aux formations de plaine et de collines de basse altitude.

1.2.1 Présentation et répartition géographique

Au Viêt-nam, la forêt dense de plaine se caractérise par une mixité d'espèces décidues et sempervirentes avec des proportions variant selon le climat et les caractéristiques pédologiques. Selon Schmid (1974), les forêts sempervirentes peuvent être rencontrées en plaine dans des conditions particulières d'humidité, aux pieds des collines schisteuses et granitiques sur des sols humides en permanence.

Les différentes études descriptives des formations mixtes de plaine au Viêt-nam, mais aussi dans les pays de l'ex-Indochine, ont chacune regroupé ces formations sous un terme générique différent (tableau 1.1). Dans un effort de synthèse, Legris et Blasco (FAO 1989) ont proposé une classification de la

végétation pour l'Asie tropicale en définissant des zones éco-floristiques, concept basé sur des critères floristiques, écologiques et phénologiques (figure 1.1). Elle présente l'avantage de mettre clairement en évidence les similitudes floristiques avec les pays proches : Laos, Cambodge et Thaïlande. Cette classification sera préférée aux précédentes (tableau 1.1).

Le Parc National de Cat Tien est situé dans la zone éco-floristique IIIId4 sur laquelle se développe, selon Legris et Blasco (FAO 1989), une **forêt dense semi-décidue à Dipterocarpaceae**.

Ces forêts sont caractérisées par la présence des Dipterocarpaceae (46 espèces au Viêt-nam, Smitinand *et al.* 1990) associées aux *Lagerstroemia spp.*, aux Fabaceae, aux Combretaceae, etc. La majorité des arbres dominants et tous ceux des sous-étages sont sempervirents. On trouve de nombreuses espèces appartenant aux Clusiaceae, Meliaceae, Ebenaceae, etc.

Cette formation forestière s'étend sur des zones situées à moins de 800 mètres d'altitude, avec plus de 1500 mm de précipitation par an et une saison sèche de 4 à 5 mois. L'étude bioclimatique de Gaussen *et al.* (1967) montre qu'il existe un même bioclimat pour toute la zone située à l'est du Mékong entre le 11^{ème} et le 18^{ème} parallèle. La forêt dense semi-décidue à Dipterocarpaceae est donc également présente dans le nord-est du Cambodge et le sud du Laos jusqu'à Vientiane (figure 1.1).

Au Viêt-nam, cette zone éco-floristique s'étend d'Ho Chi Minh Ville jusqu'aux pieds des hauts-plateaux et dans les plaines du nord. Dans les deltas du nord et du sud, la forêt dense a presque totalement disparu pour laisser place à des zones agricoles, principalement des rizières (figure 1.1).

Tableau 1.1 : Différents intitulés des forêts de plaine de l'Asie du Sud-Est selon les auteurs.

<i>Intitulés</i>	<i>Aires géographiques étudiées</i>	<i>Auteurs</i>
Forêt dense semi-décidue à Dipterocarpaceae	Cambodge, Laos, Viêt-nam, Thaïlande	FAO 1989
Forêt semi-décidue tropicale et subtropicale	Cambodge, Laos, Viêt-nam, Thaïlande	UNESCO 1973
Forêt dense semi-décidue localement sempervirente	Cambodge	Legris & Blasco 1972
Forêt semi-humide mixte	Cambodge, Laos, Viêt-nam	Maurand 1943
Forêt dense héli-ombrophile	Laos	Vidal 1960
Forêt dense décidue	Cambodge	Rollet 1972

Figure 1.2 : Les principales zones éco-floristiques de l'Asie du Sud-Est (FAO 1989).

Avec des précipitations plus faibles (<1500 mm) et une saison sèche de 5 à 6 mois, apparaît la forêt claire (zone éco-floristique IVe). A une altitude plus

élevée, de 700 à 1500 mètres, sous climats humides submontagnards, la forêt naturelle est une forêt dense sempervirente (zones éco-floristiques Ic et IIc, figure 1.1). Elle est dominée par les Dipterocarpaceae comme *Hopea pierrei*, *Parashorea stellata*, *Vatica philastreana*, *V. astrotricha*, *Anisoptera spp.*, *Dipterocarpus spp.* Cette forêt dense sempervirente est présente avec la forêt résineuse (zone VIIIc), autour de Da Lat dans les deux provinces administratives de Lam Dong et Dac Lac. Dans ces zones difficiles d'accès limitant ainsi l'exploitation, la couverture forestière est encore supérieure à 30%.

1.2.2 La forêt dense semi-décidue à Dipterocarpaceae : une mosaïque forestière

Une analyse plus détaillée, à l'échelle du Viêt-nam, permet de distinguer plusieurs types de formations à l'intérieur de la forêt dense semi-décidue à Dipterocarpaceae. L'existence de cet ensemble de formations s'explique par deux raisons essentielles.

Tout d'abord les caractéristiques pédologiques (profondeur, humidité, nature de la roche mère) sont différentes et vont induire des variations de composition floristique. Dans un premier temps, seront présentées quelques caractéristiques des compositions floristiques des formations se développant sur les quatre substrats majeurs (tableau 1.2). Nous reprenons la classification proposée par Schmid (1974) : les terres basaltiques brunes et rouges, les schistes et les alluvions. Ces formations ont été décrites par les forestiers et botanistes français durant la période coloniale ou post-coloniale. Les contributions les plus marquantes sont celles de Maurand (1943), Rollet (1960) et Schmid (1974).

Mais ces zones ont subi de nombreuses dégradations depuis l'essartage des premiers montagnards (ou minoritaires) au premier siècle de notre ère (Champsoloix 1955) jusqu'à la surexploitation des ressources forestières de ces dernières décennies. Des formations secondaires sont donc très fréquentes et entretiennent des relations dynamiques avec les premières, réduites souvent à une peau de chagrin. Ces aspects seront envisagés dans une deuxième partie. Mais les travaux consacrés à la dynamique forestière sont extrêmement rares. Après 1975, date marquant la fin de la guerre contre les États-Unis et la réunification du pays, les études phytosociologiques sur les forêts denses de plaine sont inexistantes. Elles se sont limitées aux effets des herbicides sur la végétation.

1.2.2.1 Les forêts denses sur « terres brunes »

Elles ont été décrites tout d'abord par Boulbet (1960), qui s'est intéressé à la végétation de la boucle de la Dong Nai, actuelle zone de Nam Cat Tien. Sur la rive droite, la formation végétale, appelée le pröng par les Cau Ma' (Boulbet 1960),

est une futaie de *Lagerstrœmia calyculata* associée à quelques *Dipterocarpus alatus*, *Hopea odorata*, *Azelia xylocarpa* et *Tetrameles nudiflora*.

Selon Schmid (1974), la strate dominante est constituée essentiellement d'espèces caducifoliées même si les espèces sempervirentes, dont les Dipterocarpaceae, font leur apparition lorsque la profondeur du sol ou son degré d'humidité augmente. C'est le cas notamment de *Dipterocarpus turbinatus* qui indique un passage à la forêt sempervirente. Comme Boulbet, il observe une nette dominance de *Lagerstrœmia calyculata*, en mélange avec des espèces appartenant aux familles des Combretaceae et des Fabaceae.

1.2.2.2 Les forêts denses sur « terres rouges »

Les terres rouges sur basaltes sont des sols ferrallitiques profonds sur lesquels se développe une forêt dense semi-caducifoliée.

Les espèces fréquentes et caractéristiques sont *Dracuntomelon duperreanum* (Anacardiaceae), *Phoebe* spp. (Lauraceae), *Pometia pinnata* (Sapindaceae), *Terminalia bellerica* (Combretaceae) et plusieurs espèces de Meliaceae (Schmid 1974). Les Dipterocarpaceae et les Fabaceae sont peu communes de même que *Lagerstrœmia calyculata*, espèce apparaissant dans les forêts de substitution (Schmid 1974).

La forêt dense sur terres rouges est également présente sur la rive gauche de la Dong Nai jusqu'au plateau de Blao (Boulbet 1960, figure 1.1). Sur ces contreforts, la forêt dense sur terres rouges est limitée aux crêtes basaltiques. Les Dipterocarpaceae peuvent être alors plus fréquentes avec *Hopea odorata*, *H. ferrea*, *Dipterocarpus alatus* et autres *Shorea* spp.

1.2.2.3 Les forêts sur schistes

Ces formations sont dominées par *Sindora siamensis*, *Xylia xylocarpa*, *Irvingia malayana*, *Parinari annamensis* et plusieurs espèces de *Lagerstrœmia* dont *L. calyculata*. Elles sont semi-caducifoliées. Le sous-bois est très fréquemment envahi par des bambous.

Aux pieds des collines schisteuses et granitiques sur des sols colluviaux humides, Schmid (1974) note la présence de formations sempervirentes avec *Hopea odorata* et *Dipterocarpus turbinatus*. Sur les sols schisteux, les défrichements ont été très fréquents (Boulbet 1960).

Tableau 1.2 : Répartition des principales espèces, très fréquentes + , ou moins fréquentes (+), selon le type de formations d'après les travaux de Maurand (1943), Boulbet (1960), Rollet (1960) et Schmid (1974).

FAMILLE	Espèces	Forêt caducifoliée sur terres brunes	Forêt semi- caducifoliée sur terres rouges	Forêt caducifoliée sur schistes	Forêt dense sur alluvions (jeunes et anciens)
DIPTEROCARPACEAE					
	<i>Dipterocarpus intricatus</i> Dyer.	+			
	<i>Dipterocarpus turbinatus</i> Gaertn.f.	+		(+)	
	<i>Hopea odorata</i> Roxb.	+	(+)	(+)	+
	<i>Dipterocarpus alatus</i> Roxb.	+	(+)		+
	<i>Hopea ferrea</i> Pierre in Lan.		(+)		
	<i>Dipterocarpus costatus</i> Gaertn.f.				+
	<i>Dipterocarpus dyeri</i> Pierre.				+
	<i>Anisoptera costata</i> Korth.				+
	<i>Shorea guiso</i> (Blco) Bl.				+
LYTHRACEAE					
	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> Kurz.	+	(+)	+	+
	<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i> Teijsm. & Binn.				+
COMBRETACEAE					
	<i>Terminalia chebula</i> Retz.	+			
	<i>Terminalia calamansanai</i> (Bl.) Rolfe	+			
	<i>Terminalia triptera</i> Stapf.	+			
	<i>Anogeissus acuminata</i> (DC.) Guill. & Perr.	+		+	
	<i>Terminalia bellerica</i> (Gaertn.) Roxb.		+		
FABACEAE					
	<i>Pterocarpus macrocarpus</i> Kurz.	+			
	<i>Azelia xylocarpa</i> (Kurz.) Craib.	+			+
	<i>Xylia xylocarpa</i> (Roxb.) Taubert			+	+
	<i>Sindora siamensis</i> (Teysm. ex Miq. var. <i>siamensis</i>)			+	+
RUBIACEAE					
	<i>Haldina cordifolia</i> (Roxb.) Ridsd.	+			
DATISACEAE					
	<i>Tetrameles nudiflora</i> R. Br.	+	(+)		
ANACARDIACEAE					
	<i>Dracuntomelom duperreanum</i> Pierre		+		
LAURACEAE					
	<i>Phoebe</i> spp.		+		
MELIACEAE					
	<i>Toona sureni</i> (Bl.) Moore	+	+		
	diverses espèces		++		
SAPINDACEAE					
	<i>Pometia pinnata</i> J.R. & G. Forst.		+		
IRVINGIACEAE					
	<i>Irvingia malayana</i> Oliv. ex Benn.			+	
ROSACEAE					
	<i>Parinari annamensis</i> Hance			+	+

1.2.2.4 Les forêts sur alluvions anciennes

Les alluvions recouvrent surtout le sud du pays et le littoral. Maurand (1943) donne une description d'une zone forestière située à 60 km à l'est de Ho Chi Minh Ville. Il note la présence de Dipterocarpaceae (*D. costatus*, *D. dyeri*, *Anisoptera cochinchinensis*, *Shorea vulgaris*) et d'espèces présentes également dans les formations sur schistes, *Sindora siamensis* et *Parinari annamensis*. Schmid (1974) note aussi la présence de *Lagerstrœmia calyculata*.

1.2.3 La dynamique des forêts denses de plaine

Rollet (1960) distingue trois formations majeures : les forêts denses de plaine, les forêts denses secondaires, les forêts semi-denses à *Lagerstrœmia*-légumineuses. Ces formations, d'après Rollet, ainsi que les forêts claires et la savane, sont reliées entre elles par des formations intermédiaires. "Elles comportent des faciès de dégradation dont la morphologie et la floristique peuvent être très éloignées des types originaux. Si on considère non plus la végétation actuelle mais son évolution dans le temps, on constate que chaque type a un dynamisme propre qui s'éloigne ou se rapproche plus ou moins vite du climax".

Les forêts denses sont certainement de vieilles formations secondaires. Selon Rollet (1960), "la plupart des forêts denses de plaine du sud indochinois sont des forêts secondaires vieilles qui, à la faveur des cultures sur brûlis ont vu proliférer leur stock originel de grandes Dipterocarpaceae grégaires et de *Lagerstrœmia*, toutes essences de lumière ». Maurand, en 1943, considérait déjà les forêts primaires comme "une exception, vestiges subsistant en des régions inhabitées".

La dominance d'espèces grégaires de lumière dans la composition floristique est certainement due à la pratique des cultures itinérantes ou "rays". Sans l'homme, les dominances seraient beaucoup moins accentuées. "Ce sont les rays qui assurent la constitution de futaies pures de *Lagerstrœmia* et de bouquets de *Dipterocarpus* et de *Tetrameles*, grandes espèces qui survivent à la poussée des essences d'ombre d'installation postérieure" (Rollet 1960). Les *Lagerstrœmia*, selon Rollet (1960), constituent « le tissu conjonctif » des forêts denses et n'entreraient normalement dans la composition de la végétation climacique que sur les terres peu profondes basaltiques ou schisteuses.

Selon Rollet (1960), les forêts semi-denses à *Lagerstrœmia*-légumineuses forment assez fréquemment la transition entre les forêts denses et les forêts claires et semblent avoir leur maximum de stabilité sur les terres brunes basaltiques rocheuses de pente. La strate arborée est continue et très uniforme, sans émergents et les *Lagerstrœmia* y sont très abondants pouvant former des futaies. Ils sont associés à *Xylia xylocarpa*, *Sindora cochinchinensis* et *Vitex pubescens* et à plusieurs espèces de *Dalbergia* (*D. bariensis*, *D. nigrescens*). Le sous-

bois est généralement constitué d'espèces de bambous. Avec l'introduction d'espèces à forêts claires, Rollet (1960) parle alors de forêts intermédiaires.

Les relations dynamiques entre les différentes formations sont résumées dans la figure 1.2. C'est une vue schématique car il existe de nombreuses variantes selon les caractéristiques pédologiques et les causes, l'intensité et la fréquence des perturbations.

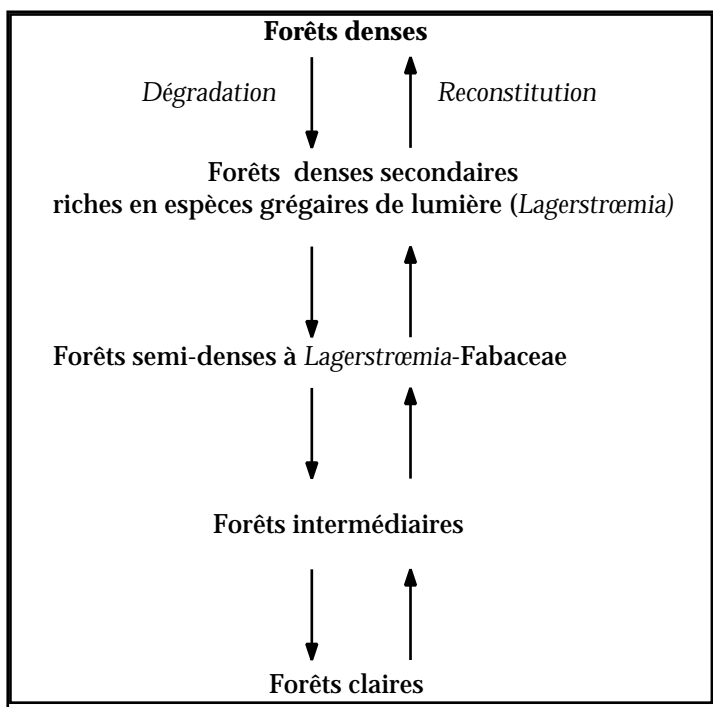


Figure 1.3 : Représentation schématique d'après Rollet (1960) des liens dynamiques entre les différents faciès de dégradation de la forêt dense suite à des dégradations répétées (cultures itinérantes, passage du feu, etc.).

1.3 L'état des forêts et la déforestation

1.3.1 Evolution des surfaces boisées

En 1943, la couverture forestière était de 14,3 millions d'hectares soit 44% de la surface totale. La gestion forestière, pendant la période coloniale, est déjà responsable de la perte de grandes surfaces boisées. Avant la seconde guerre mondiale, les causes sont clairement identifiées : exploitation tous azimuts, feux et agriculture itinérante, notamment dans le nord du Viêt-nam (Durand 1994).

En 1987, le taux de surfaces boisées est de 30 % avec 9,8 millions d'hectares qui se répartissent en 25 % de forêts naturelles et 5 % de plantations selon la FAO (1995) mais ces chiffres semblent largement surestimés². Dans l'Asie du Sud-Est

² Selon la FAO (1995), sont regroupées sous le terme de « forêt », toutes les formations végétales d'arbres (et/ou de bambous) de 7 mètres ou plus qui recouvrent au minimum 10% de la surface du sol. Ces critères paraissent surprenants car ils ne prennent pas en compte bon nombre de dégradations telles que les coupes

continentale, comprenant le Myanmar (ex-Birmanie), la Thaïlande, le Viêt-nam, le Cambodge et le Laos, ce taux est proche de 39 % (Ruangpanit 1995).

Le ministère des forêts (1988) donne le chiffre de 23,6% de surface forestière en 1983 soit 7,8 millions d'hectares. Collins *et al.* (1991) évaluent à 5,7 millions d'hectares la couverture forestière soit 17,3% du territoire. C'est l'estimation la plus basse.

Le taux de déforestation sur la période 1980-90 aurait été de 137 000 hectares par an (FAO 1995) soit 1,65 % des surfaces boisées. Ces chiffres apparaissent étonnamment bas et ceux obtenus dans les documents vietnamiens sont toujours plus élevés (200 000 hectares, SRV *et al.* 1991).

1.3.2 Les causes de la déforestation

1.3.2.1 Un besoin toujours plus grand en produit forestier

Le Viêt-nam avec 206 habitants/km² a l'une des plus fortes densités d'Asie. Dans ce pays à forte population rurale, cette pression démographique met en péril les ressources naturelles. Plusieurs causes de dégradation peuvent être citées :

** La surexploitation des ressources forestières à des fins commerciales*

Comme pour bon nombre de pays en développement, les produits forestiers représentent des revenus importants. Cependant, suite à la très nette diminution des ressources forestières, le gouvernement a interdit depuis 1992 l'exportation de bois brut ou scié (Durand 1994).

** Le besoin de terres cultivables*

Les défrichements représentent actuellement une des principales causes de déforestation. Ceci est particulièrement visible dans la province de Song Be, près du parc de Cat Tien, dont les terres fertiles attirent les populations venues du nord du pays. Il y a près de 14 millions d'hectares de terres dégradées et de collines dénudées (Ministère des forêts 1988) sur lesquelles les activités agricoles sont impossibles suite à l'érosion et à la perte de fertilité des sols. La mise en culture de nouvelles terres se fait donc au détriment des surfaces boisées.

** Le besoin de bois et de produits forestiers secondaires*

Les prélèvements en forêt restent fréquents. Pour les populations rurales, le bois est un matériau de base pour la construction et les produits forestiers secondaires représentent une source de revenus non négligeable (Coinon 1995, Badinand 1997).

** L'agriculture itinérante*

forestières qui sont rarement des coupes à blanc. L'écosystème forestier subit cependant une très forte diminution de sa biomasse et son équilibre est perturbé.

Pratiquée essentiellement par les ethnies minoritaires, cette activité se réduit suite aux programmes de sédentarisation mis en place par le gouvernement.

1.3.2.2 La guerre et l'utilisation des défoliants

Pendant la guerre et principalement de 1961 à 1970, deux millions d'hectares de forêt dont 500 000 ha de mangrove et d'arrière-mangrove, ont été dégradés par l'épandage d'herbicides³ (tableau 1.3). De 20 à 50% des mangroves ont été détruites selon Boffey (1971) qui rapporte les conclusions d'une étude de l'American Association for the Advancement of Science (AAAS). Les défoliants ont été très majoritairement utilisés pour détruire les zones boisées et les cultures agricoles. Outre la destruction de la végétation, ils ont également provoqué une nette dégradation des sols. Selon l'étude de l'AAAS, près de 35% des 5,6 millions d'hectares de forêts denses ont subi un ou plusieurs épandages.

Tableau 1.3 : Estimation des surfaces forestières traitées par des produits défoliants (d'après Orians & Pfeiffer 1970).

<i>Année</i>	<i>Surfaces forestières traitées par les défoliants (ha)</i>
1962	6 847
1963	13 806
1964	21 549
1965	37 890
1966	310 358
1967	594 579
1968	518 898

Les zones forestières les plus touchées ont été les régions situées au nord et au nord-ouest de Ho Chi Minh Ville (annexe 1.1) dans les provinces de Tay Ninh, Binh Long, Binh Duong, Phuoc Long and Long Khanh (Orians & Pfeiffer 1970). Ces deux auteurs estiment également que les dégâts commis dépassent largement les zones géographiques des seules cibles. Ils estiment à 25 % les zones qui ont subi plus d'un passage. Les abords des voies de communication (rivières, routes) étaient particulièrement visés.

Pour des raisons évidentes de sécurité, peu d'études de terrain en forêt ont été possibles pour estimer les effets immédiats des défoliants sur les arbres sauf pour les plantations d'hévéa et les mangroves. Elles se sont limitées à des reconnaissances aériennes. Les résultats ont donc été sujets à de nombreuses controverses (Norman 1974). Selon Tschirley (1969), les espèces des mangroves sont particulièrement sensibles aux défoliants même après un seul passage et la régénération sur ces zones dénudées est très rare après plusieurs années. Ce résultat est confirmé par Boffey (1971).

Pour la forêt dense, un premier passage provoque la mort de quelques arbres. Mais des passages successifs vont atteindre les jeunes arbres et plantules. Deux ou trois épandages peuvent éliminer jusqu'à 50 % de la biomasse forestière dans une forêt (Tschirley 1969). Dans les zones les plus dégradées, les herbacées ou

³ Les produits utilisés étaient l'agent orange (50%), l'agent blanc (35%) et l'agent bleu (15%).

bambous, résistants aux défoliants, envahissent les zones et bloquent ainsi la régénération.

Les effets des défoliants ont donc perturbé la dynamique forestière. Le peu d'informations disponibles et les rares études entreprises ne permettent pas de connaître les conséquences précises de l'utilisation de ces défoliants sur la dynamique forestière. Rétrospectivement, il n'est pas possible d'évaluer l'impact des herbicides ni leur rôle dans la formation de la mosaïque forestière telle qu'elle est observée dans le Parc National de Cat Tien.

1.4 La reconstitution de formations forestières : une nécessité

Les autorités ont tenté, sans grand succès, d'enrayer la disparition progressive de leur patrimoine forestier. En 1972, la loi de Protection des forêts insiste sur la conservation des zones forestières par le classement de certaines zones forestières en réserves, des programmes d'information pour une meilleure utilisation des produits forestiers et des programmes de sédentarisation des populations rurales. Actuellement, l'accent est davantage mis sur la nécessité de reboiser les zones dégradées comme les mangroves ou les collines dénudées.

Le gouvernement vietnamien a récemment initié plusieurs programmes dont le "World Food Programm Hill Area Reforestation Project" et le "Barren Land Greening Program" (ou programme 327). Ce sont des programmes de plantation forestière impliquant les populations rurales (Quy 1997). L'aide internationale s'oriente également vers d'importants programmes de plantation forestière. Par le passé, seuls quelques milliers d'hectares de dunes et de mangroves, particulièrement dégradées pendant la guerre, ont été replantés. Ailleurs, le reboisement était limité à des plantations, souvent monospécifiques, à partir d'espèces exotiques comme l'eucalyptus (*E. exerta*, *E. robusta*, *E. tereticornis*, *E. camaldulensis*), l'acacia (*A. mangium*, *A. auriculiformis*) ou le filao (*Casuarina equisetifolia*). De 1980 à 1990, les surfaces reforestées n'ont pas dépassé 50 000 hectares par an (FAO 1995).

Actuellement, le reboisement avec l'utilisation de plusieurs espèces locales est le principal objectif des autorités : "Pour des raisons écologiques, les plantations de forêts mixtes d'espèces locales doivent être préférées aux plantations monospécifiques d'espèces exotiques. Au Viêt-nam, certaines espèces locales peuvent être employées pour la reforestation et l'agroforesterie" (SRV et al. 1991).

Des essais de restauration de forêt à Dipterocarpaceae avec *Dipterocarpus alatus*, *D. dyeri*, *D. intricatus*, *D. condorensis*, *Hopea odorata*, *Shorea guiso*, *Anisoptera costata*, *Lagerstrœmia tomentosa*, *Wrightia annamensis*, *Phyllantus sapida*, *Strychnos nux vomica*, *Aquilaria crasna* et *Ochna integerrima* dans le sous-bois, sont développés depuis une dizaine d'années (Trung & Phong 1990). Le protocole de plantation présente l'avantage d'intervenir dans les zones envahies par les herbacées (« l'herbe américaine » ou *Pennisetum polystachyon* et « l'herbe

aux éléphants » ou *Imperata cylindrica*). Un modèle de plantation avec 26 espèces locales est actuellement testé dans le Parc National de Cat Tien.

CHAPITRE 2

Le contexte scientifique

Les forêts matures et secondaires : typologie et dynamique floristique

Les formations forestières du Parc National de Cat Tien sont représentatives des forêts du sud du Viêt-nam. Le parc peut être vu comme une mosaïque de formations forestières se situant à différents stades de développement (De Cauwer & De Wulf 1994). Certaines formations sont typiquement secondaires. La distinction entre les forêts secondaires et les formations matures repose sur un ensemble de caractéristiques structurales et de paramètres floristiques présentés dans ce chapitre. La typologie des formations est un préalable indispensable à une approche de la dynamique forestière. La composition floristique des formations secondaires se modifie et elles entretiennent avec les formations peu ou pas perturbées des relations dynamiques. On parle alors de successions forestières.

2.1 Les successions : quelques généralités

Les successions écologiques ont fait l'objet de très nombreuses études depuis la fin du siècle dernier. Ce domaine d'étude privilégié des écologues a donc très largement contribué à fournir plusieurs concepts et théories. Les causes, les mécanismes, les séquences et les modèles (Horn 1974, Connell & Slayter 1977, Lepart & Escarre 1983, Finegan 1984, Pickett *et al.* 1987, Van Andel *et al.* 1993, McCook 1994, Cook 1996) sont définis et illustrent plusieurs théories dont les théories holistes et réductionnistes, toujours sujettes à controverse. En même temps que s'affinent les connaissances dans ce domaine, se développent des débats sur la terminologie. Le terme même de succession est remis en cause depuis Egler (1954) qui lui préfère celui de "développement de la végétation".

Comme le souligne Cook (1996), le concept des successions est encore en évolution. Cet auteur retient cependant quatre éléments de compréhension, généralement admis :

- les perturbations ont un rôle non négligeable sur la dynamique de végétation, ce qui a plusieurs conséquences : absence dans certains cas d'équilibre stable et de climax potentiel, plusieurs types de succession sont possibles, régression ou blocage de la succession ;
- l'aléatoire joue un rôle non négligeable ;
- certains traits d'histoire de vie doivent être pris en compte pour expliquer les successions ;
- différents mécanismes (facilitation, tolérance, inhibition) peuvent intervenir pendant la succession.

Notre but n'est pas de faire une synthèse de l'évolution des théories mais plutôt de fournir les éléments de base fixant le contexte scientifique de l'étude et de dresser un bilan bibliographique de la connaissance acquise sur les successions forestières tropicales.

Blondel (1979) définit la succession écologique comme "*l'ensemble des processus par lesquels un écosystème naturellement ou artificiellement altéré ou détruit entreprend spontanément de se reconstituer pour recouvrer un état qui soit en quelque sorte un fac-similé de son état initial*". Finegan (1984) la définit comme "*le changement directionnel de la composition floristique et de la*

physionomie d'une zone où le climat reste constant ". Même si c'est un processus continu, différents stades caractéristiques, définis à partir de critères physiologiques et floristiques, peuvent être distingués.

La composition floristique pour chacun de ces stades peut fluctuer. Mais la fluctuation présente un caractère réversible alors que la succession est au contraire directionnelle à partir d'un état antérieur.

La prise en compte de l'échelle spatiale permet par ailleurs de distinguer plusieurs « types » de dynamique de végétation selon Van der Maarel (1996). Cet auteur sépare les processus dynamiques intervenant à l'intérieur d'une communauté stable (fluctuations, dynamique de la végétation dans un chablis, dynamique des patchs, etc.) ou de plusieurs communautés (successions secondaires, primaires et séculaires). Il peut donc exister plusieurs processus de dynamique imbriqués.

Une communauté telle qu'une forêt naturelle définie à l'échelle d'un massif forestier, peut être considérée comme un ensemble d'éco-unités forestières, défini par Oldeman (1990) comme une unité de végétation ayant commencé son développement au même moment et sur la même surface à la suite d'une perturbation. Cette zone doit être alors considérée comme une mosaïque forestière (« silvatic mosaic », Oldeman 1990) ensemble d'éco-unités à différentes phases de développement et caractérisant différents stades de la succession. Quatre phases de développement (innovation, « aggradation », biostatique et dégradation) sont distinguées. Pour Oldeman (1990), une succession forestière est une succession d'éco-unités. Au cours de la succession, les éco-unités ont tendance à se morceler avec la chute des arbres initiant de plus petites éco-unités. L'éco-unité est ainsi considérée par Oldeman (1990, p166) comme « un sous-processus de la succession ».

Blondel (1986) parle alors de *metaclimax*, "ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous également nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle du paysage". Chaque stade des successions écologiques est en déséquilibre avec le climat mais l'ensemble de la mosaïque contient davantage d'espèces que n'importe lequel de ses stades constitutifs.

Succession secondaire et primaire

On parle de succession secondaire pour les changements qui suivent la perturbation d'un habitat (abandon de terres agricoles, passage du feu) et de succession primaire pour le développement d'une communauté sur un site auparavant sans végétation (terrains abandonnés par les glaciers par exemple). Les facteurs de l'environnement vont être modifiés et vont diriger les successions primaires. C'est au contraire l'interaction entre les espèces qui sera la force majeure d'évolution pour les successions secondaires.

2.2 Les successions forestières en zones tropicales : forêts secondaires et forêts matures

L'étude des successions et les aspects théoriques ont surtout été établis et testés à partir d'études dans des zones tempérées (Oldeman 1990) où les successions d'espèces et la mise en évidence d'espèces caractéristiques des stades de succession sont beaucoup plus aisées.

A cause de l'importante diversité floristique et notamment du grand nombre d'espèces rares, de la nature et de l'étendue des perturbations, les successions varient beaucoup dans les zones tropicales. "*La succession dans les forêts tropicales humides est dynamique et probabiliste alors qu'elle est prévisible en zone tempérée où les processus sont linéaires*" (Bazzaz & Pickett 1980). En outre l'équilibre floristique des forêts primaires est une notion très discutée et remise en cause (Hubbell & Foster 1986). Il existe une abondante littérature sur l'étude des successions d'espèces dans les chablis (Denslow 1980, 1987, Hubbell & Foster 1986, Brokaw 1987).

Les études ont été consacrées également à la recolonisation après glissement de terrain (Walker *et al.* 1996, Myster & Walker 1997), après une coupe (Maury-Lechon 1982) mais surtout à l'étude des premiers stades de recolonisation après abandon des zones agricoles (Brown & Lugo 1990, Oldeman 1990 pour une revue bibliographique, Riswan & Abdulhadi 1992). L'âge des formations secondaires étudiées dépasse rarement une vingtaine d'années. Ces études sont basées sur l'évolution des paramètres structuraux, de la biomasse et de la fertilité des sols (Harcombe 1980, Snedaker 1980).

Plus rares sont les études distinguant les formations secondaires plus âgées et les formations matures (Knight 1975, Hartshorn 1980, Zimmerman *et al.* 1994, Aide *et al.* 1995, 1996, Zou *et al.* 1995 au Porto Rico, Kappelle *et al.* 1996 au Pérou) car comme le soulignent Brown & Lugo (1990) la distinction entre les vieilles forêts secondaires et des forêts matures est délicate. Or la résilience, durée de retour de l'écosystème à son état initial (Ewel 1980), est très longue pour les zones tropicales et difficilement mesurable. Riswan *et al.* (1985) fournissent cependant quelques estimations en comparant des forêts mixtes à Dipterocarpaceae matures et secondaires (35 ans) de Samarinda (Kalimantan est, Indonésie). A partir d'indices de similarité, de la biomasse, de la taille des chablis et de mesures de croissance, ils estiment à 70 ans la durée nécessaire pour obtenir un nombre stable d'espèces secondaires et à 150 ans pour les espèces caractéristiques des forêts primaires.

Tableau 2.4 : Caractéristiques structurales et fonctionnelles des forêts tropicales humides (à partir de Clark 1996).

Caractéristiques	Forêts secondaires jeunes	Forêts secondaires vieilles	Forêts légèrement dégradées
Surface terrière	faible	moyenne	moyenne
Distribution diamétrique (mesurée par le coefficient de variation)	faible	moyen	moyen
Canopée	canopée uniforme, peu de chablis	canopée uniforme, chablis plus fréquents	hauteur variable de la canopée, petits et grands cl
Lianes et/ou épiphytes	absentes	rares	fréquence variable, l'histoire du peupl
Arbres morts au sol	fréquence variable selon la nature de la dégradation	souvent absents	souvent présents
Arbres avec de gros diamètres (> 70 cm)	absents sauf vestiges	souvent absents	souvent absents ou
Espèces à dispersion zoochore avec de grosses graines et peu ou pas de dormance	rares	moins rares que pour les forêts jeunes	nombreuses

Le terme de maturité a été utilisé par Hartshorn (1980) pour désigner les forêts primaires, vierges, non perturbées. Elles s'opposent aux forêts secondaires, définies par Brown & Lugo (1990) comme une formation se développant suite à une perturbation d'origine humaine. Cette acception est remise en cause par Corlett (1994) mais aussi par Clark (1996) pour qui la discrimination ne porte pas sur la nature de la perturbation mais sur l'intensité. Pour ces auteurs, les forêts vierges de toutes perturbations humaines sont extrêmement rares (pour preuve, les changements climatiques à l'échelle de la planète). Corlett (1994) désigne alors les forêts secondaires comme des formations se développant sur un site qui n'a pas en permanence été recouvert de forêt et dont les conséquences de la perturbation sont encore perceptibles dans les paramètres structuraux et/ou floristiques.

Dans le Parc National de Cat Tien, la nature et l'importance des perturbations ne sont pas connues. C'est donc seulement à partir des paramètres structuraux et floristiques que seront distinguées les formations secondaires des formations matures. Ces dernières peuvent regrouper à la fois de très vieilles formations secondaires et des forêts peu ou pas perturbées.

Il faut alors déterminer les paramètres caractéristiques de ces deux états. Les paramètres structuraux se réfèrent à la distribution spatiale et temporelle des arbres et les paramètres floristiques décrivent les compositions floristiques et la répartition des espèces.

Clark (1996) fait une synthèse des caractéristiques structurales et fonctionnelles de quatre types de forêts tropicales humides (tableau 2.1). Seuls les paramètres simples sont retenus pour classer ces types appartenant à un continuum depuis la jeune forêt secondaire (« young secondary forest ») jusqu'à la forêt mature (« old-growth forest »). L'appréciation qualitative des paramètres manque de précision mais s'avère toutefois utile pour comparer les formations forestières d'une même zone.

L'examen des paramètres structuraux n'est cependant pas suffisant pour apprécier le stade de développement des formations forestières. Il faut également s'intéresser aux paramètres floristiques et à la biologie des espèces. Parmi ceux-ci, Clark (1996) ne retient que le mode de dispersion et l'existence d'une dormance pour la graine (tableau 2.1).

A partir d'une étude sur les forêts humides d'Amérique centrale, Budowski (1963, 1965), dont les travaux ont très largement inspiré Clark (1996), reconnaît quatre grandes phases dans un processus successional : pionnière, secondaire précoce, secondaire tardive et climacique. La distinction de ces stades est basée sur l'âge de la communauté, le nombre de strates et les hauteurs respectives atteintes, sur le nombre d'espèces et leur distribution géographique.

Mais cet auteur insiste surtout sur les caractères écologiques des espèces. A chaque stade de la succession, il regroupe donc des espèces typiques qui partagent un ensemble de caractères communs. Il reprend ainsi les premiers travaux de Mangenot (1955) et de Van Steenis (1956) qui mettent en avant le rôle des « espèces cicatricielles » ou des « espèces nomades » dans la reconstitution du couvert.

Budowski (1965) regroupe les espèces **pionnières** et **précoces secondaires** caractéristiques des deux premiers stades. Elles ont une large amplitude d'habitat et sont bien adaptées à la sécheresse. Les espèces **secondaires tardives** sont des espèces décidues. Elles peuvent caractériser les formations sèches et décidues climaciques mais ne peuvent se régénérer dans des forêts humides même si elles persistent grâce à une durée de vie élevée. Enfin les espèces **climaciques** ont une amplitude d'habitat plus réduite.

La répartition des espèces d'arbres tropicaux en différents groupes écologiques (Alexandre 1989) ou groupes fonctionnels (Favrichon 1994), groupes d'espèces jouant le même rôle dans la dynamique a été un important sujet d'étude ces vingt dernières années. Budowski (1963, 1965) s'intéressait à la place occupée par les espèces lors des différentes phases de recolonisation après abandon de terres agricoles. Par la suite, la définition de ces groupes a reposé essentiellement sur l'étude des successions d'espèces dans les chablis.

Il est classiquement admis que "le chablis est le point de départ de la sylvigénèse" (Oldeman 1974), la régénération des espèces étant très dépendante de l'existence d'un chablis à un moment de leur cycle de développement. Le renouvellement de la forêt n'est cependant pas limité à ce seul mécanisme et il peut également intervenir par des substitutions ou le glissement d'unités circulaires (Pascal 1995, Péliissier 1995). L'étude de la régénération naturelle des espèces est donc essentielle pour constituer les groupes écologiques. La régénération naturelle est définie par Rollet (1969) au sens statique comme l'ensemble des préexistants et au sens dynamique, comme l'ensemble des processus par lesquels la forêt dense se reproduit naturellement.

Le regroupement des espèces est donc basé sur tout un ensemble de caractères écologiques, de traits d'histoire de vie définis pour chacune des phases de la vie d'un arbre mais concerne surtout les premiers stades (Alexandre 1989).

Deux groupes sont classiquement reconnus (Swaine & Whitmore 1988). Ils distinguent les espèces pionnières des espèces non-pionnières. Quelques caractères typiques ou traits d'histoire de vie sont présentés mais une abondante littérature existe à ce sujet : les caractéristiques de la reproduction (floraison, fructification et dispersion) sont analysées par Opler *et al.* (1980), l'aspect physiologique est développé par Bazzaz & Pickett (1980), Ewel (1980) et Lebron (1980).

Les espèces pionnières ont une durée de vie limitée (10 ans), une fructification précoce, continue et abondante. Les diaspores sont dispersées par les animaux mais aussi par le vent sur de longues distances. Les graines se conservent longtemps et constituent le potentiel séminal édaphique (Alexandre 1982). Ces espèces pionnières sont des espèces typiquement héliophiles pour tous les stades de développement (plantules, jeunes arbres, arbres adultes).

Les espèces non-pionnières (appelées aussi « climaciques » par Swaine & Whitmore 1988) ont au contraire une durée de vie plus longue. Ce sont les espèces qui constituent la canopée. La quantité de graines produite est moindre et le rythme de fructification n'est pas régulier mais peut correspondre, comme pour les Dipterocarpaceae en Asie, à des périodes de « mast fruiting » après des

phases de « mass-flowering » (Appanah 1985). Les graines, de grosse taille, n'ont pas de dormance et germent rapidement en sous-bois. L'absence de lumière est tolérée par les plantules et les jeunes arbres.

Pour d'autres auteurs, cette distinction n'est pas suffisante. Ainsi Budowski (1965) et Alexandre (1989) intègrent un groupe d'espèces intermédiaire qu'ils nomment respectivement secondaires tardives et géantes anémochores (voir aussi Riera *et al.* 1990). Ces espèces présentent avec les pionnières des caractéristiques communes mais ont une durée de vie plus élevée, une croissance moins rapide et atteignent de plus grandes tailles.

Les précédents groupes appartiennent certainement à un continuum avec, aux deux extrêmes, les espèces pionnières et les espèces non-pionnières. L'existence de ces deux groupes n'est pas satisfaisante car de nombreuses espèces ont des comportements intermédiaires comme le montre l'étude de six espèces non-pionnières de Clark & Clark (1992), basée sur des données quantitatives de certains traits d'histoire de vie comme la taille des graines, la croissance diamétrique et en hauteur, le taux de mortalité pour différents stades de développement et dans différents habitats forestiers. Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos (1992) fournissent également une étude complète sur *Cecropia obtusifolia*, espèce typiquement pionnière. Mais ces études sont rares et l'état actuel des connaissances ne permet pas de distinguer plus de deux ou trois groupes à l'intérieur du continuum. Comme le souligne Alexandre (1989) : « Toute classification reste une vue de l'esprit mais sans classification il n'est pas de simplification simple, de représentation rapide et cependant précise ».

Parmi l'ensemble des caractères retenus pour définir les groupes, certains ont une importance particulière comme la résistance à la dessiccation ou son absence et la présence d'un mécanisme de dormance limitant la germination en dehors des trouées (Alexandre 1989), la longévité des espèces (Mangenot 1955, Van Steenis 1956) ou le besoin de lumière par l'espèce pendant son cycle de croissance, appelé le tempérament d'une espèce (Lanier 1986). Trois tempéraments sont reconnus et distinguent les espèces héliophiles, semi-tolérantes et tolérantes. Oldeman & Van Dijk (1991) définissent le tempérament comme « l'ensemble des caractéristiques de croissance et de développement d'un arbre dans une éco-unité forestière ». Pour beaucoup d'auteurs, le tempérament est un facteur suffisant pour distinguer les groupes d'espèces. Favrichon (1994) assimile les groupes fonctionnels à des groupes de « tempérament vis-à-vis de la lumière ». La notion de tempérament est donc souvent confondue avec celle de groupes écologiques. En tenant compte de processus successionnels, on passe du concept de tempérament à celui de stratégie.

Denslow (1987) retient également le facteur lumière : « Les traits d'histoire de vie des espèces de forêts tropicales peuvent être classées le long d'un continuum de lumière depuis les espèces rudérales typiquement héliophiles jusqu'aux espèces tolérant l'ombre et à croissance lente ». Le développement et la croissance des plantules et des jeunes arbres sont déterminés principalement par ce facteur. En s'inspirant du schéma de Grime (1977), cet auteur définit trois catégories d'espèces : « tropical ruderal species », « large gap species » et « small gap species ».

La régénération des premières est limitée à des zones ouvertes (abandon de terres agricoles, chablis multiples, glissement de terrain). Ce sont les espèces **pionnières**. Les graines et les plantules des « large gap species » ont besoin des conditions lumineuses rencontrées dans des chablis pour se développer. Elles correspondent au 2^{ème} groupe de Budowski (1965) et d'Alexandre (1989). Ce sont **des espèces pionnières à vie longue** ou secondaires tardives. Dans une formation fermée, leur distribution diamétrique a l'allure d'une courbe en cloche (Rollet 1978). Les espèces du dernier groupe peuvent se régénérer dans le sous-bois même si elles dépendent d'un chablis pour atteindre la canopée. Ce sont les espèces non-pionnières. Elles caractérisent les formations matures et leur répartition diamétrique a la forme d'une courbe en L (courbe décroissante continue). Leur population est stable. L'espèce, capable de se régénérer en sous-bois, est présente dans toutes les classes de diamètre.

Dans la suite du travail, nous utiliserons les termes d'espèces pionnières, d'espèces pionnières à vie longue et d'espèces structurantes pour désigner les trois groupes d'espèces.

La relation entre les traits d'histoire de vie et les stades caractéristiques occupés par les espèces permet de définir une stratégie ou histoire de vie (Begon *et al.* 1986) même si ces stratégies en relation avec le stade de succession et l'habitat ont été simplifiées (Brown 1992).

Pour Alexandre (1989), les trois groupes correspondent respectivement à la stratégie trouée/trouée (pionnières), forêt/trouée et forêt/forêt. En considérant non plus le développement de l'arbre dans une éco-unité mais dans une mosaïque forestière, Oldeman & Van Dijk (1988) définissent à partir des caractéristiques écologiques précédentes plusieurs stratégies en donnant une place prépondérante au facteur lumière. Ils distinguent les « joueurs » (gamblers) des « lutteurs » (strugglers). Les premiers regroupent les espèces strictement pionnières dont tout le cycle de développement doit se dérouler en pleine lumière. A l'opposé les lutteurs regroupent des espèces s'installant en sous-bois et qui vont gagner chaque fois qu'une petite éco-unité se crée dans leur voisinage. Entre ces deux stratégies extrêmes, de nombreuses autres variantes peuvent exister.

2.3 Le cadre de l'étude

Il ressort de cette synthèse que la typologie des formations est établie à partir de paramètres relatifs à l'ensemble du peuplement. Classiquement les dispositifs de recherche s'intéressent surtout au peuplement d'arbres de 10 cm de diamètre ou plus. On peut citer le dispositif d'Uppangala en Inde (Pascal & Pélissier 1995), de Paracou en Guyane (Schmitt & Bariteau 1990) ou de Pasoh en

Malaisie (Kochumen *et al.* 1990). Cette valeur seuil a également été choisie dans notre étude.

Les paramètres étudiés sont des paramètres de structure relatifs à la densité, à la surface terrière, à la structure diamétrique et à la structure floristique (richesse, diversité et phénologie). Ces paramètres sont définis pour l'ensemble du peuplement.

L'étude de la structure floristique doit être cependant affinée. Ceci impose une analyse au niveau spécifique en distinguant tout d'abord les espèces émergentes et de la canopée et celles du sous-bois. Elles n'ont pas la même importance dans la typologie et le même rôle dans la dynamique. Comme nous l'avons vu, les formations forestières, selon leur degré de maturité, sont caractérisées par des groupes d'espèces partageant un ensemble de caractères communs. Parmi l'ensemble des caractères, nous avons choisi d'étudier le tempérament des espèces, c'est-à-dire le besoin de lumière pendant le cycle de développement. Si les espèces ont, pour une très grande majorité, besoin de lumière au stade adulte (exceptées les espèces de sous-bois purement sciaphiles), les conditions requises pendant les plus jeunes stades diffèrent selon le tempérament. La prise en compte d'autres caractères n'a pas été possible avec la courte durée de l'étude sur le terrain.

Dans un premier temps, le tempérament peut être étudié par la distribution diamétrique des arbres de plus de 10 cm pour chacune des espèces. Mais la définition du tempérament impose de travailler sur des peuplements plus jeunes, donc de s'intéresser à la régénération naturelle des espèces.

L'étude de la régénération naturelle dans les différentes formations forestières présente un autre avantage. Elle donne des indications du devenir de la forêt et permet d'aborder la notion de stabilité floristique des formations. La typologie floristique des formations s'accompagne donc d'une approche de la dynamique de la mosaïque forestière. La mise en évidence de liens floristiques sera établie en comparant les compositions floristiques des parcelles. Les données sur la régénération naturelle des principales espèces nous aideront à replacer les formations secondaires dans une série successionale. La régénération naturelle des espèces sera complétée par d'autres relevés sur des zones agricoles abandonnées et proches de zones forestières afin de connaître les espèces recolonisant ces grandes ouvertures.

CHAPITRE 3

Le Parc National de Cat Tien

Les études écologiques réalisées dans le Parc National de Cat Tien sont rares exceptés les travaux de Vandekerkhove *et al.* (1993) et de Robson *et al.* (1994). Ce chapitre, consacré à une présentation générale du parc, est une synthèse de l'ensemble des connaissances scientifiques.

3.1 Présentation

3.1.1 La situation géographique

La réserve forestière de Nam Cat Tien a été créée en 1978. Cette aire protégée, d'environ 40 000 hectares⁴ devient, en 1992, le Parc National de Nam Cat Tien. Il fait partie des 10 parcs nationaux du Viêt-nam (Sung 1995). Il est situé dans une aire géographique de faible altitude aux pieds des hauts plateaux (11° 20' 50'' - 11° 32' 13'' N et 107° 11' 13'' - 107° 28' 20'' E) à environ 130 kilomètres au nord-est d'Ho Chi Minh Ville, dans la province de Dong Nai (district de Tan Phu).

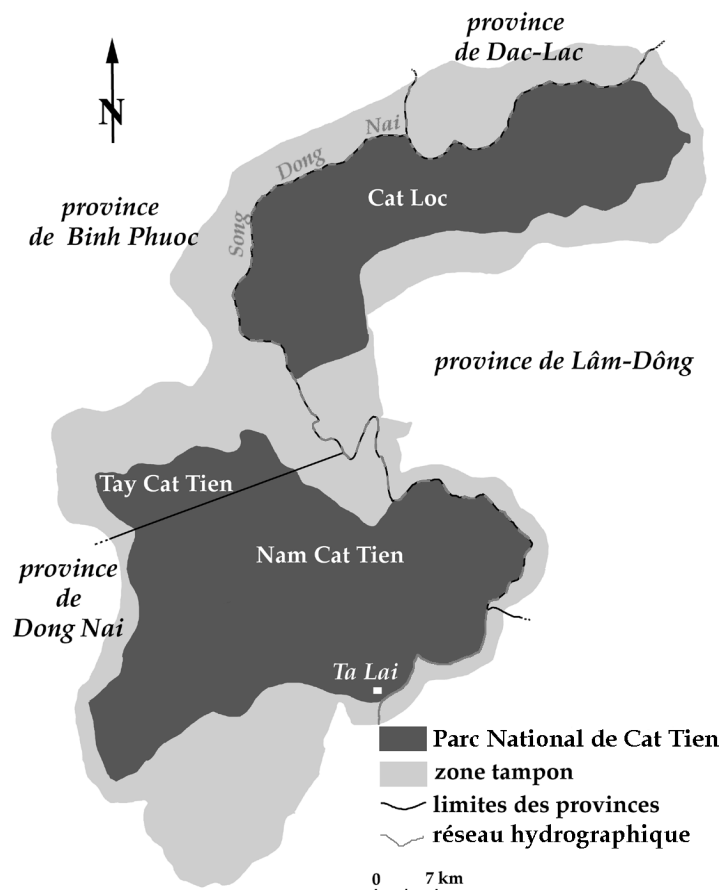


Figure 3.4: Aires de Nam Cat Tien, de Tay Cat Tien et de Cat Loc constituant avec la zone tampon le Parc National de Cat Tien depuis mai 1998.

⁴ La seule valeur fiable est donnée par De Cauwer & De Wulf (1994). La superficie de Nam Cat Tien serait de 41533,9 ha d'après l'analyse d'images satellites.

Il est limité au nord-ouest par la frontière administrative de la province de Binh Phuoc (ex Song Be) et la réserve de **Tay Cat Tien** de 5400 hectares (figure 3.1). Au nord-est, il est bordé par la province de Lâm Đông dans laquelle se trouve **Cat Loc** (appelé aussi Bac Cat Tien), aire de protection du rhinocéros de Java. Le Parc National a été agrandi en incluant ces deux réserves ainsi qu'une zone tampon (figure 3.1) créant ainsi le Parc National de **Cat Tien**. Il a été officiellement établi en mai 1998 (voir 3.2.4). Cette dénomination était cependant adoptée depuis plusieurs années pour la seule région de Nam Cat Tien, où s'est déroulée notre étude. Dans la suite de ce travail, nous parlerons du Parc National de Cat Tien en le limitant géographiquement à la région de Nam Cat Tien.

3.1.2 L'environnement physique

3.1.2.1 Le climat

Cette zone est soumise à un climat tropical, chaud et humide avec alternance de deux saisons, sèche et humide (Gausson *et al.* 1967). Il n'y a pas de station météorologique installée dans le parc. Les données présentées (figure 3.2) sont donc celles de la station de Dong Phu (altitude 100 mètres) située dans la province de Binh Phuoc à une trentaine de kilomètres du parc (Technical and scientific commission of Song Be Province 1995).

Les précipitations annuelles sont en moyenne de 2450 mm. La mousson du sud-ouest dure 8 mois, d'avril à novembre, avec un maximum en août et septembre. De décembre à mars les précipitations sont très faibles (< 40 mm). Celles des mois d'avril et de novembre sont intermédiaires et peuvent beaucoup varier selon la précocité ou le retard de la mousson et l'influence des tornades qui sévissent à la fin de l'année. Ce bioclimat est donc caractérisé par quatre mois secs ($P < 2T$, P et T sont les précipitations et les températures mensuelles). Le taux d'humidité est toujours supérieur à 70%.

La température moyenne est proche de 26 degrés. La fin de la saison sèche coïncide avec les mois les plus chauds (mars, avril et mai) mais l'amplitude thermique au cours de l'année est faible. Décembre est le mois le plus frais (23,9 °C) et avril est le plus chaud (29,1 °C).

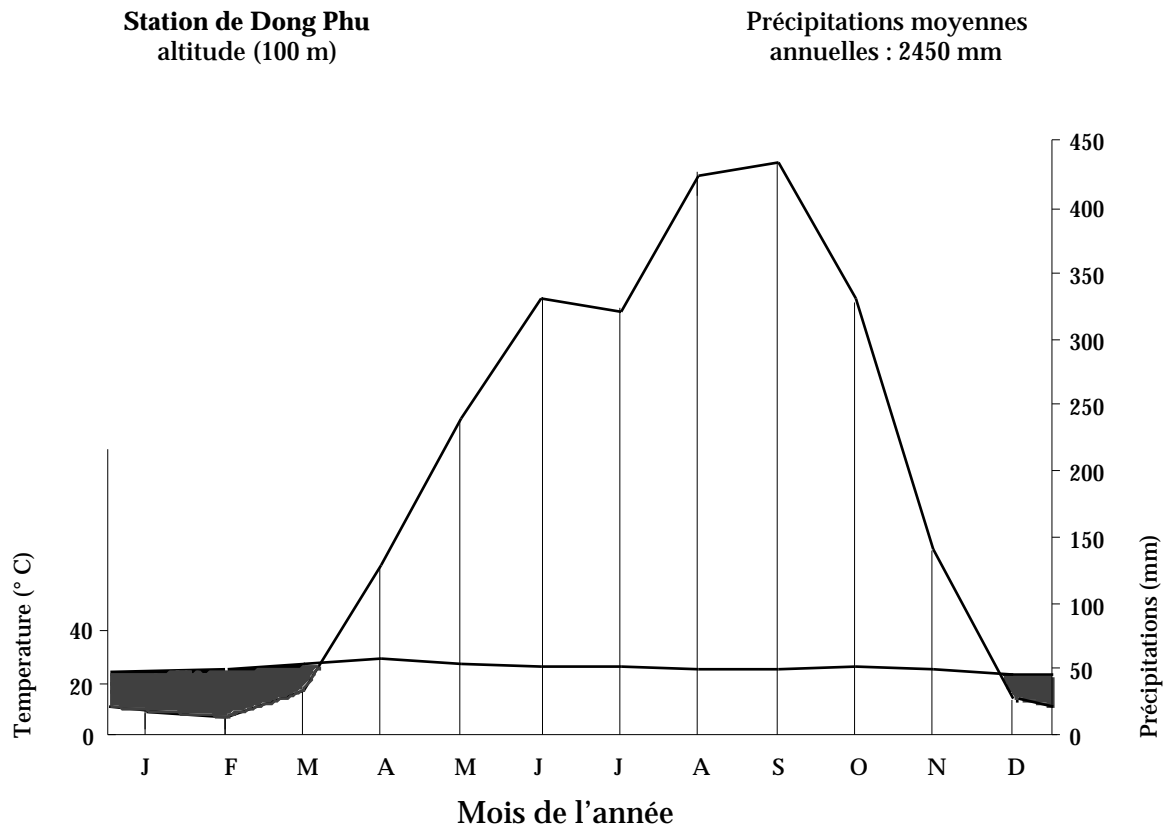


Figure 3.5 : Diagramme ombrothermique de la station de Dong Phu située dans la province de Binh Phuoc (données météorologiques de 1976 à 1990). Les zones grisées indiquent les périodes de sécheresse.

Le parc est épargné par les typhons qui sévissent surtout au nord et dans le centre du pays de juillet à novembre. La limite des zones frappées par ces tornades est au nord de Nha Trang (Gausson *et al.* 1967).

3.1.2.2 La topographie

Deux zones topographiques peuvent être distinguées dans le parc (figure 3.3) :

- La partie est, délimitée par la rivière Dong Nai, couvre une zone de plaine dont l'altitude varie de 100 à 150 mètres.
- La partie ouest, couvrant les deux tiers du parc, possède un relief beaucoup plus accentué. C'est un paysage de collines, les plus élevées atteignant 375 mètres d'altitude.

Au nord, entre ces deux ensembles, se distinguent des lacs et des marécages (Bau Sua, Bau Ca, Bau Chim) pouvant s'étendre sur 2500 hectares en saison des pluies et seulement sur une trentaine d'hectares en saison sèche.

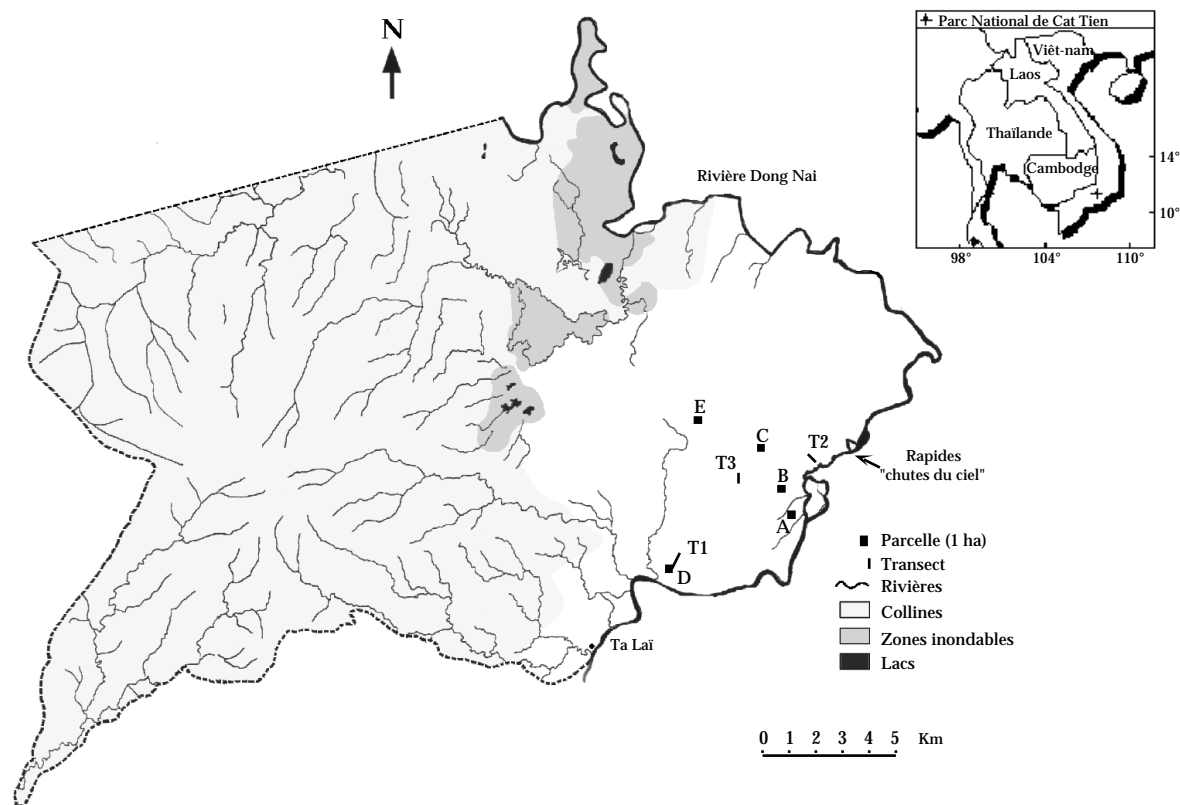


Figure 3.6 : Carte du Parc National de Cat Tien (région de Nam Cat Tien) et emplacement des parcelles et des transects. La plaine, partie est du parc, est appelée le “pröng” d’après les Ma’ (cf. 3.2.1, Boulbet 1960).

3.1.2.3 Le sol

Aucune étude précise des sols n’a été entreprise sur l’ensemble du parc. La région du bas Dong Nai n’a pas été étudiée par Moormann (1961) qui a réalisé la carte des sols du Viêt-nam. Les descriptions pédologiques réalisées dans le cadre de ce travail, mais limitées aux parcelles d’étude, seront présentées dans le chapitre 5.

Par le passé, l’intense activité volcanique est à l’origine de la présence d’une couche de basaltes avec des blocs de tailles variables qui affleurent en surface. Cette couche basaltique est présente uniquement dans la plaine du parc, couvrant ainsi près du tiers de la superficie du parc. Les basaltes sont également trouvés à l’extérieur du parc sur la rive droite de la rivière Dong Nai. Sur ces basaltes, les sols bruns ont d’excellentes caractéristiques chimiques et physiques. A vocation agricole, ces sols très fertiles permettent trois rotations par année : maïs, soja et tabac (Deturck, *comm. pers.*). Le coton, la canne à sucre et de nombreuses espèces d’arbres fruitiers sont aussi cultivés.

Dans les zones de collines, les sols se développent sur un substrat de type schisto-gréseux. Leur fertilité est faible et leurs caractéristiques physiques peu intéressantes : mauvaise structure, infiltration longue, grande sensibilité à l’érosion.

Un troisième type de sols est trouvé le long de la rivière Dong Nai et près des marécages. Il est d'origine alluvionnaire.

3.1.2.4 L'hydrologie

La surface boisée du parc joue un rôle très important sur le régime hydrique de la région. Le parc est bordé sur 56 km par la rivière Dong Nai (figure 3.3). Les nombreux marécages du parc constituent une réserve d'eau durant la mousson. Sillonné par de nombreux petits cours d'eau, surtout dans la partie ouest, le parc alimente et régule le débit de la rivière Dong Nai sur laquelle a été construite la station hydroélectrique de Tri An, située en aval du parc, à une vingtaine de kilomètres. Tout le sud du pays, dont la principale ville, Ho Chi Minh Ville, dépend en grande partie de la production d'électricité de ce site.

Par son rôle régulateur, le parc limite ainsi les inondations déjà fréquentes dans les régions voisines, comme sur la commune de Dak Lua et le district de Cat Tien situés au nord du parc. La conservation des formations boisées du parc apparaît donc comme une priorité absolue pour éviter des inondations plus importantes.

3.1.3 Les formations végétales

Deux études seulement ont été entreprises dans le parc pour décrire les formations végétales :

- à partir de photos aériennes, le « Forest Inventory and Planning Institute » (FIPI) a établi une carte des ressources forestières distinguant ainsi les zones forestières riches, moyennes, pauvres, les zones en régénération et les forêts de bambous. Mais cette carte, n'étant pas complétée par des relevés de terrain, est peu fiable et apporte peu d'informations.

- De Cauwer & De Wulf (1994), après analyse d'images satellites, ont établi une ébauche de carte de la végétation (annexe 3.1 et tableau 3.1). Ces travaux sont complétés par l'étude de terrain de Vandekerkhove *et al.* (1993).

Toute la partie est du parc est constituée de formations forestières primaires et secondaires (annexe 3.1). Les formations mixtes à bambous sont rencontrées également dans cette partie mais seulement par taches. Le long de la rivière au nord-est et au sud-est, des bambous forment des peuplements presque purs. Au centre du parc, ils sont également observés dans les zones périphériques des marécages. Les formations à bambous dominent également toute la partie nord-ouest du parc. Dans le sud-ouest on observe des formations mixtes, mélange de bambous et d'espèces de forêts secondaires.

Tableau 3.5 : Surface occupée (en %) par les diverses formations forestières ou non forestières de Cat Tien (d'après les résultats de De Cauwer & De Wulf 1994).

Formations forestières	Surface occupée (%)
Formation à bambous	30,4
Formation mixte à bambous	18,9
Forêt secondaire	23,3
Forêt primaire	17,7
Total	90,3
Autres formations	
Zones agricoles et habitations	1,4
Marécages	4,5
Lacs, étangs	0,8
Végétation herbacée	3
Total	9,7
Total	100

Des descriptions plus précises sont obtenues dans l'étude de Vandekerkhove *et al.* (1993). Ces auteurs distinguent plusieurs formations dont :

- **la formation à *Lagerstrœmia*** : ce n'est pas une formation mature car cette espèce, très dominante, est faible dans les premières classes de diamètre. Elle évoluerait alors, d'après ces auteurs, vers une formation décidue qui serait la formation d'équilibre.
- **la formation à *Dipterocarpaceae*** : formation de très faible diversité, très dégradée avec *Dipterocarpus costatus*, *Shorea thorelii* et *Lagerstrœmia angustifolia*, sur sols humides.
- **la forêt galerie** : c'est aussi une forêt dégradée avec *Dipterocarpus alatus*, *Anogeissus acuminata*, *Dalbergia mammosa*, *Lagerstrœmia angustifolia*.
- **la forêt jeune en régénération** : les dispositifs ont été installés sur d'anciennes terres utilisées pour l'agriculture sur brûlis sur lesquelles quelques arbres ont été épargnés. Il y a donc un mélange d'espèces installées avant et après la dégradation. Les espèces dominantes en régénération sont *Tetrameles nudiflora*, *Diospyros crumenata* et *Shorea obtusa*. Il y a peu d'individus au delà de 40 cm de diamètre.

Selon ces auteurs, les bambous ne se développent pas sur les alluvions mais sur des sols basaltiques après dégradation des formations forestières. Ils retardent ainsi les successions forestières en empêchant par leur présence l'installation des espèces de forêts secondaires. En cas de récoltes systématiques des bambous, les successions forestières sont bloquées.

Vandekerkhove *et al.* (1993) ne donnent aucune description des formations matures du parc. L'intérêt de leur travail concerne l'écologie de *Lagerstrœmia calyculata*. Les avis de Rollet (1960) sont confirmés : cette espèce n'est pas caractéristique de formations matures comme le prétendait Trung (1966). Le parc apparaît donc comme un ensemble de formations se déclinant en fonction de la dominance de *L. calyculata*. Mais les travaux de Vandekerkhove *et al.* (1993) se limitent à une simple description de certaines de ces formations. Elles ne sont pas appréhendées sous l'angle de la dynamique forestière. Cette approche sera privilégiée dans notre travail.

3.1.4 La biodiversité

Le Parc National de Cat Tien possède une forte biodiversité et c'est une des plus grandes réserves faunistiques et floristiques du pays. Elle ne présente toutefois pas de caractéristiques exceptionnelles.

3.1.4.1 La flore

La flore du parc est plus connue que sa faune grâce aux inventaires établis par le FIPI et les services forestiers. Cependant, exceptée la courte étude de Vandekerkhove *et al.* (1993), les expertises scientifiques dans le parc se sont limitées à des prospections floristiques qui, à ce jour, ne sont pas complètes.

Plus de 650 espèces végétales ont été répertoriées mais il est regrettable que les spécimens récoltés n'aient pas été mis systématiquement en herbier. Les familles les plus abondantes sont les Fabaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Rubiaceae et Poaceae.

Il faut ajouter également les Orchidaceae dont 79 espèces ont été trouvées dans le parc. Ces espèces épiphytes sont très prisées des scientifiques... comme des touristes et des gardes du parc. Cette famille regroupe certainement le plus grand nombre d'espèces menacées par la cueillette systématique qu'elle occasionne.

Parmi les familles d'espèces forestières, les Dipterocarpaceae et les Fabaceae présentent un grand intérêt économique et sont particulièrement braconnées. Les premières contiennent de la résine utilisée principalement pour le calfatage des bateaux. Ce sous-produit forestier représente une source de revenus importante pour les ethnies minoritaires du village de Ta Lai. 85 % des familles Cau Ma' de Ta Lai déclarent en récolter (Coinon 1995).

La plupart des espèces de Fabaceae attire également la convoitise par leur bois d'excellente qualité, utilisé principalement en ébénisterie. C'est le cas d'*Afzelia xylocarpa*, de *Dalbergia spp.*, *Sindora spp.* ou de *Pterocarpus spp.* (Maurand 1943).

3.1.4.2 La faune

De toutes les études menées sur la faune et la flore du parc, les recensements ornithologiques sont les plus complets et les plus précis suite aux travaux de Robson *et al.* (1994). Plus de 300 espèces ont été recensées. Une vingtaine d'espèces au moins est considérée comme rare ou menacée (annexe 3.2). Au moins vingt autres sont considérées comme vulnérables. Il s'agit d'espèces de zones humides (marais) ou d'intérieur de forêt primaire (Thiollay, *comm. pers.*).

Concernant les mammifères, reptiles et amphibiens, aucun recensement précis n'a été entrepris et les chiffres donnés par Sung (1995) ne sont qu'indicatifs : 62 espèces de mammifères, 22 espèces de reptiles et 14 espèces d'amphibiens. On

note la présence du gibbon noir (*Hylobates concolor*), du sambar (*Cervus unicolor*), du muntjac (*Muntiacus muntjak*).

Plusieurs espèces présentes dans le parc sont menacées de disparition ou sont rares parmi lesquelles le douc (*Pygathrix nemaeus*), le gaur (*Bos gaurus* et *Bos javanicus*), le lémurien volant de Malaisie (*Cynocephalus variegatus*), l'ours du soleil de Malaisie (*Helarctos malayanus*), des félins (*Panthera pardus*, *Neofelis nebulosa*, *Felis termminckii*), des pythons (*Python reticulatus* et *Python molurus*).

L'extension du parc aurait une importance capitale pour trois espèces de mammifères particulièrement en danger. Il s'agit du tigre de l'Indochine (*Panthera tigris corbetti*), d'une espèce d'éléphant (*Elephas maximus*) présente au nord de Song Be et peut-être dans les marécages du centre du parc (Dawson et al. 1993) et du rhinocéros de Java (*Rhinoceros sondaicus annamensis*). Ce gros mammifère est l'une des espèces les plus menacées au monde et une petite population estimée à 7 ou 9 individus est présente à Bac Cat Tien. Une seule autre population d'une cinquantaine d'individus a été recensée en Indonésie, à Java, dans le Parc National d'Ujong Kulon (Haryono et al. 1993).

3.2 L'histoire du parc et l'environnement humain

3.2.1 Le pays des Cau Ma'

La rive gauche de la Dong Nai (Da' Do'ng) était auparavant habitée par une ethnie minoritaire, les Cau Ma'. Boulbet (1960) parle même de « pays Ma' ». Les limites ouest et sud-ouest étaient constituées par la rivière Dong Nai. Au-delà s'étend "la grande forêt prông, pays des éléphants et des rhinocéros et non plus des hommes (...) qui recouvre toute la plaine de rive droite du fleuve, finissant seulement, paraît-il chez les Srai aux longs cous, chez les Srai mangeurs d'hommes où personne n'est jamais allé" (Boulbet 1967).

Selon cet auteur, le prông (figure 3.3) était considéré comme une région mystérieuse et les terres étaient trop gorgées d'eau pour que soient pratiquées des activités agricoles. Ces dernières se sont donc limitées, sur la rive droite, aux replats alluviaux des berges de la rivière Dong Nai. La végétation des berges de la rive droite est constituée, selon Boulbet (1960), de savanes, de forêts claires et de clairières, conséquences des activités agricoles et de coupes de bois. Cette bordure se limite à quelques centaines de mètres, atteignant rarement un kilomètre.

Jusqu'au milieu de ce siècle, rares sont les explorateurs qui se sont aventurés sur le territoire des Cau Ma', ethnie réputée pour son agressivité et son manque de diplomatie.

Boulbet (1960, 1967, 1972) atteindra ce territoire quelques années plus tard et deviendra le spécialiste et ardent défenseur de cette ethnie. Des populations, comme les Srai ou autres, antérieures aux Cau Ma', ont pu avoir des activités d'essartage dans cette forêt. Dans le village de Cat Tien situé à une vingtaine de

kilomètres au nord du parc, des fouilles archéologiques ont mis en évidence d'anciens sites, indiquant une présence humaine il y a déjà plusieurs siècles.

3.2.2 Le parc pendant la période de la guerre (1961-1975)

A la fin des années 50, le village de Ta Lai, alors situé à l'extérieur du parc, était un hameau stratégique regroupant des minoritaires. Mis en place par le président Diem, ces hameaux avaient pour but d'isoler les paysans afin de mieux contrôler leurs activités. Des zones agricoles ont été créées autour de ce village. Avant le début de la guerre, le parc n'était pas habité.

Durant la guerre, le parc était une base de résistance, regroupant plus de 6000 personnes, selon les témoignages recueillis auprès d'un garde forestier et de paysans. Certains bataillons ont vécu plusieurs années en pleine forêt. Des tunnels étaient creusés et servaient de caches et de réseaux de communication entre les groupes (tunnel retrouvé sur le transect 1, figure 3.3), près de Ta Lai. Plus au nord, des trous et de plus petits tunnels étaient creusés pour servir d'abri. Un hôpital de campagne était alors installé à l'emplacement de l'actuelle résidence administrative.

Un camp de l'armée sud-viêtnamienne était installé sur la colline Nui Tong, à l'extérieur du parc. La zone de jonction de la rivière Dong Nai et de la rivière Da Houai où se situe l'entrée officielle du parc était appelée alors Bin Cu, littéralement "zone d'affrontement".

Le parc a donc été une zone de combats. Il a subi de nombreux bombardements par les bombardiers B52 le long de la route qui le traverse du sud-est au nord. Des cratères sont encore visibles. Des bombes de plus de 50 kg enfouies dans le sol près des marécages ont été retrouvées par les gardes forestiers.

Les défoliants ont également été utilisés sur Cat Tien. Toute la région a été la zone la plus touchée par l'épandage des herbicides (annexe 1.1). Selon les témoignages recueillis, les défoliants ont été utilisés surtout dans le sud du parc mais aucune donnée plus précise n'a pu être obtenue.

3.2.3 Le parc après la guerre

Après 1975, les militaires Viet Cong (section 600) sont venus s'installer à l'intérieur du parc le long de la rivière Dong Nai. Des zones agricoles (culture de riz et de canne à sucre) s'étendaient alors depuis les « chutes du ciel » (rapides sur la Dong Nai) jusqu'à Ta Lai (figure 3.3).

A partir de 1975, les prélèvements en forêt ont été plus importants malgré le statut de réserve forestière obtenu en 1978. Les anciens militaires installés dans le parc et les paysans des villages voisins ont alors tiré profit des réserves de bois

pour la construction des maisons et des produits secondaires (résines, gibier, produits de la cueillette, ...) pour subvenir à leurs besoins.

Dans les provinces de Binh Phuoc (ex Song Be) et de Dong Nai, les difficultés économiques ont obligé les populations rurales à surexploiter les ressources forestières. De 1975 à 1985, les bois précieux des espèces de Fabaceae comme *Azelia xylocarpa* et plusieurs espèces de *Dalbergia* ont été très convoités dans le parc. Pour extraire le bois, des camions étaient utilisés nécessitant ainsi la création de chemins.

A partir de 1986, les activités de chasse et d'exploitation de bois ont été officiellement interdites mais se sont néanmoins maintenues, à un moindre degré. A partir de cette date les paysans, installés dans le parc, ont été regroupés dans le village de Dac Lau et les minoritaires Cau Ma' et Stieng ont été sédentarisés dans le village de Ta Lai. Actuellement, le directeur estime que ces activités de braconnage ne représentent plus une menace majeure pour le parc. Des terres agricoles sont encore maintenues le long de la rivière.

3.2.4 Le parc à l'heure actuelle: une forte pression démographique

Toute la zone considérée reste soumise à une forte pression démographique suite à la mise en place des Nouvelles Zones Economiques. Depuis plusieurs années, des populations pauvres du nord du pays, en majorité des minoritaires, viennent s'installer dans la province de Binh Phuoc attirées par la bonne fertilité des sols. La forte densité de population et le faible développement des techniques culturales rendent les paysans les plus pauvres dépendants de produits forestiers comme le bois de construction, la résine des Dipterocarpacees, le rotin, ou bien de produits de cueillette et de chasse. Face à l'afflux de population, il est à craindre une baisse du niveau de vie.

La conservation de cette zone est donc en péril face à cette pression de plus en plus grande. La trop forte densité de population raréfie les ressources et les Cau Ma' avouent aller plus profondément dans la forêt pour y trouver le bois de chauffe, la résine, etc. (Coinon 1995, Badinand 1997).

Un projet visant à créer un Parc National sur 74 000 hectares comprenant les trois zones de **Nam Cat Tien**, **Tay Cat Tien** et **Cat Loc** ainsi qu'une zone tampon a été proposé, suite à une demande du Ministère des Forêts en janvier 1992. Ce nouveau parc a été ainsi nommé **Parc National de Cat Tien** ; il est devenu effectif à partir de mai 1998.

Le projet de création du parc et son plan de gestion, émanent d'une collaboration entre le Forest Inventory and Planning Institute (FIPI), le Fonds Mondial de Protection de la Nature (WWF) et les Pays-Bas (FIPI 1995). Ce projet a pour but de privilégier à la fois un développement durable pour les populations installées dans cette région tout en étant axé sur la conservation de la nature. Il

illustre les nouvelles données économiques, sociales et écologiques devant être intégrées dans les priorités de développement du pays.

CHAPITRE 4

Matériel et méthodes

4.1 Les protocoles d'échantillonnage

4.1.1 Le choix des protocoles

Comme cela a déjà été mentionné, les forêts denses du sud du Viêt-nam ont été peu étudiées. Jusqu'à présent, les travaux se sont limités à décrire les principales formations en mettant en évidence les espèces caractéristiques mais aucune donnée quantitative n'est actuellement disponible. Un des objectifs de ce travail est donc de fournir des paramètres descriptifs (densité d'arbres, surface terrière, richesse, diversité) pour chacune des formations. C'est un préalable indispensable à l'étude de la dynamique forestière. Sur la base de ces paramètres, les formations forestières de Cat Tien pourront être comparées à d'autres forêts de la région. Des parcelles d'étude ont donc été installées dans les principales formations forestières du parc.

Mais la mise en place de ces parcelles d'étude ne se justifie pas seulement par rapport aux objectifs de ce travail. Le but de ce projet est aussi de fournir un outil de recherche aux scientifiques et forestiers vietnamiens pour affiner la connaissance de ces écosystèmes et initier d'autres travaux de recherche. Le protocole d'échantillonnage, constitué de parcelles d'étude à caractère permanent s'inscrit donc dans une dynamique de recherche à plus long terme.

Le caractère permanent des parcelles est, en outre, imposé par les problèmes rencontrés pour déterminer les espèces. Ce fut l'une des difficultés majeures de ce travail. Aucun forestier ou botaniste n'a une connaissance suffisante pour déterminer la plupart des espèces sur le terrain lors des relevés. La détermination s'est donc poursuivie à Ho Chi Minh Ville et souvent le seul examen des feuilles n'était pas suffisant. Plusieurs retours sur le terrain ont été nécessaires pour de plus amples observations et des récoltes complémentaires (fruits, graines, écorce, etc.). Les arbres devaient donc être marqués et repérés spatialement.

Outre les objectifs présentés ci-dessus et la contrainte liée à la détermination des espèces, le choix du protocole fut dépendant également de la durée de l'étude. Les relevés se sont déroulés sur deux années, de janvier 95 à décembre 96 et la période des relevés est limitée à la saison sèche (de novembre à avril).

Enfin il a fallu prendre en compte les durées de déplacement dans le parc. A titre d'exemple, pour atteindre la parcelle la plus éloignée (parcelle E, figure 3.3 p 42), il faut près d'une heure de marche. L'aire d'investigation a donc été limitée, pour cette raison, à la plaine. La mise en place des parcelles a été choisie en fonction de l'existence des chemins de pénétration à l'intérieur des zones forestières.

Cinq parcelles, d'une surface de 1 hectare chacune, ont été installées dans les formations forestières majeures du parc. Elles sont nommées A, B, C, D et E.

Le choix de ces zones a été fait en concertation avec les partenaires scientifiques du projet, chercheurs et ingénieurs forestiers, et à partir des connaissances acquises sur ce type de formations forestières (voir chapitre 3). Pour la zone de plaine, aucune donnée cartographique suffisamment précise n'a pu être utilisée.

Dans chacune de ces parcelles, les compositions floristiques des arbres (de plus de 10 cm de diamètre) et des tiges ont été étudiées (cf. 4.1.2).

Les phénomènes de reconstitution du couvert forestier dans les zones de transition entre les formations forestières et les zones à herbacées, stades ultimes de dégradation, ont également été appréhendés grâce à deux transects. Un troisième transect a été mis en place dans une jeune formation secondaire.

4.1.2 Les parcelles

4.1.2.1 Mesure des arbres

Chaque parcelle de 1 hectare est divisée en quadrats de 10x10 m. Ils sont numérotés (figure 4.1) et délimités par des tubes PVC, à chaque angle. Dans chacun des quadrats, tous les arbres d'une circonférence supérieure ou égale à 31,4 cm (ce qui correspond à un diamètre de 10 cm) sont pris en compte. La mesure de la circonférence s'effectue à une hauteur de 1,30 mètres (ou au-dessus des contreforts si ceux-ci atteignent cette hauteur).

Ces arbres sont numérotés à la peinture. Chacun d'eux est repéré par des coordonnées spatiales, distance par rapport aux bordures nord/sud et est/ouest du quadrat (figure 4.1).

Les espèces sont réparties en deux ensembles selon la hauteur maximale atteinte par les arbres adultes : G1 pour les espèces de plus de 25 m (espèces émergentes et espèces de la canopée) et G2 pour les espèces atteignant une hauteur inférieure. Ce deuxième ensemble regroupe donc toutes les espèces de sous-bois. La classification de ces espèces en deux ensembles n'est pas basée sur des mesures systématiques, mesures qui n'ont pu être effectuées faute de temps mais sur une appréciation visuelle. Le but de cette classification se limite à séparer les espèces en deux groupes qui n'ont pas la même importance dans la typologie et le même rôle dans la dynamique forestière. Pour les espèces principales, aucune différence de hauteur n'a été observée dans les différents types forestiers.

Une cartographie positionnant les arbres mesurés et les éléments constitutifs majeurs (arbres morts au sol, blocs de basaltes, zones inondables, présence de bambous ou rotins, existence de petits sentiers) a été également réalisée.

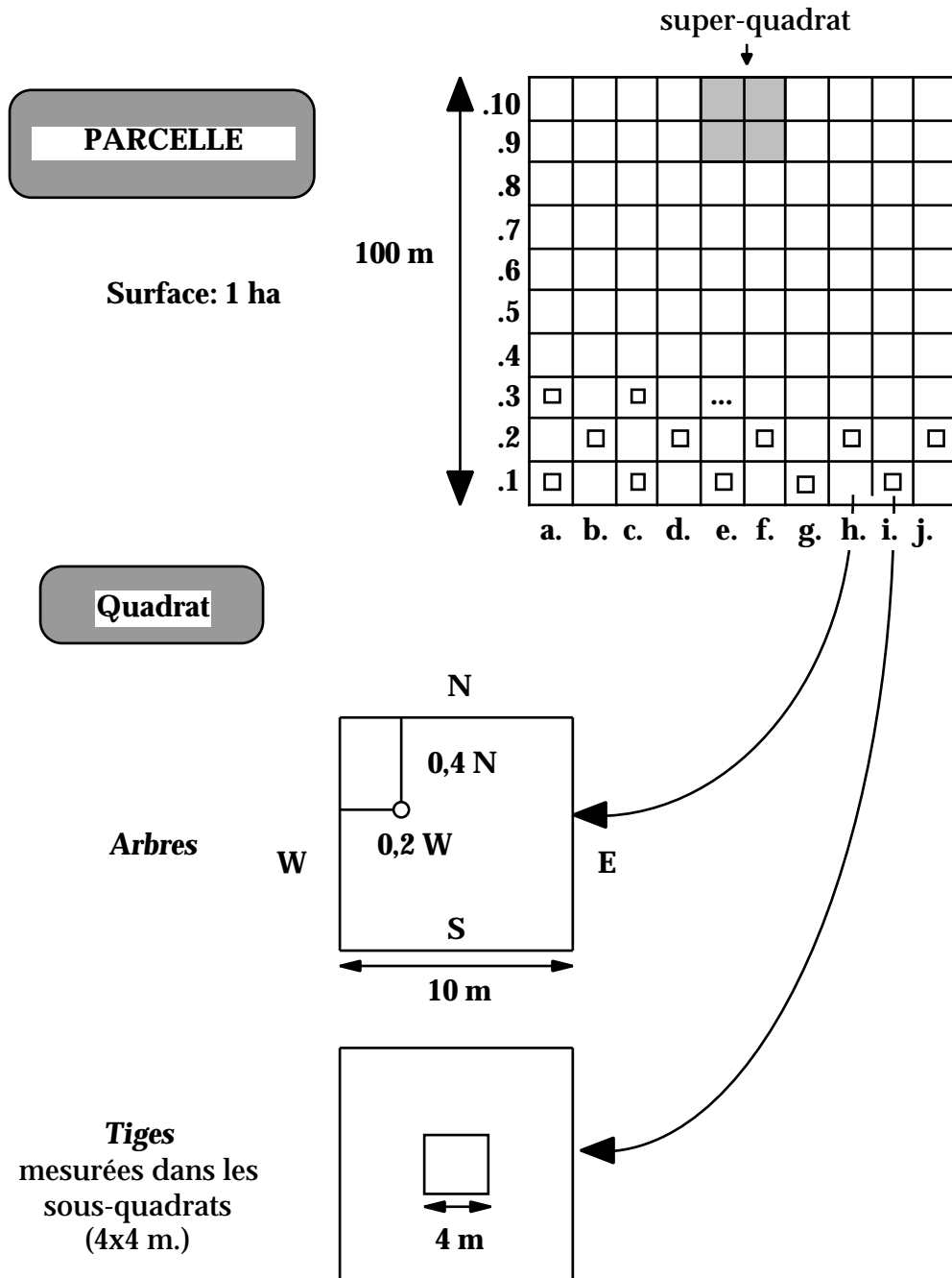
Le choix de quadrats de 10x10 mètres a été fait pour faciliter les mesures des coordonnées spatiales des arbres. Pour les analyses, les quadrats sont regroupés et forment des superquadrats de 20x20 mètres.

4.1.2.2 Mesure des tiges

Nous utiliserons le terme de « tiges » pour désigner les individus d'un diamètre inférieur à 10 centimètres et d'une hauteur supérieure à 2 mètres. La distinction entre les **arbres** et les **tiges** repose donc sur l'appartenance au moment de l'étude à l'un de ces ensembles. Mais ces deux ensembles ne peuvent pas être assimilés à des stades de développement. Chacun des deux groupes, arbres ou tiges, peut en effet contenir des individus matures ou immatures selon que l'espèce appartienne au sous-bois ou à la canopée. La distinction entre le stade mature et immature est fondamentale dans notre étude et sera abordée au début du chapitre 6. Elle opposera alors les **arbres adultes** et la **régénération naturelle**.

Un échantillonnage systématique a été utilisé à l'intérieur de chacune des parcelles précédentes, ce qui représente le meilleur compromis lorsque la structure spatiale des individus n'est pas connue (Debouzie *et al.* 1987). Ainsi au centre des quadrats, une unité d'échantillonnage ou sous-quadrat consiste en un carré de 4x4 mètres. Le centre du quadrat est la partie la moins endommagée suite à la mise en place de la parcelle. La délimitation des quadrats a pu nécessiter la coupe de quelques petites pousses herbacées, perturbations n'ayant toutefois aucune incidence sur les relevés ultérieurs. Les mesures ont été faites dans 50 unités d'échantillonnage ($n=50$) dans des quadrats de position alterne (figure 4.1). Les limites de la zone étudiée étant fixées arbitrairement au sein d'un secteur homogène, il n'est pas indispensable de choisir aléatoirement la position de la première unité d'échantillonnage (Scherrer 1983).

A l'intérieur des sous-quadrats, les tiges sont recensées, mesurées (hauteur et/ou diamètre) et déterminées. Comme pour les arbres, les espèces des tiges se répartissent dans les ensembles G1 et G2. Un troisième ensemble G3 est défini pour les espèces dont les individus matures ont un diamètre n'excédant pas 10 cm.



Paramètres de l'échantillonnage systématique des tiges :

- nombre d'unités de l'échantillonnage systématique (sous-quadrat) : $u=50$
- surface de l'unité d'échantillonnage : 16 m^2
- aire d'échantillonnage : $10\,000 \text{ m}^2$
- aire échantillonnée : 8% de la surface totale

Figure 4.7: Protocole d'échantillonnage des arbres (diamètre 10 cm) et des tiges (diamètre < 10 cm et hauteur > 2 m) sur une parcelle de 1 hectare (cf. 4.1.2).

4.1.3 Les transects

Les transects s'étendent sur plusieurs dizaines de mètres et sont divisés en classes de distance. Les tiges et les arbres sont recensés, mesurés (circonférence, hauteur) et identifiés. La largeur de chaque transect est de 10 mètres. Trois transects ont été mis en place. Ils sont nommés T1, T2 et T3 (figure 3.3 p 42).

4.2 La détermination botanique

Les arbres mesurés ont été déterminés, pour la plupart, sur le terrain avec des récoltes systématiques de feuilles, fleurs ou fruits lorsque cela était possible. Un herbier a été réalisé et contient près de 500 spécimens ; la détermination a dû se poursuivre à Ho Chi Minh Ville pour les espèces posant problème. La flore de Ho (1991-1993), la flore générale de l'Indochine établie sous la direction de Leconte (1905-1952) et le volume 25 consacré à la famille des Dipterocarpaceae de la flore du Laos, Cambodge et du Viêt-nam (Smitinand *et al.* 1990) ont été utilisés pour la détermination. Les échantillons prélevés ont pu être comparés à l'herbier de la flore générale de l'Indochine dont un exemplaire est conservé au Sub-Institut d'Ecologie et des Ressources Biologiques de Ho Chi Minh Ville et qui regroupe plus de 25 000 échantillons.

4.3 La pédologie

Dans chaque parcelle et sur les transects (sauf T3), une fosse pédologique a été creusée et le profil décrit. L'humidité absolue a été mesurée à la fin de la saison sèche (mai 96) sur les parcelles présentant des sols particulièrement secs. Le protocole fut le suivant : 50 g de sol ont été séchés au four pendant 48 heures à 100 degrés. La quantité de sol est repesée après séchage. Le pourcentage d'humidité est obtenu par le rapport de ces deux quantités. Sur chaque parcelle, quatre sondages ont été réalisés. Pour chacun d'eux, le sol a été prélevé à quatre hauteurs différentes (10-20 cm, 50-60 cm, 80-90 cm et 110-120 cm si la roche mère n'est pas atteinte).

Dans les zones inondables des transects 1 et 2, des piézomètres ont suivi le niveau de la nappe phréatique. Ils ont été mis en place à la fin de la saison sèche (en mai 96) et les mesures se sont déroulées jusqu'à décembre 96. La période des relevés était de 10 jours.

4.4 L'étude des structures

4.4.1 Les paramètres de la structure spatiale

4.4.1.1 Densité

C'est le nombre d'arbres (diamètre 10 cm) recensés sur 1 hectare. Pour les tiges, il faut estimer cette valeur à partir des données de l'échantillonnage systématique. Pour cela, il faut faire l'hypothèse que les individus sont disposés de façon aléatoire à l'intérieur du peuplement (Scherrer 1983). Les estimateurs de l'échantillonnage systématique sont alors les mêmes que ceux de l'échantillonnage aléatoire simple :

Nombre d'unités d'échantillonnage : u

Nombre total d'unités sur une parcelle : U

y_t : nombre d'individus de la régénération mesurés dans le sous-quadrat t .

$$f = \frac{u}{U} \quad s_y^2 = \frac{\sum_{t=1}^u (y_t - \bar{y})^2}{u - 1}$$

$$\text{Estimateurs : } \bar{y} = \frac{\sum_{t=1}^u y_t}{u} \quad \text{et} \quad v(\bar{y}) = \frac{s_y^2}{u} (1 - f)$$

$$\hat{Y} = U\bar{y} \quad \text{et} \quad v(\hat{Y}) = U^2 v(\bar{y})$$

$$\hat{Y} - t_{a/2} \cdot \sqrt{v(\hat{Y})} < Y < \hat{Y} + t_{a/2} \cdot \sqrt{v(\hat{Y})}$$

La probabilité que Y appartienne à l'intervalle de confiance ci-dessus est de 95% (avec un risque de 5%). $t_{a/2}$ suit une loi de Student avec $u-1$ degrés de liberté. Dans notre étude, le nombre d'unités d'échantillonnage (u) est de 50. $t_{a/2}$ peut donc être remplacé par $z_{a/2}$ qui suit une loi normale ($z_{a/2} = 1,96$, avec $\alpha = 5\%$).

L'intervalle de confiance de la densité de tiges Y est donc :

$$\hat{Y} - 1,96 \cdot \sqrt{v(\hat{Y})} < Y < \hat{Y} + 1,96 \cdot \sqrt{v(\hat{Y})}$$

4.4.1.2 Surface terrière

La surface terrière ST sur une parcelle de 1 hectare est la somme des surfaces terrières individuelles des n arbres mesurés.

$$ST = \sum_{a=1}^n \frac{C_a^2}{4}$$

C_a : Circonférence à 1,30 m du sol de l'arbre a.

4.4.1.3 Autocorrélation spatiale

L'indice de Geary (1954) a été utilisé pour étudier l'autocorrélation. Il mesure la ressemblance de valeurs entre points voisins. Ce peut être des valeurs de densité ou de surface terrière mesurées dans des quadrats. Il utilise la notion de graphe de voisinage (un quadrat est voisin de ceux qui l'entourent immédiatement sur la même ligne et la même colonne).

L'indice de Geary repose sur une décomposition de la variance totale en une variance locale (variance mesurée sur les couples de voisins, \hat{V}_{loc}) et une variance globale (variance mesurée sur l'ensemble des couples, \hat{V}). Le rapport de ces deux variances estimées est exprimé par le coefficient de contiguïté de Geary, $c = \frac{\hat{V}_{loc}}{\hat{V}}$.

En l'absence de structure spatiale, ce rapport vaut 1, ce qui équivaut à une valeur normalisée, $I_G = \frac{1-c}{s(c)}$ (avec s l'écart-type), pas significativement différente de 0.

Le dénominateur de la valeur normalisée de c est l'écart-type du rapport des variances estimées. Il est connu dans deux modèles, respectivement N (les observations sont un échantillon d'une loi normale indépendante de la structure spatiale) et R (les observations sont un cas arbitraire parmi les $n!$ possibilités de placer les valeurs observées sur les n points de la structure spatiale, loi quelconque unique).

Le logiciel ADE.4 (Thioulouse *et al.* 1997) donne les deux valeurs normalisées calculées selon les deux hypothèses. A chacune de ces valeurs est associée la probabilité de dépasser l'observation. Seules les valeurs du second test, qui est non-paramétrique, seront présentées.

4.4.2 Les paramètres de la structure floristique

4.4.2.1 Richesse, diversité et similarité floristique

Courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971)

La richesse spécifique est le nombre d'espèces répertoriées sur chaque parcelle. Pour décrire un peuplement forestier, il faut en outre s'intéresser à l'évolution de cette richesse spécifique en fonction de la taille de l'échantillon définie par sa surface (courbe aire-espèces) ou par le nombre d'arbres. Cette seconde relation peut être étudiée par la courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971). Elle donne le nombre d'espèces attendu, $E(S_N)$, dans un échantillon de N arbres tirés au hasard (sans remise) à partir d'une collection contenant n arbres, S espèces et n_j arbres appartenant à l'espèce j . Elle présente l'avantage de pouvoir comparer la richesse entre parcelles pour un même nombre d'arbres.

$$E(S_N) = \sum_{j=1}^S 1 - \frac{C_{n-n_j}^N}{C_n^N}$$

Indice de Shannon

Cet indice avec celui de Simpson mesure la diversité spécifique des peuplements (voir Gimaret-Carpentier *et al.* 1998 pour une revue des indices de diversité).

L'indice de Shannon est l'indice $H = - \sum_{j=1}^S p_j \log_2 p_j$

avec p_j fréquence de l'espèce j et S le nombre total d'espèces.

Il repose sur l'hypothèse suivante : les arbres sont échantillonnés de façon aléatoire à partir d'une population infinie et toutes les espèces sont représentées dans l'échantillon. En réalité, l'échantillon est rarement représentatif de la population. En outre, lorsque les fréquences des espèces dans la population d'origine sont inconnues, l'utilisation de $\frac{n_j}{n}$ pour p_j est à l'origine d'un biais et sous-estime la diversité. Un indice dérivé est donc utilisé et son estimateur est \hat{H} :

$$\hat{H} = - \sum_{j=1}^{S_{obs}} \frac{n_j}{n} \log_2 \frac{n_j}{n} + \frac{S_{obs} - 1}{2n}$$

Il est toujours biaisé car il dépend de S_{obs} , nombre d'espèces observées sur la parcelle, et nécessite de grands échantillons ($2n \gg S$). Sa variance théorique est inconnue.

Deux valeurs dérivées de cet indice peuvent être calculées. Il s'agit de :

$$H_{\max} = \log_2(S_{\text{obs}}) \text{ et } E = \frac{H'}{H_{\max}}$$

H_{\max} représente la valeur maximale de diversité si toutes les espèces étaient représentées par le même nombre d'individus et E correspond à l'équitabilité.

Indice de Simpson

Il exprime la probabilité que deux individus tirés au hasard dans une population infinie appartiennent à la même espèce.

L'estimateur non biaisé utilisé est : $\hat{D} = 1 - \lambda$

$$\text{avec } \lambda = \frac{\sum_{j=1}^{S_{\text{obs}}} n_j(n_j - 1)}{n(n-1)} \text{ et } \text{Var}(\hat{D}) = \frac{4}{n} \sum_{j=1}^{S_{\text{obs}}} \frac{n_j^3}{n} - \lambda^2 .$$

Indice de similarité de Jaccard

C'est un indice utilisé pour comparer les compositions floristiques de deux formations forestières à partir du nombre d'espèces communes :

$$I_s = \frac{c}{U_x + U_y + c}$$

c est le nombre d'espèces communes aux deux parcelles X et Y; U_x le nombre d'espèces recensées seulement sur la parcelle X et U_y le nombre d'espèces recensées seulement sur la parcelle Y.

4.4.2.2 Indice de Valeur d'Importance

Sur une parcelle, l'Indice de Valeur d'Importance (IVI) peut être calculé pour chacune des espèces. C'est la somme pour chaque espèce j de la densité relative (Dr) et de la surface terrière relative (STr). Il est dérivé de l'Importance Value Index de Curtis & McIntosh (1950). La somme des indices de toutes les espèces d'une parcelle vaut 200.

$$IVI_j = Dr_j + STr_j \quad \text{avec } Dr_j = \frac{n_j}{n} \cdot 100 \quad \text{et} \quad STr_j = \frac{ST_j}{ST} \cdot 100$$

4.5 Les méthodes d'ordination des sites et des espèces

Plusieurs méthodes d'analyses multivariées ont été utilisées. Les tableaux de données sont principalement du type quadrats (en lignes) - espèces (en

colonnes). Des analyses des correspondances simples ou inter-parcelles et des ordinations réciproques ont été réalisées à partir de ces tableaux. Ces méthodes seront brièvement présentées et précèdent un rappel de l'Analyse en Composantes Principales normée. Le logiciel utilisé pour toutes les analyses multivariées est ADE.4 (Thioulouse *et al.* 1997).

4.5.1 L'Analyse en Composantes Principales normée

Cette méthode est utilisée pour établir une typologie des parcelles à partir de plusieurs variables descriptives du peuplement d'arbres, de tiges ou du sol. Le tableau de données comprend donc en lignes les parcelles et en colonnes les variables. Celles-ci sont quantitatives et s'expriment dans différentes unités. Les valeurs des variables sont donc centrées et réduites. L'ACP normée est l'analyse de ce tableau transformé et des tableaux de pondération des lignes (pondération uniforme) et des colonnes (pondération unitaire).

4.5.2 L'analyse des correspondances

Les développements suivants porteront sur l'analyse de données présentées sous forme de tableau quadrats (ou super-quadrats)-espèces; n arbres sont répartis dans q quadrats et S espèces.

T est le tableau de départ ou table de contingence avec, n_{ij} la valeur du terme de la ligne i et de la colonne j , n la somme totale de tous les éléments du tableau.

$$n_{.i} = \sum_{j=1}^q n_{ij} \quad n_{.j} = \sum_{i=1}^s n_{ij} \quad n = \sum_{j=1}^q n_{.j} = \sum_{i=1}^s n_{.i}$$

$$f_{ij} = \frac{n_{ij}}{n} \quad f_{.i} = \frac{n_{.i}}{n} \quad f_{.j} = \frac{n_{.j}}{n}$$

C'est une méthode d'ordination classiquement utilisée en écologie dont l'une des propriétés est de maximiser la corrélation entre les sites et les espèces. Le but de l'analyse est donc d'obtenir une typologie des lignes et des colonnes et d'étudier leurs liens. Elle repose sur l'analyse du jeu de paramètres suivants :

- Tableau Z de terme général
$$z_{ij} = \frac{f_{ij}}{f_{.i} f_{.j}} - 1 = \frac{f_{ij} - f_{.i} f_{.j}}{f_{.i} f_{.j}}$$

- Matrice diagonale des poids des quadrats D_q

- Matrice diagonale des poids des espèces D_s

L'AFC décompose l'inertie au moyen de facteurs synthétiques orthogonaux les uns aux autres qui maximisent l'inertie projetée. Les axes principaux sont des combinaisons linéaires des colonnes et les composantes principales sont des combinaisons linéaires des lignes dont on déduit les scores des lignes et des colonnes. Une analyse d'inertie permet de connaître les contributions absolues, contributions des lignes ou des colonnes à la définition des axes et les

contributions relatives, contributions de chaque axe expliquant la position des lignes ou des colonnes.

Cette analyse symétrique ordonne simultanément les sites et les espèces. Les espèces sont positionnées à la moyenne pondérée des sites et de même, les sites sont positionnés à la moyenne pondérée des espèces.

L'analyse des correspondances inter-parcelles

Dans notre étude, les super-quadrats vont être regroupés par parcelle. Le tableau Z va être transformé en un nouveau tableau des moyennes par parcelle et par espèce. La nouvelle matrice des poids des parcelles est alors obtenue en sommant les poids des quadrats de cette parcelle. Ces quadrats sont considérés comme des individus supplémentaires, et sont projetés dans les plans factoriels. L'analyse inter-parcelles est une analyse d'inertie qui cherche les axes rendant maximum l'inertie des centres de gravité, c'est-à-dire de chaque parcelle.

4.5.3 L'ordination réciproque

Une aide graphique à l'interprétation d'une analyse des correspondances d'un tableau quadrats-espèces a été proposée par Thioulouse et Chessel (1992).

L'analyse des correspondances peut être vue comme une analyse canonique (figure 4.2) ce qui permet d'attribuer à chaque cellule du tableau traité (correspondances) un score factoriel sur chacun des axes. Il est obtenu à partir des coordonnées des lignes et des colonnes de l'analyse des correspondances (Thioulouse & Chessel 1992). Ce score est de moyenne nulle et de variance unité.

Ces valeurs sont aussi les coordonnées des lignes dans l'analyse de corrélation canonique pondérée des tableaux de correspondances quadrats et espèces (figure 4.2). Les quadrats et les espèces sont alors des distributions de poids sur l'ensemble des correspondances, permettant ainsi d'obtenir les moyennes conditionnelles des quadrats et des espèces ainsi que les variances. La position d'un site sur un axe factoriel est donnée par la moyenne conditionnelle des positions des correspondances qui appartiennent à ce site. La variance peut être également obtenue. De façon symétrique, on obtient les moyennes et les variances des espèces sur chaque axe factoriel.

		Espèces			
		1	2	3	
Quadrats	1	1	0	0	T
	2	0	4	0	
	3	1	3	1	
	4	0	2	2	

Correspondances	Quadrats				Espèces			Poids
	1	2	3	4	1	2	3	
1=(1,1)	1	0	0	0	1	0	0	1/14
2=(2,2)	0	1	0	0	0	1	0	4/14
3=(3,1)	0	0	1	0	1	0	0	1/14
4=(3,2)	0	0	1	0	0	1	0	3/14
5=(3,3)	0	0	1	0	0	0	1	1/14
6=(4,2)	0	0	0	1	0	1	0	2/14
7=(4,3)	0	0	0	1	0	0	1	2/14

X	Y
---	---

Figure 4.8 : Décomposition du tableau T (quadrats-espèces) en deux tableaux de correspondances X (quadrats) et Y (espèces). Chaque cellule non nulle du tableau T est une correspondance. L'analyse des correspondances sur le tableau T est aussi une double analyse discriminante sur les tableaux X et Y (tiré de Thioulouse & Chessel 1992). A chaque correspondance est associé un poids.

Pour un tableau quadrats-espèces, l'ordination réciproque permet de juger de la diversité spécifique des relevés (variances associées aux relevés) et réciproquement de l'amplitude écologique d'une espèce (variances associées aux espèces).

Lorsque deux axes sont conservés, chaque quadrat ou espèce est représenté par une ellipse. Le centre de l'ellipse est donné par la moyenne du quadrat ou de l'espèce sur chaque axe. Les axes des ellipses correspondent aux variances et la pente des ellipses aux covariances.

CHAPITRE 5

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

Cinq formations forestières ont été étudiées grâce à des parcelles de 1 hectare chacune. Ce chapitre présente les paramètres relatifs à la structuration spatiale des arbres (densité, surface terrière, distribution diamétrique) et les paramètres floristiques. Les formations sont décrites à partir de leur peuplement d'arbres (diamètre ≥ 10 cm) puis de tiges (diamètre < 10 cm et hauteur ≥ 2 m) grâce à un échantillonnage systématique. Après une description des sols, une synthèse des résultats aboutit à une typologie des formations. On insistera sur l'état de maturité des formations.

5.1 Les caractéristiques des peuplements d'arbres

5.1.1 Densité et surface terrière

Ces deux paramètres présentent de fortes variations selon la parcelle considérée (tableau 5.1). La densité d'arbres sur la parcelle D est très faible alors que celles observées sur les quatre autres parcelles sont comprises entre 389 arbres.ha⁻¹ (parcelle B) et 540 (parcelle C).

Les surfaces terrières sont également très différentes, avec des valeurs extrêmement fortes pour les parcelles A et C, respectivement 69,4 et 54,9 m².ha⁻¹. Celles observées sur les autres parcelles sont près de deux fois inférieures. Il n'existe pas de relations claires entre le nombre d'arbres et la surface terrière.

Tableau 5.6: Densité, surface terrière et paramètres floristiques des peuplements d'arbres (diamètre 10 cm) sur chaque parcelle.

<i>Parcelle</i>	A	B	C	D	E
Densité (arbres.ha ⁻¹)	419	389	540	195	469
Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	69,4	31,7	54,9	29,3	31,3
Paramètres floristiques					
Richesse spécifique	70	57	91	18	81
Indice de Simpson	0,84	0,92	0,97	0,51	0,96
Indice de Shannon	4,15	4,64	5,62	1,98	5,41
H max.	6,13	5,83	6,51	4,17	6,34
E	0,70	0,78	0,85	0,46	0,84
Espèces décidues (%)	24	32	12	11	9
Arbres décidus (%)	47	23	17	1	5

Les valeurs des variables précédentes n'ont de sens que si ces variables sont représentatives de l'ensemble du peuplement. Pour chaque parcelle, il faut donc vérifier l'homogénéité des deux variables dans les quadrats de 10x10 m. Ces variables seront considérées comme homogènes (ou stationnaires) lorsqu'elles sont invariantes par translation. Pour l'étude des structures spatiales, cette propriété d'homogénéité est une condition préalable à l'utilisation de méthodes de distance, dites méthodes de second ordre (fonction de Ripley, intertype de Diggle, ...).

Ceci revient donc à se poser la question suivante : les différences de valeurs locales mesurées dans les quadrats de 10x10 mètres, sont-elles dues à des fluctuations statistiques dans un processus homogène ou à une hétérogénéité?

Pour la densité, la distribution observée (histogramme des densités locales mesurées dans des quadrats de 10x10 mètres) est donc comparée à une distribution théorique. Une densité homogène doit se traduire, en théorie, par une distribution poissonnienne. La comparaison de ces deux distributions est testée par la statistique du χ^2 . Si la probabilité est inférieure à une valeur seuil α de 5%, il existe une différence significative entre les deux distributions.

L'hypothèse d'homogénéité est acceptée pour chacune des cinq parcelles (tableau 5.2). Dans des quadrats de 10x10 mètres, la densité d'arbres, toutes espèces confondues, suit un processus poissonnien. Cette densité ne diffère pas significativement d'une valeur moyenne. La répartition spatiale des arbres pour chaque parcelle est présentée en annexe 5.1.

Le test de l'autocorrélation spatiale de la surface terrière est une analyse complémentaire. Ce test permet de répondre à la question suivante : les valeurs de surface terrière mesurées dans les quadrats sont-elles spatialement corrélées? L'autocorrélation est testée grâce à l'indice de Geary. Il n'existe pas d'autocorrélation spatiale pour la surface terrière (tableau 5.2), exceptée pour la parcelle D. Sur celle-ci, on distingue plusieurs zones avec de fortes surfaces terrières (annexe 5.1).

Une des contraintes pour l'emplacement des parcelles était l'homogénéité de la formation forestière. Nous avons choisi des zones où la topographie ne variait pas ou peu, de même substrat et sans obstacles majeurs pour la répartition des arbres (rivières, chemins). Le choix de l'emplacement des parcelles s'avère *a posteriori* correct en ce qui concerne la densité et la surface terrière (excepté pour la parcelle D) pour l'ensemble des espèces.

Tableau 5.7 : Résultats des tests de l'homogénéité de la densité locale et de l'autocorrélation spatiale de la surface terrière des arbres dans les quadrats (10x10 mètres).

Pour chaque valeur calculée de χ^2 , on obtient, selon le nombre de degrés de liberté, la probabilité d'observer une valeur supérieure. La variable de χ^2 mesure la distance entre la distribution observée et la distribution théorique (distribution poissonnienne). Une probabilité, p , inférieure à $\alpha=0,05$ indique une hétérogénéité de la densité ou une autocorrélation spatiale de la surface terrière. c est le coefficient de contiguïté de Geary, R est la valeur normalisée et p la probabilité associée (cf. 4.4.1.3).

Parcelle		A	B	C	D	E
Densité locale		$\chi^2_6=3,25$	$\chi^2_6=5,28$	$\chi^2_7=1,23$	$\chi^2_5=1,79$	$\chi^2_6=4,05$
ajustement à une loi de Poisson		$p=0,78$	$p=0,51$	$p=0,99$	$p=0,88$	$p=0,67$
Surface terrière locale	c	1,091	1,003	0,997	0,862	0,930
Indice Geary	R	1,003	-0,032	0,038	1,819	0,882
	p	0,89	0,51	0,49	0,034	0,19

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

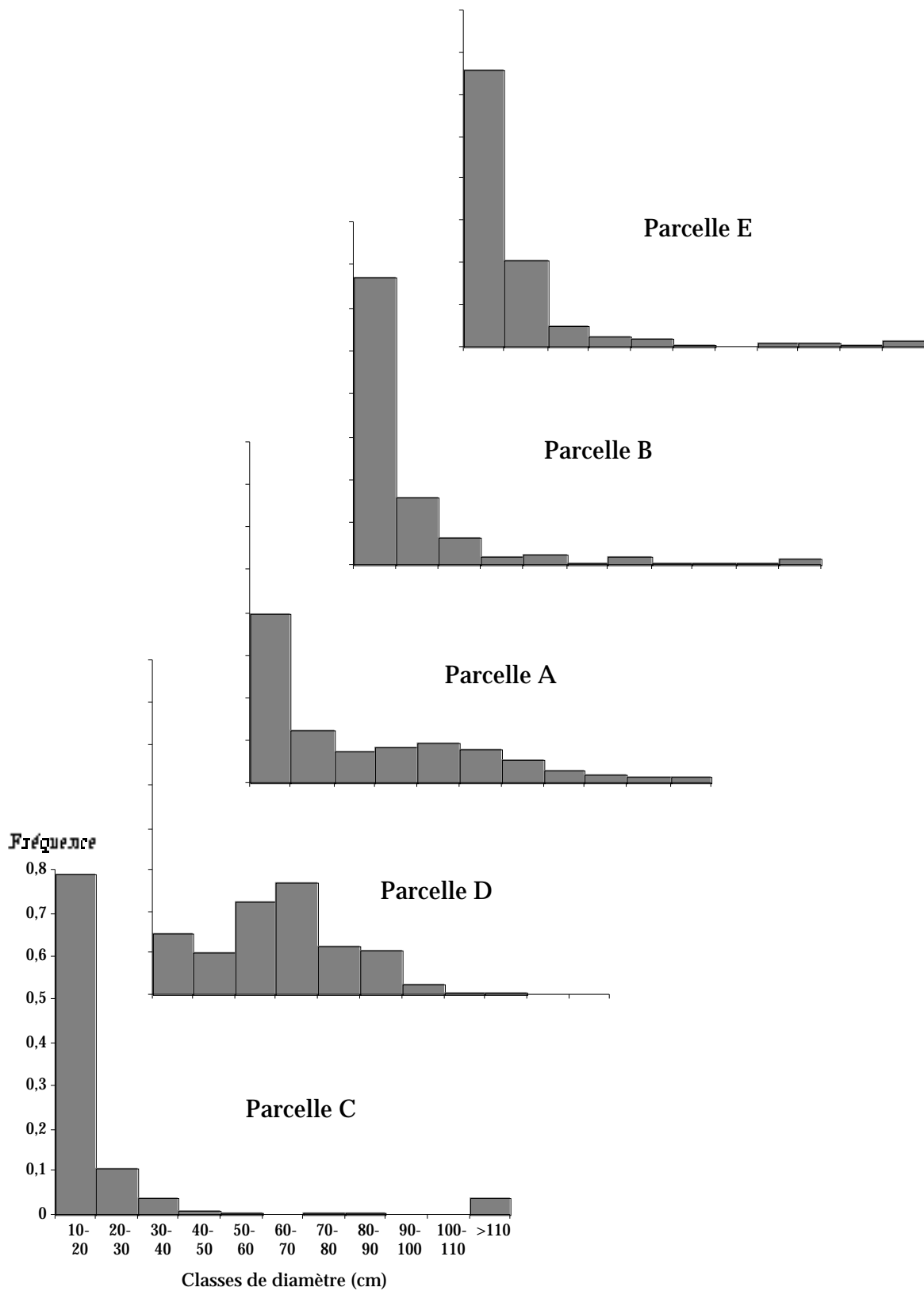


Figure 5.9 : Distribution diamétrique de tous les arbres (diamètre = 10 cm) pour chaque parcelle.

5.1.2 Distribution diamétrique

C'est une caractéristique essentielle du peuplement. La figure 5.1 présente les distributions sur chacune des parcelles pour toutes les espèces regroupées.

Les parcelles B et E ont des distributions régulièrement décroissantes avec une structure classiquement observée pour les forêts non perturbées (courbe en L ou J inversé, Knight 1975). Les trois autres parcelles ont au contraire des structures typiques de formations perturbées. La parcelle A présente un excès d'individus dans les classes moyennes (de 40 à 80 cm) de même que la parcelle D (de 30 à 80 cm). La parcelle C se caractérise au contraire par une très forte proportion d'individus dans la première classe diamétrique mais également dans la dernière (110 cm).

5.1.3 Les paramètres floristiques

5.1.3.1 Richesse, diversité et phénologie

L'analyse des paramètres de richesse et de diversité floristique présentés dans le tableau 5.1 permet de distinguer trois ensembles :

- les parcelles C et E avec les plus fortes valeurs de richesse et de diversité. Les indices sont très proches sur ces deux parcelles.
- les parcelles A et B avec des valeurs de richesse et de diversité inférieures mais qui restent élevées. La parcelle B, moins riche, est cependant plus diversifiée que la parcelle A, ce qui se traduit également par un plus fort taux d'équitabilité. Ces deux groupes se distinguent également par la répartition du pourcentage d'arbres et d'espèces décidues. Les parcelles A et B ont un taux plus élevé que les parcelles C et E.
- la parcelle D est très pauvre en espèces et peu diversifiée.

Les richesses spécifiques sont comparées grâce à la courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971). Elle est particulièrement bien adaptée à la comparaison de richesse spécifique entre parcelles de même surface.

Les parcelles avec le plus grand nombre d'arbres ont aussi le plus grand nombre d'espèces (figure 5.2). La parcelle A possède une structure particulière avec un recrutement plus important d'espèces quand le nombre d'arbres augmente. L'apparition de nouvelles espèces est plus élevée que sur les parcelles B et E. Au delà de 153 arbres, la parcelle A devient plus riche que la parcelle B.

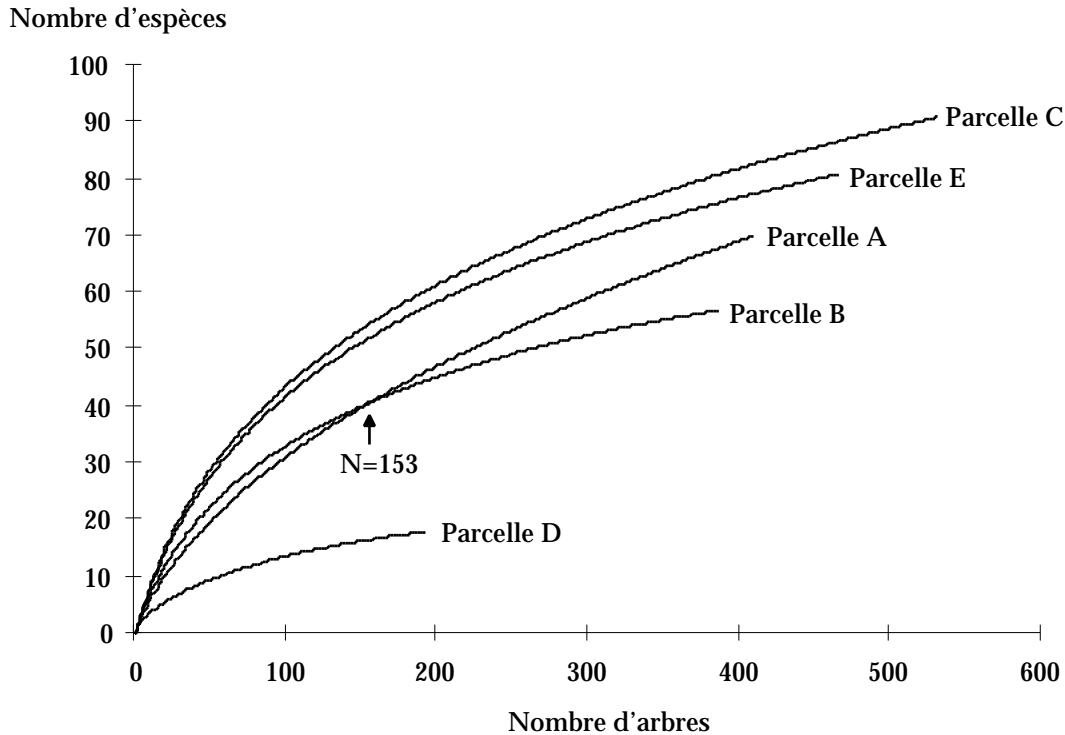


Figure 5.10 : Courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971) des arbres pour chaque parcelle. Au-delà de 153 arbres, le nombre d'espèces attendu, $E(S_N)$, est plus élevé sur la parcelle A que sur B.

5.1.3.2 Les espèces dans la structure verticale

Les espèces sont classées en fonction de la strate qu'elles occupent dans la structure verticale au stade adulte. Deux étages sont définis. Ils distinguent les espèces émergentes et de la canopée (groupe G1) des espèces de sous-bois (groupe G2). La hauteur limite de ces deux groupes est fixée à 25 mètres. C'est une valeur définie à partir de nos observations. Elle n'est jamais atteinte par les espèces G2 pour des arbres adultes.

Dans un premier temps, la connaissance des espèces acquise lors des missions de terrain a permis de classer les espèces ne posant pas de difficultés telles que les espèces de sous-bois typiques comme la plupart des Annonaceae, Ebenaceae, Clusiaceae, Myrtaceae, etc. Les espèces de ces familles atteignent rarement des hauteurs supérieures à 15 mètres. De même certaines espèces G1 ont été classées sans hésitation.

Le classement des autres espèces a nécessité l'utilisation de deux sources d'informations complémentaires.

Tout d'abord, les diamètres maximaux atteints par les espèces ont été utilisés. Toutes les espèces avec un diamètre maximum 70 cm sont considérées comme appartenant à G1.

C'est plus délicat pour les autres espèces. Ce peut être soit des espèces G1 qui ne sont pas au stade adulte sur les parcelles, soit des espèces G2 pouvant atteindre de gros diamètres. Ces informations ont donc été croisées avec la description des

espèces dans les différentes flores et les travaux de Schmid (1974). Ces deux sources d'informations donnent, pour la plupart des espèces, des indications sur la hauteur atteinte au stade adulte. Là encore, ces données doivent être utilisées avec précaution car la hauteur maximum peut varier selon la formation dans laquelle se développe l'espèce.

Sur l'ensemble des 176 espèces répertoriées sur les cinq parcelles, 58 appartiennent à G1 et 118 à G2. La classification peut paraître arbitraire pour certaines espèces mais ce sont toujours des espèces rares dont le rôle n'est pas majeur dans la dynamique forestière. Certaines espèces de G2 peuvent atteindre de gros diamètres (tableau 5.3).

Tableau 5.8 : Espèces G2 (ne dépassant pas une hauteur de 25 mètres) atteignant des diamètres élevés.

40-50	Classe diamétrique (cm)	
	50-60	60-70
<i>Diospyros nitida</i>	<i>Allospondias lakonensis</i>	<i>Beilschmiedia laotica</i>
<i>Diospyros hasseltii</i>	<i>Xerospermum noronhianum</i>	
	<i>Ochrocarpus siamensis</i>	
	<i>Linociera sp1</i>	
	<i>HCT439 Dehaasia</i>	
	<i>Diospyros rubra</i>	
	<i>Diospyros longibracteata</i>	
	<i>Linociera pierreii</i>	

La proportion d'arbres dans chacun des deux groupes précédemment définis est très différente selon les parcelles ($c^2=465,1$; 4 ddl ; $p<0,0001$). La parcelle D est très dominée par le groupe G1 pour les arbres (figure 5.3). La parcelle A possède également légèrement plus d'arbres G1 (53%) que G2. Sur les trois autres parcelles, les arbres d'espèces de sous-bois sont en plus grand nombre.

La répartition du nombre d'espèces est également différente selon les parcelles même si cette différence est moins prononcée ($c^2=10,84$; 4 ddl ; $p=0,028$). Seule la parcelle D se distingue par un plus grand nombre d'espèces G1 que d'espèces G2.

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

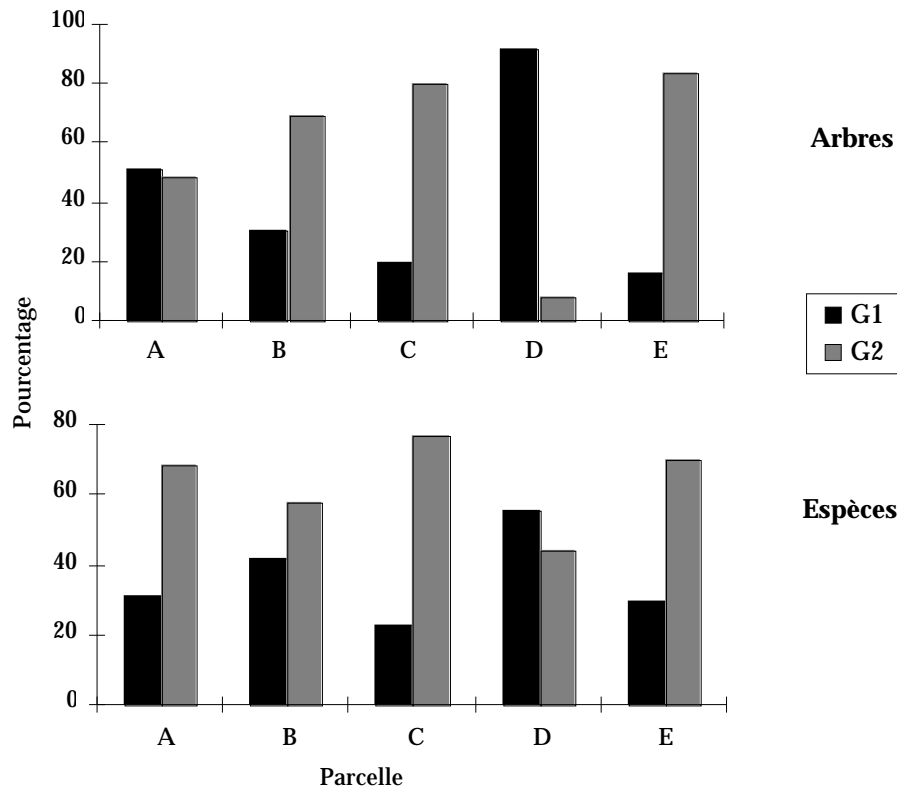


Figure 5.11 : Pourcentage d'arbres et d'espèces G1 (espèces émergentes et de la canopée) et G2 (espèces de sous-bois) sur chaque parcelle.

5.1.3.3 Les compositions floristiques

Sur l'ensemble du dispositif, les familles des Rubiaceae et des Lauraceae ont le plus grand nombre d'espèces (tableau 5.4). Certaines familles ne sont représentées, dans nos relevés, que par des espèces de sous-bois comme les Ebenaceae, Clusiaceae, Myrtaceae.

Cette première analyse des compositions floristiques montre les spécificités des parcelles. C possède un grand nombre d'espèces de Lauraceae, Meliaceae et Ebenaceae. Les parcelles C et E ont en commun une grande richesse spécifique pour les Euphorbiaceae de même que les parcelles A et B pour les Fabaceae. Distincte floristiquement des quatre autres parcelles, la parcelle D est dominée par les Dipterocarpaceae, famille absente sur A et C.

Tableau 5.9 : Richesse spécifique par famille pour l'ensemble du dispositif (cinq parcelles) et pour chaque parcelle.

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

Famille	Dispositif	A	B	C	D	E
Rubiaceae	15	7	5	6	0	7
Lauraceae	15	4	2	9	0	6
Fabaceae	12	6	6	3	1	1
Euphorbiaceae	11	4	4	8	2	8
Meliaceae	11	3	2	8	0	5
Anacardiaceae	11	4	3	3	0	5
Ebenaceae	9	4	3	8	0	4
Annonaceae	9	5	5	7	0	5
Clusiaceae	8	5	2	2	2	4
Myrtaceae	6	0	1	1	3	2
Verbenaceae	5	1	2	1	1	4
Sterculiaceae	5	3	2	3	0	2
Dipterocarpaceae	5	0	2	0	4	3
Oleaceae	4	2	2	3	0	2
Moraceae	4	3	2	4	0	1
Combretaceae	4	1	3	1	0	1

La figure 5.4 montre, pour chacune des parcelles, le pourcentage de l'Indice de Valeur d'Importance (IVI) des espèces. Seules les espèces avec un indice supérieur à 2% sont présentées dans cette figure (voir annexe 5.2 pour la liste complète des espèces). Plusieurs remarques peuvent être formulées :

- Deux patrons sont distingués. Les parcelles A, C et D sont dominées par une seule espèce. L'indice de *Lagerstrœmia calyculata* représente 53% du total sur A, 39,9 % sur C et celui de *Dipterocarpus alatus* est de 75,1% sur D.

Au contraire, les parcelles B et E sont dominées par un ensemble d'espèces. Sur B, *Lagerstrœmia calyculata* est associée aux Fabaceae comme *Azelia xylocarpa*, *Dalbergia mammosa* mais aussi *Anogeissus acuminata* et *Lagerstrœmia ovalifolia*. La parcelle E est dominée par *Lagerstrœmia calyculata* et *Dipterocarpus turbinatus*. *Azelia xylocarpa* et *D. alatus* n'ont que deux arbres sur la parcelle avec de très gros diamètres.

- *Lagerstrœmia calyculata* est la seule espèce G1 dominante sur les quatre parcelles (A, B, C et E). Sur B, C et E, cette espèce est présente avec de très gros diamètres, la surface terrière relative est donc très élevée. Sur A où 152 arbres de cette espèce ont été répertoriés, elle est plus fréquente mais avec des diamètres plus petits.

- Le sous-bois des parcelles B et E est dominé par les deux mêmes espèces : *Diospyros longebracteata* et *Cleistanthus sumatranus*.

- La parcelle D présente une composition floristique tout à fait particulière avec une forte dominance de *Dipterocarpus alatus*. Cette espèce apparaît également sur la parcelle E (avec 2 arbres). Exceptée *D. alatus*, les espèces de la parcelle D ne sont pas présentes sur les autres parcelles.

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

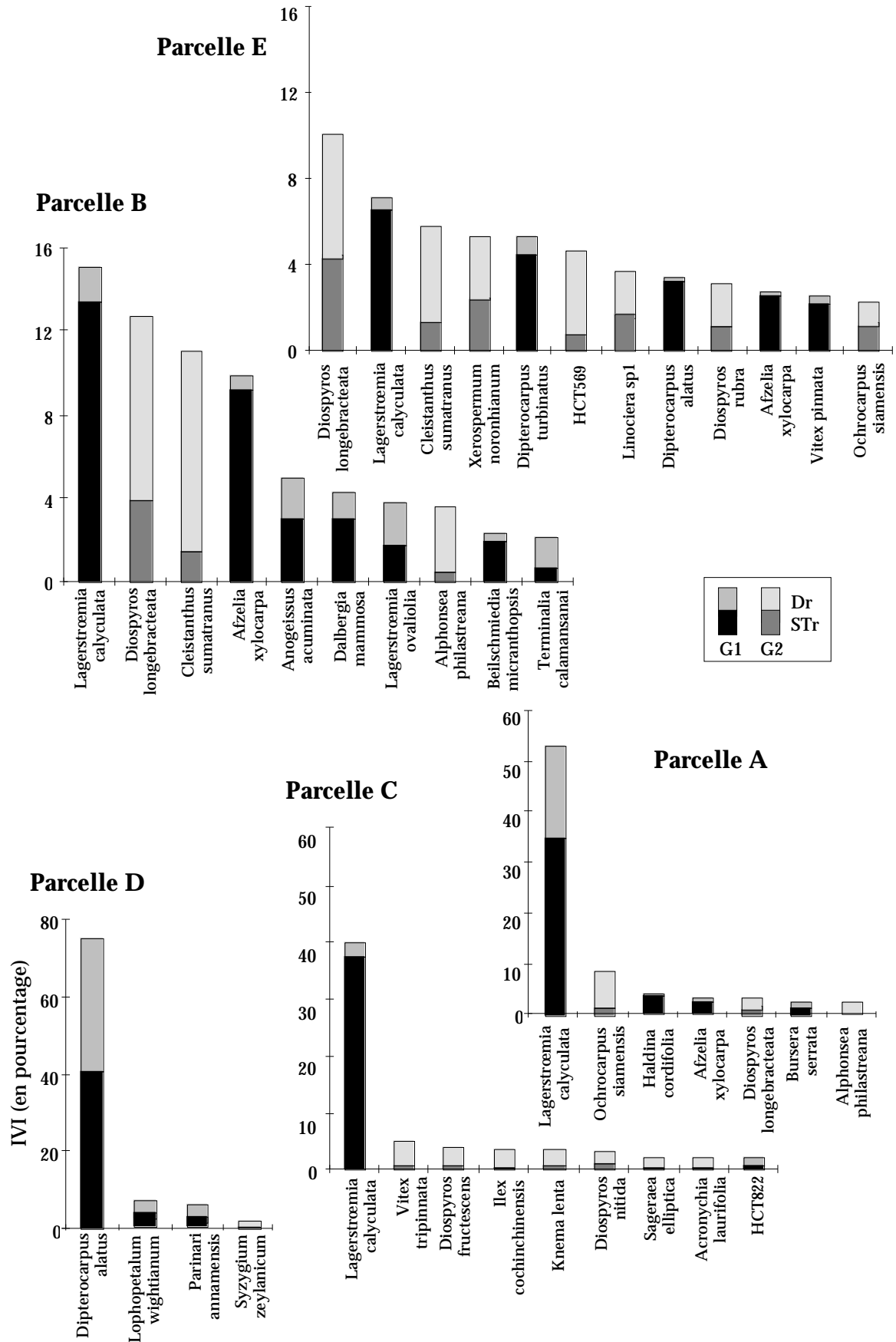


Figure 5.12: Indice de Valeur d'Importance (IVI 2%) des espèces G1 et G2 sur chaque parcelle. Dr et Str représentent respectivement la densité relative et la surface terrière relative.

5.1.3.4 Variabilité spatiale de la composition floristique sur chaque parcelle

Les résultats précédents ont montré que chacune des cinq parcelles se caractérise par une homogénéité de la densité des arbres de plus de 10 cm de diamètre, à une échelle de 10 mètres. Nous nous intéressons dans cette partie à la structure spatiale de la densité pour chacune des espèces principales. Ces espèces ont-elles une répartition limitée à certaines zones de la parcelle?

L'indice de Geary, qui mesure l'autocorrélation spatiale, a été calculé pour chacune des espèces avec plus de cinq arbres par parcelle (tableau 5.5).

Tableau 10.5 : Espèces G1 (en gras) et G2 d'arbres présentant une hétérogénéité spatiale de la densité mise en évidence à partir de l'indice de Geary (probabilité < 1%).

Parcelle	Espèce	Nombre d'arbres	Coefficient de contiguïté	Indice Geary Test R	Probabilité
A	<i>Diospyros longebracteata</i>	22	0,508	2,838	0,0023
A	<i>Alphonsea philastreana</i>	19	0,501	3,267	0,0005
B	<i>Anogeissus acuminata</i>	15	0,474	2,727	0,0032
B	<i>Lagerstroemia ovalifolia</i>	16	0,536	2,837	0,0023
C	<i>Sageraea elliptica</i>	22	0,614	2,415	0,0079
C	<i>Diospyros maritima</i>	14	0,428	3,486	0,0002
C	<i>Polyalthia corticosa</i>	8	0,322	3,841	0,0001
E	<i>Cleistanthus sumatranus</i>	42	0,325	4,388	0
E	HCT569	37	0,346	3,384	0,0004
E	<i>Ochrocarpus siamensis</i>	11	0,508	2,965	0,0015

Sur chaque parcelle, les espèces présentant une autocorrélation sont peu nombreuses et exceptées *Anogeissus acuminata* et *Lagerstroemia ovalifolia*, ce sont toutes des espèces de sous-bois. Sur la parcelle B, la répartition de ces espèces est limitée à une zone de bas-fonds inondée plusieurs mois dans l'année. Cette zone couvre à l'est de la parcelle quelques quadrats. La répartition spatiale de ces deux espèces est présentée en annexe 5.3. Ces deux espèces de la canopée ne sont pas associées, dans cette zone, à une espèce de sous-bois.

Cleistanthus sumatranus et HCT 569 présentent chacune une très forte autocorrélation spatiale et se répartissent dans deux zones opposées sur la parcelle E (annexe 5.3) sur lesquelles elles sont très abondantes. Parmi les espèces du tableau 5.5, *Diospyros longebracteata*, *Alphonsea philastreana* et *Ochrocarpus siamensis* sont également rencontrées sur les parcelles A, B, C ou E où elles ont une densité homogène. Aucune espèce de la parcelle D ne présente d'autocorrélation spatiale.

Exceptées les espèces du tableau 5.5, nous pouvons conclure que les parcelles caractérisent un ensemble floristique homogène. Il faut toutefois préciser que le test associé à l'indice de Geary est peu puissant pour déceler une structuration spatiale des espèces représentées par peu d'arbres.

5.2 Les caractéristiques des peuplements de tiges

5.2.1 Estimation de la densité

La densité de tiges est estimée à partir des recensements de l'échantillonnage systématique (tableau 5.6). L'erreur liée à l'estimation est de 16% pour la parcelle D, 14,7 % pour A, 13,5 pour B, 13,0 pour E et 9,2% pour la parcelle C

Ces formations se distinguent nettement les unes des autres par la densité de tiges, exceptées pour les parcelles B et E dont les densités sont très proches, respectivement 6338 et 6175 tiges.ha⁻¹.

Certaines caractéristiques, mises en évidence à partir des arbres, sont retrouvées. Comme précédemment, la parcelle C a la plus forte densité et la parcelle D la plus faible. Les parcelles A et B dont les densités d'arbres étaient proches se distinguent clairement pour les densités de tiges, significativement plus faibles sur la parcelle A (tableau 5.6).

Tableau 5.11 : Densité et structure floristique des peuplements de tiges (hauteur 2 m et dbh < 10 cm) mesurées dans l'échantillonnage systématique sur chaque parcelle. L'intervalle de confiance est défini avec un risque de 5% (voir 4.3.1.1).

<i>PARCELLE</i>	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>
Densité					
Nombre de tiges mesurées	342	507	651	228	494
Estimation de la densité de tiges (ha ⁻¹)	4275	6338	8150	2850	6175
Intervalle de confiance	{3646; 4904}	{5480; 7195}	{7450; 8885}	{2393; 3307}	{5372; 6978}
Paramètres floristiques					
Richesse spécifique	63	57	110	29	82
Indice de Simpson	0,89	0,88	0,98	0,50	0,91
Indice de Shannon	4,61	4,08	5,97	2,27	4,79
H max.	5,98	5,83	6,78	4,86	6,35
Équitabilité	0,77	0,70	0,88	0,47	0,75

5.2.2 Les paramètres floristiques

5.2.2.1 Richesse et diversité

Le classement des parcelles en fonction de leur richesse spécifique est le même que pour les adultes. La parcelle C avec 110 espèces recensées dans l'échantillonnage systématique est la plus riche (tableau 5.6 et figure 5.5). Cette parcelle est également très diversifiée avec un indice de Simpson de 0,98. Les parcelles A et B possèdent près de deux fois moins d'espèces, respectivement 63 et 57. Quel que soit le nombre de tiges, la richesse spécifique est toujours plus élevée sur la parcelle A, ce qui n'était pas le cas pour les arbres. La diversité observée sur ces deux parcelles est peu différente (tableau 5.6). Les valeurs de richesse et de diversité sur la parcelle E sont intermédiaires entre la parcelle C d'une part et les parcelles A et B d'autre part.

Comme pour les arbres, la richesse spécifique de la parcelle D (29 espèces) et la diversité sont très faibles.

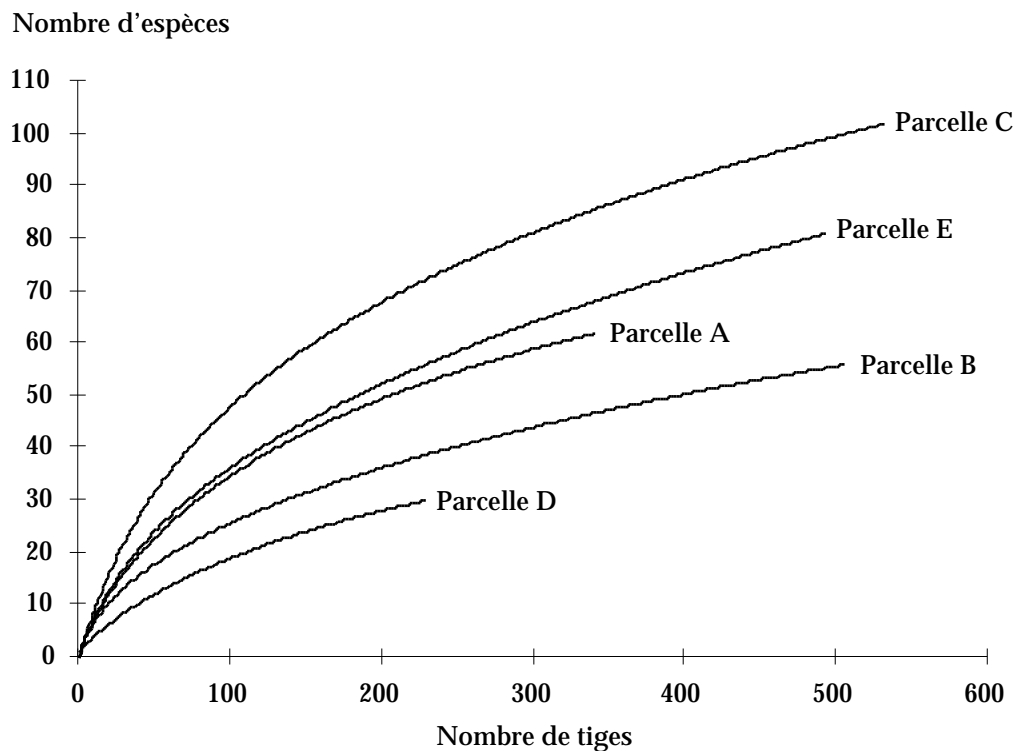


Figure 5.13 : Courbe de richesse spécifique de Hurlbert (1971) des tiges sur chaque parcelle.

5.2.2.2 Les espèces dans la structure verticale

Les espèces n'atteignant pas à maturité un diamètre de 10 cm sont classées dans le groupe G3. Le pourcentage de tiges G1 est très faible, en général inférieur à 5% pour les cinq parcelles (figure 5.6). Les tiges des espèces G3 dominent sur les parcelles A, D et E tandis que la richesse spécifique est la plus élevée pour G3 sur A, B et D.

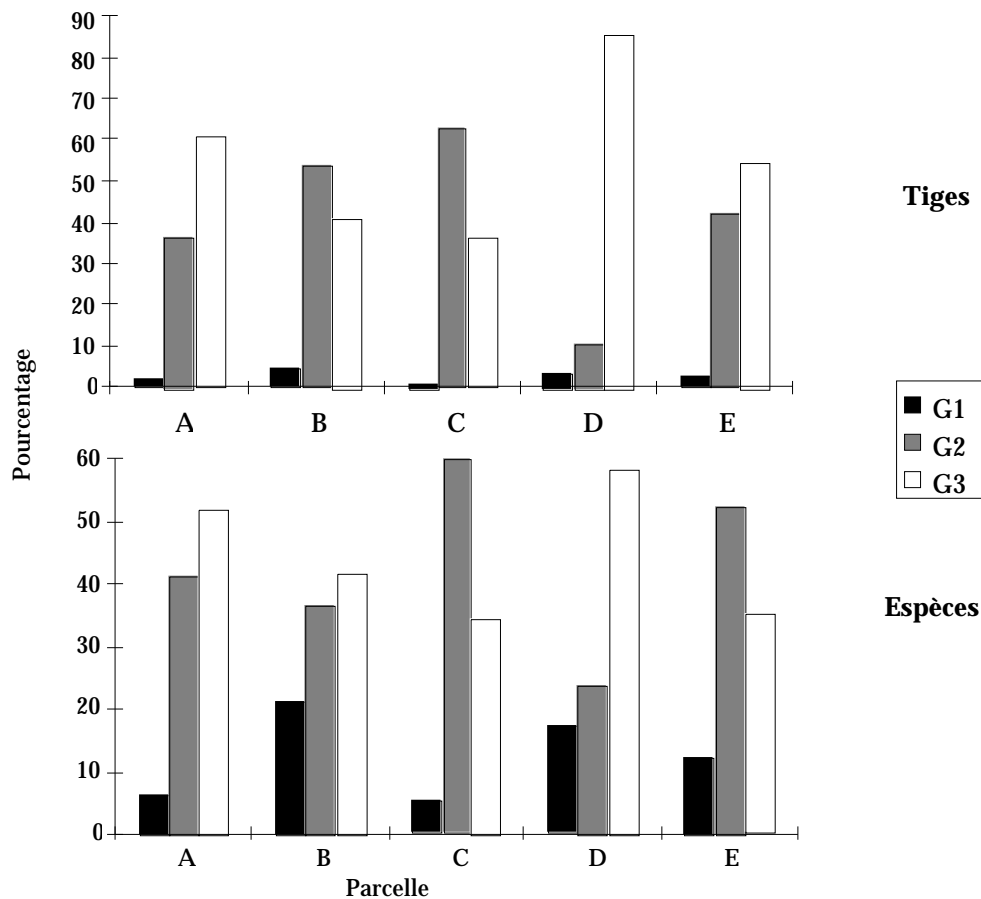


Figure 5.14 : Pourcentage de tiges et d'espèces G1, G2 et G3 sur chaque parcelle.

5.2.2.3 Les compositions floristiques

Trois parcelles sont dominées par une espèce (figure 5.7). Il s'agit de *Cleistanthus sp.* pour la parcelle A, *Colona auriculata* pour la parcelle D et *Cleistanthus pierrei* pour la parcelle E. Ce sont toutes des espèces G3 n'ayant pas vocation à devenir des arbres. La liste complète des espèces est présentée en annexe 5.4. *Colona auriculata* représente 70,2% du nombre total de tiges sur la parcelle D. Chaque individu de cette espèce forme une souche constituée d'une vingtaine de tiges (le nombre de souches seulement a été comptabilisé). La composition floristique des espèces G1 et G2 sera étudiée plus en détail dans le chapitre suivant consacré à la dynamique.

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

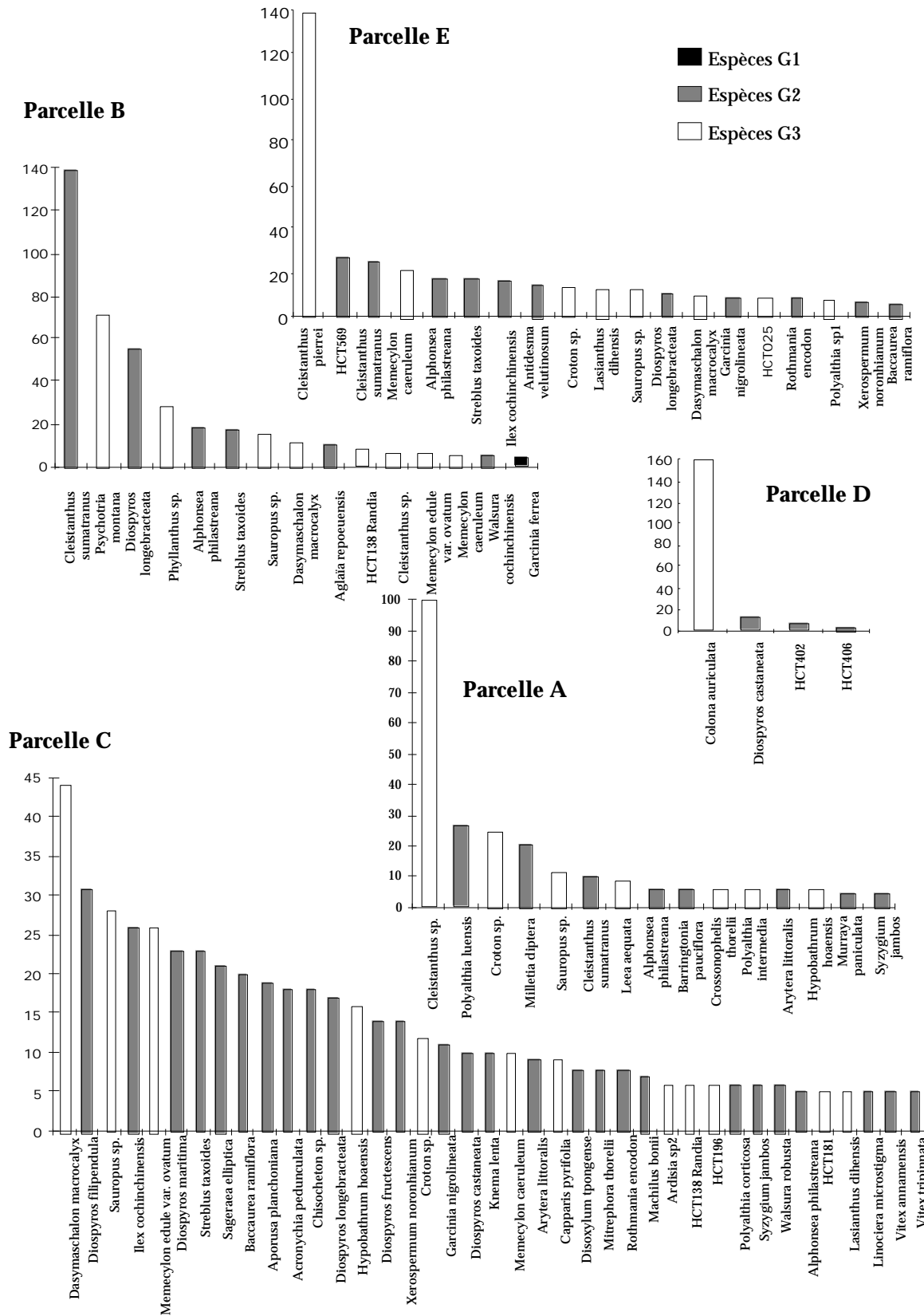


Figure 5.15 : Ordination des espèces de tiges de l'échantillonnage systématique selon leur abondance (seules les espèces avec 5 tiges au moins sont présentées, voir liste complète en annexe 5.4).

5.3 Le sol

5.3.1 Les sols d'origine basaltique

Les parcelles A et B présentent le même type de sol. C'est un sol noir, très jeune, peu évolué, sans développement d'horizons. Ce sol possède de bonnes propriétés chimiques pour stocker l'eau et les bases (éléments nutritifs). La fertilité du sol est excellente car la concentration en bases est élevée. Le pH est peu différent de 7.

Les profils pédologiques révèlent la présence de la roche mère à une faible profondeur. Pour les arbres, cette faible profondeur du sol est une contrainte physique majeure avec deux conséquences essentielles :

- les capacités de stockage de l'eau sont limitées à cette couche superficielle d'une cinquantaine de centimètres (figure 5.8). En fin de saison sèche, le sol est sec.
- l'enracinement des arbres est également limité même s'il existe des poches de décomposition du basalte, permettant ainsi un enracinement plus profond. Les racines contournent également les blocs de roche mère pour descendre plus profondément. Elles sont trouvées jusqu'à 1,50 m de profondeur mais leur diamètre ne dépasse pas 2 mm.

La parcelle E a un sol noir plus évolué que celui des parcelles A et B. La décomposition de la roche mère est à un stade plus avancé, ce qui lui donne un aspect plus « émietté ». Malgré une forte variabilité, la profondeur du sol est plus grande que sur les parcelles A et B, en moyenne à un mètre de profondeur.

La parcelle C a un sol rouge. C'est un vieux sol de même origine que celui des parcelles A et B. Il est en fin d'évolution mais il n'est pas encore totalement dégradé car il reste beaucoup d'humus. Ses caractéristiques chimiques sont moyennes. Il est moins riche que celui des parcelles A et B même s'il ne présente pas de facteurs limitants pour la végétation.

Les caractéristiques physiques de ce sol sont très bonnes. Les racines sont assez abondantes jusqu'à 1,50 m et descendent même jusqu'à deux mètres où elles sont plus clairsemées. Sur la zone du profil, la roche mère n'est pas visible jusqu'à deux mètres mais de la saprolithe (roche en décomposition) est rencontrée dans des poches à 30 cm de la surface. Il reste toutefois quelques morceaux de basaltes non décomposés. Sur certaines zones de la parcelle, des blocs de basalte et de la saprolithe sont observés à la surface du sol. Il semble que ce soient des zones plus élevées sur lesquelles l'érosion et le lessivage auraient été plus importants. Cela aurait fait apparaître ces blocs qui ailleurs sur la parcelle se trouvent à plus de deux mètres de profondeur. Avec une bonne stabilité des microagrégats mais une mauvaise stabilité des macroagrégats, ce type de sol est très sensible à l'érosion et au lessivage.

Les sols basaltiques de ces quatre parcelles ont tous de bonnes propriétés chimiques mais se distinguent, d'après les profils, par des différences de profondeur. Sur chaque parcelle, nous avons donc mesuré la profondeur du sol

en réalisant 25 sondages à l'aide d'une tarière. Les différences sont confirmées (ANOVA 1 facteur, $F_{96}^3 = 7,89$; $p < 0,0001$, figure 5.8).

Les valeurs moyennes ne peuvent être comparées avec un test t classique car avec un nombre élevé de tests, la probabilité d'accepter l'hypothèse nulle va tendre vers 0. Même si le nombre de tests est peu élevé (6 comparaisons), la méthode du t corrigé (test de Bonferroni) est utilisée (Tomassone *et al.* 1993). Chaque test est réalisé avec un risque α (5%) divisé par le nombre de tests. Des différences significatives de profondeur de sol sont trouvées entre les parcelles A et C ($p=0,0027$), A et E ($p=0,0008$), B et C ($p=0,0011$), B et E ($p=0,0003$).

Pour le calcul de la valeur moyenne, nous avons considéré que la profondeur du sol est de 1,50 m lorsque la roche mère n'est pas atteinte par la tarière (la longueur de celle-ci n'excède pas 1,50 m). La profondeur du sol est donc sous-estimée surtout pour les parcelles C et E, où cette valeur est enregistrée respectivement 4 et 5 fois mais aussi pour la parcelle B (valeur enregistrée 2 fois). Les 25 sondages indiquent toujours une profondeur de sol inférieure à 1,50 m sur la parcelle A.

La différence de profondeur de sol entre les parcelles A et B d'une part et C et E d'autre part est donc certainement plus élevée.

Les structures de ces sols pourraient expliquer les variations du taux d'humidité mesuré à la fin de la saison sèche sur les quatre parcelles. Les taux moyens sont différents selon les parcelles (ANOVA 1 facteur, $F_{37}^3 = 10,10$; $p < 0,0001$). Les sols les plus profonds sont en moyenne les plus humides (figure 5.8). Des différences significatives sont mises en évidence grâce au test de Bonferroni entre les sols des parcelles A et C ($p=0,0001$), B et C ($p < 0,0001$) et B et E ($p=0,004$).

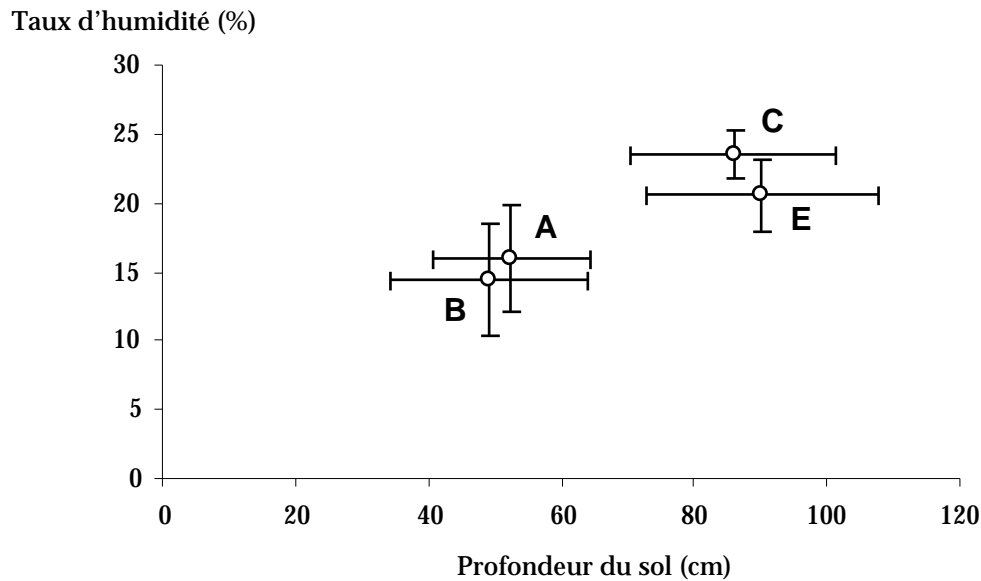


Figure 5.16 : Relation entre le taux d'humidité moyen et la profondeur moyenne du sol sur les quatre parcelles dont les sols sont d'origine basaltique. Les valeurs moyennes sont données avec leurs intervalles de confiance. Les valeurs moyennes d'humidité sont calculées à partir de 10 valeurs pour A, 7 pour B, 13 pour C et 11 pour E.

5.3.2 Les sols d'origine schisteuse

La parcelle D est sur une zone de schiste non recouvert par des basaltes. C'est un vieux sol, pauvre en éléments nutritifs accumulés uniquement en surface, et assez acide. L'argile s'accumule dans les horizons en profondeur. C'est un sol de mauvaise structure, sensible à l'érosion. Il est en outre inondé plusieurs mois dans l'année. Il est en outre inondé plusieurs mois dans l'année. Il est en condition de réduction, de couleur grise en profondeur avec la présence de taches oranges (Fer). Durant la saison sèche, il est oxydé.

La couleur de la matrice est brune à 20 cm du sol et grise à 1 m du sol. Le sol est donc plus oxydé en surface donc l'inondation serait imputable à une augmentation du niveau de la nappe.

Le suivi du niveau piézométrique durant toute une saison des pluies, de juin à décembre 1996, montre en effet une très forte montée du niveau de la nappe dans la zone forestière (les tubes piézométriques ont été installés dans la parcelle D et à proximité, figure 5.9). En 1996, le niveau de la nappe n'est pas descendu, dans la zone forestière, en dessous de 60 cm de profondeur pendant plus de 6 mois.

Sur ces sols très hydromorphes et très mal drainés, les plantes doivent être hydrophiles.

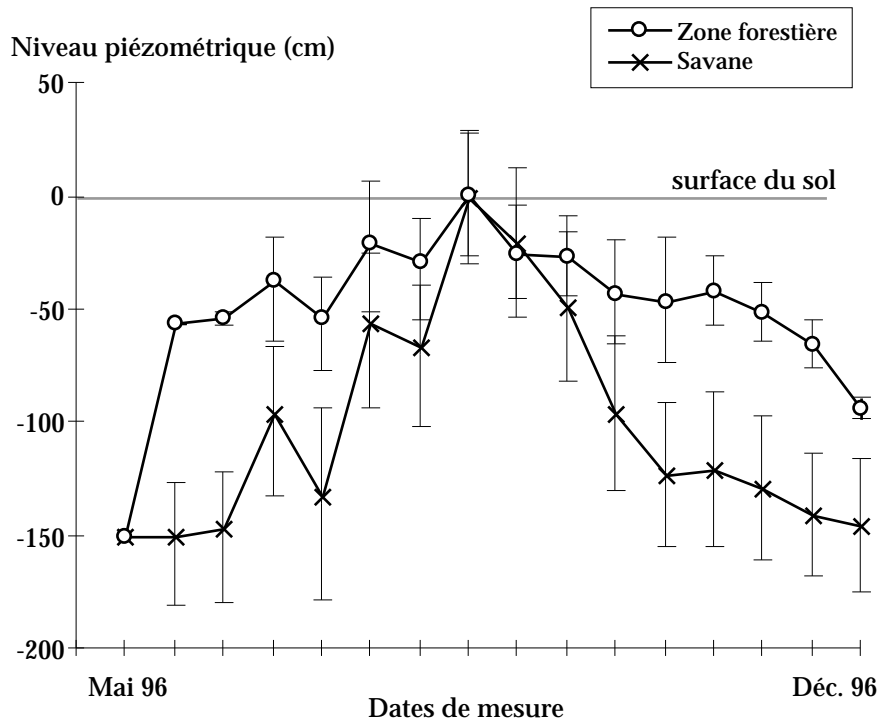


Figure 5.17 : Niveau piézométrique moyen (et intervalles de confiance) mesuré sur la zone forestière (parcelle D et forêt proche) et dans la savane de mai à décembre 1996. Les mesures ont été effectuées tous les 10 jours (environ) à partir du 7 mai et jusqu'au 10 décembre 1996 (5 piézomètres dans la zone forestière et 4 dans la savane).

5.4 La typologie des formations

5.4.1 La stabilité floristique des formations

L'objectif de cette partie est d'étudier la distribution diamétrique des principales espèces émergentes et de la canopée (espèces G1) sur chaque parcelle. Cela permet d'aborder la notion de stabilité floristique de la formation. Une formation peut être considérée comme stable floristiquement si les espèces principales sont capables de se régénérer dans la formation.

Pour étudier les distributions diamétriques des espèces émergentes et de la canopée, une analyse factorielle des correspondances a été réalisée à partir des données d'effectifs des espèces (en lignes) dans chacune des onze classes diamétriques (en colonnes).

Dans un premier temps, l'analyse est réalisée en retenant sur chaque parcelle les espèces avec au moins deux arbres. L'axe F1 sépare les deux premières classes de diamètre des autres. Lorsque *Lagerstrœmia calyculata* sur la parcelle A (152 arbres) et *Dipterocarpus alatus* sur la parcelle D (135 arbres) sont éliminées de l'analyse, les classes de diamètre sont ordonnées sur l'axe F1, des plus petites aux plus grandes (annexe 5.5). A partir des résultats de cette analyse, une ordination réciproque a été réalisée (figure 5.10).

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

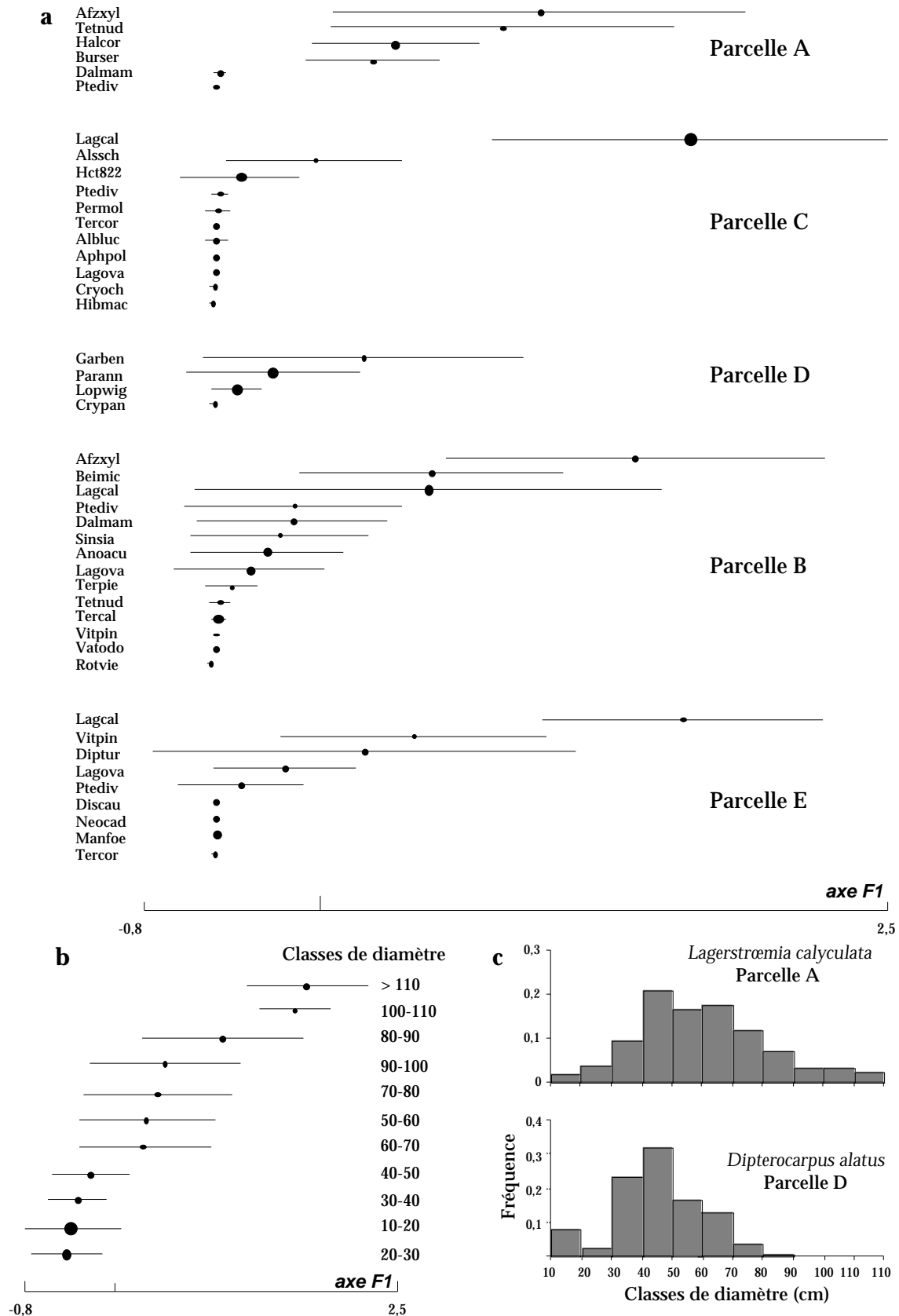


Figure 5.18 : Ordination réciproque sur l'axe F1 des espèces d'arbres G1 (a) et des classes de diamètre (b). Les espèces sont repérées par leur code (annexe 5.2). Le point (diamètre proportionnel au nombre d'arbres) et le trait associé représentent respectivement la moyenne conditionnelle et la variance. L'inertie de l'axe F1 est de 28,9%. (c) montre la distribution diamétrique des deux espèces très abondantes, enlevées de l'analyse, appartenant à la parcelle A et D.

Plusieurs points essentiels apparaissent :

(i) La parcelle A est composée de deux groupes d'espèces. Quatre d'entre elles, *Azelia xylocarpa* (Fabaceae), *Tetrameles nudiflora* (Datisceae), *Haldina cordifolia* (Rubiaceae) et *Bursera serrata* (Burseraceae) sont présentes seulement dans les plus grandes classes de diamètre. En outre, seuls quelques arbres de *Lagerstroemia calyculata* sont dans les trois premières classes de diamètre (figure 5.10 c). Ces espèces montrent un très net déficit d'arbres dans les premières classes de diamètre. L'absence d'arbres de petits diamètres démontre le caractère héliophile de ces espèces. A l'opposé, *Dalbergia mammosa* et *Pterospermum diversifolium* sont limitées aux petites classes de diamètre.

(ii) Sur la parcelle C, sont également mis en évidence deux groupes d'espèces. Les arbres de *Lagerstroemia calyculata* ont de très gros diamètres (seulement 3 arbres appartiennent aux deux premières classes de diamètre et 20 à la dernière sur un total de 27). La majorité des espèces est représentée par des arbres de petits diamètres. Cette parcelle est une zone de régénération.

(iii) Sur la parcelle D, les arbres de petit diamètre de *Dipterocarpus alatus* sont rares (figure 5.10 c). La dominance de cette espèce va diminuer très fortement au bénéfice d'espèces comme *Garcinia benthami* et *Parinari annamensis*.

(iv) Les espèces des parcelles B et E ont une répartition plus uniforme. Elles sont présentes dans une large gamme de classes de diamètre comme *Pterospermum diversifolium*, *Dalbergia mammosa*, *Sindora siamensis*, *Anogeissus acuminata*, *Lagerstroemia ovalifolia* sur la parcelle B *Dipterocarpus turbinatus*, *Lagerstroemia ovalifolia* et *Pterospermum diversifolium* sur la parcelle E. La régénération de ces espèces, possible en sous-bois, indique un tempérament de tolérance vis-à-vis de l'ombre.

Seules *Azelia xylocarpa* sur la parcelle B et *Lagerstroemia calyculata* sur la parcelle E n'ont pas d'arbres dans les petites classes de diamètre et vont disparaître de ces parcelles.

Dans la parcelle B, six arbres de *Lagerstroemia calyculata* sont comptés dans les deux premières classes de diamètre (six autres arbres sont dans des classes supérieures à 50 cm de diamètre). Mais seulement deux arbres sont en régénération dans le sous-bois. Trois sont localisés sur un côté de la parcelle qui recoupe un ancien chablis. Un autre avec un diamètre de 19,8 cm est un rejet de base d'un gros arbre (diamètre 200,6 cm). Cette espèce présente en effet de bonnes capacités de régénération lorsqu'une partie de la couronne ou du tronc est détruite.

Sur les parcelles B et E, les espèces émergentes et de la canopée qui atteignent de gros diamètres sont également capables de se régénérer. La

composition floristique de ces deux parcelles est donc relativement stable. Les trois autres parcelles partagent une caractéristique commune : l'espèce très dominante est faiblement représentée dans les plus petites classes de diamètre. L'indice de valeur d'importance de *L. calyculata* et de *D. alatus* devrait donc diminuer dans le futur avec la disparition progressive des gros arbres de ces espèces.

Sur la parcelle A, la composition floristique est très instable. Elle va être profondément modifiée dans le futur avec la disparition des principales espèces structurantes. Un « patron » très différent est observé sur la parcelle C car les futures espèces émergentes et de la canopée apparaissent dans la première classe de diamètre.

L'analyse de la répartition diamétrique des principales espèces permet donc de distinguer des comportements extrêmes et de dégager les espèces aux tempéraments typiquement héliophiles des espèces tolérantes à l'ombre. Une meilleure définition de ces tempéraments implique d'étudier la régénération naturelle en s'intéressant aux compositions floristiques de plus jeunes stades. Cet aspect sera présenté dans le chapitre 6.

5.4.2 La maturité des formations : synthèse des résultats

L'ensemble des résultats précédents peut être résumé de manière plus synthétique en réalisant une ACP normée sur un ensemble de variables descriptives des peuplements d'arbres et de tiges pour les quatre parcelles A, B, C et E (figure 5.11). Le tableau de données comprend les parcelles en lignes et les variables en colonnes. Les résultats précédents montrent que la parcelle D se distingue très nettement des quatre autres parcelles. Nous l'éliminons de cette analyse. C'est une formation dominée par une espèce, *Dipterocarpus alatus*, très peu riche et peu diversifiée. La densité d'arbres est également faible et les jeunes tiges sont dominées par *Colona auriculata*. Elle se développe sur un sol schisteux très hydromorphe et pauvre.

Typologie des principales formations forestières de Cat Tien

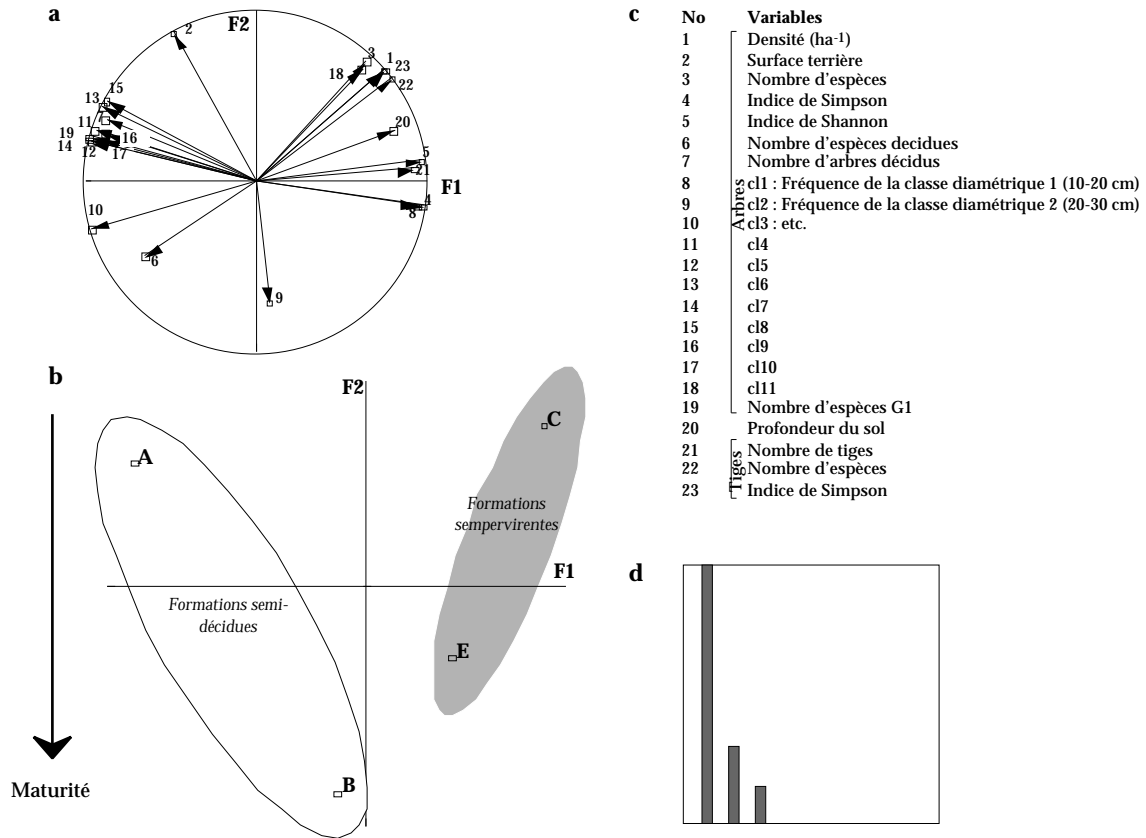


Figure 5.19 : (a) cercle de corrélation des variables, (b) plan factoriel F1-F2 des parcelles (c) liste des variables utilisées pour l'ACP et (d) graphe des valeurs propres. Les variables numérotées de 1 à 19 décrivent le peuplement d'arbres, les variables 21, 22 et 23 décrivent le peuplement de tiges.

La parcelle A dont la fréquence d'arbres dans les classes de diamètres moyens (variables 10 à 17) est élevée, se distingue des trois autres parcelles sur l'axe 1 (figure 5.11). Cette parcelle a néanmoins avec la parcelle B des paramètres communs : faible diversité (variables 4 et 5), nombre élevé d'arbres décidus (variable 7) et une faible profondeur des sols (variable 20). Sur la base de ces caractères, A et B s'opposent aux deux autres parcelles C et E sur l'axe 1.

L'axe 2 sépare nettement les parcelles en fonction de la surface terrière et de la fréquence d'arbres dans la classe de diamètre 20-30 cm. Ces deux variables sont les mieux représentées sur cet axe (74,5 et 51,6% des contributions relatives).

Les distributions diamétriques observées sur les parcelles A et C ne sont pas typiques de forêts matures. Elles sont déséquilibrées en faveur des classes de diamètres moyens pour A et en faveur des petits et des grands diamètres pour C. Dans les deux cas, la fréquence d'arbres dans la deuxième classe de diamètre est faible par rapport à celles observées sur les parcelles B et E. Ce déséquilibre est à l'origine des fortes valeurs de surface terrière mesurées sur ces parcelles. Pour des forêts denses primaires d'Asie, la surface terrière est proche de 30m².ha⁻¹ (cf. chapitre 7).

Au vu de ces résultats et de l'analyse de la distribution diamétrique des principales espèces, les formations décrites sur les parcelles A et C sont des formations secondaires. Ces deux zones ont très certainement subi une ou plusieurs dégradations et sont en cours de reconstitution. L'axe 2 de l'ACP normée peut donc être considéré comme un gradient de maturité des formations.

Toutefois le caractère secondaire des parcelles A et C s'exprime selon deux patrons différents même si les deux parcelles sont très dominées par une même espèce décidue, *L. calyculata*.

Cette espèce a des diamètres moyens sur la parcelle A. Elle est associée à des espèces G1 comme *Azelia xylocarpa*, *Tetrameles nudiflora*, *Haldina cordifolia* et *Bursera serrata*, elles-mêmes représentées principalement par de gros arbres. Cette formation forestière se caractérise par des populations qui vieillissent et qui ne peuvent se régénérer.

Sur la parcelle C, *L. calyculata* est présente surtout dans la dernière classe de diamètre. C'est la seule espèce (avec au moins deux arbres) qui atteint de gros diamètres. L'analyse des distributions diamétriques pour chacune des espèces révèle une abondance d'arbres dans la première classe de diamètre. Cette parcelle est une zone très riche et très diversifiée pour les arbres. Dans les premières classes de diamètre apparaissent de nouvelles espèces G1. Le nombre de tiges est également très élevé.

Les parcelles B et E ont une surface terrière proche de 30 m².ha⁻¹ et une distribution diamétrique toutes espèces confondues typique de formations matures. Les espèces structurantes sont également présentes dans les premières classes de diamètre. Cet ensemble de caractéristiques les distingue clairement des formations précédentes. Nous considérons ces formations comme des forêts matures ou proches de stades matures.

5.4.3 Discussion

Les compositions floristiques observées sur les différentes parcelles peuvent être comparées à celles présentées dans les travaux antérieurs. L'étude la plus complète est celle de Schmid (1974) dont la zone d'investigation dépassait largement la région de Cat Tien. Les formations forestières décrites dans notre étude appartiennent à deux types distincts selon la nature schisteuse ou basaltique du sol.

Les formations forestières se développant sur des substrats schisteux n'occupent, d'après nos observations que la partie sud du parc. La formation décrite sur la parcelle D est très dégradée et présente une très forte dominance de *Dipterocarpus alatus*. Cette espèce n'est pas caractéristique des forêts sur schistes (tableau 1.2) et sa présence à Cat Tien pourrait être liée aux sols très hydromorphes. Cette formation et les aspects de sa dynamique forestière seront

étudiés plus longuement dans le prochain chapitre avec les résultats complémentaires du transect 1.

Les secondes formations sont décrites par Schmid (1974) comme des forêts caducifoliées sur « terres brunes ». Les tendances générales sont retrouvées avec la dominance de *L. calyculata*, associée aux Fabaceae, aux Dipterocarpaceae et aux Combretaceae. La composition floristique établie par Schmid (1974) est proche de celle observée sur l'ensemble des quatre parcelles (voir tableau 1.2). Toutefois certaines espèces G1 avec un indice d'importance élevé n'apparaissent pas dans les recensements antérieurs. Il s'agit de *Dalbergia mammosa*, *L. ovalifolia*, *Beilschmiedia micranthopsis* ou *Terminalia calamansanai*. La fréquence plus élevée de figuiers étrangleurs observée par Schmid (1974) dans les formations à *Lagerstrœmia* est également confirmée. Les *Ficus* semblent d'ailleurs utiliser préférentiellement comme support les arbres de *Lagerstrœmia* (2 sur la parcelle A et 1 sur B).

La comparaison des espèces G2 apporte peu d'informations. Schmid (1974) sépare les espèces de la strate moyenne (de 15 à 20 mètres) et de la strate inférieure mais la détermination des espèces n'est pas complète et souvent limitée au nom de genre.

Nos résultats sont difficilement comparables avec ceux de Vandekerkhove *et al.* (1993) qui ont également étudié la végétation du parc. Mais leur zone d'étude est beaucoup plus étendue que la nôtre. Leurs douze parcelles (de 50x20 mètres) sont réparties dans la plaine mais aussi à l'ouest et au nord du parc. En outre, ces auteurs ont décrit six types de végétation en ne se limitant pas, comme nous l'avons fait, aux formations strictement forestières. La liste d'espèces établies à partir des six types forestiers regroupe cependant les principales espèces trouvées dans nos parcelles.

Pour ces auteurs, la forêt de Cat Tien est définie comme « la forêt typique à *Lagerstrœmia* ». *L. calyculata* domine ces formations en mélange avec des espèces répertoriées également dans nos parcelles d'un hectare comme *Dipterocarpus turbinatus*, *Terminalia calamansanai* et d'autres qui sont absentes comme *Xerospermum laoticum*, *Eugenia cochinchinensis*, *Anthocephalus chinensis*, etc. Les surfaces terrières estimées à partir des zones d'échantillonnage de cette formation sont toutes supérieures à 80 m².ha⁻¹, ce qui est étonnamment élevé. La validité de ces valeurs repose sur le choix de l'emplacement des parcelles. Elles doivent être installées à l'intérieur d'une formation homogène pour les variables étudiées. Cette condition est d'autant plus importante que la taille des parcelles est réduite. Dans notre étude, la plus forte valeur de surface terrière, enregistrée sur la parcelle A, atteint 69,4 m².ha⁻¹. Les autres types de végétation décrits par Vandekerkhove *et al.* (1993) caractérisent des formations dégradées, mélange complexe d'espèces en régénération, de gros arbres épargnés par la dégradation et de bambous.

Notre étude tout en confirmant les résultats précédents, apporte des enseignements nouveaux :

- Les formations forestières du parc ont des cortèges floristiques différents même s'ils ont en commun une espèce dominante, *L. calyculata*. Ces formations se distinguent notamment sur la base du caractère décidu ou sempervirent des espèces. En considérant l'ensemble des arbres d'un diamètre égal ou supérieur à 10 cm, les parcelles A et B apparaissent comme des formations semi-décidues riches en Fabaceae, dont les espèces sont toutes décidues, comme *Dalbergia mammosa*, *Azelia xylocarpa* pour les plus abondantes mais aussi *Sindora siamensis*, *Xylia xylocarpa*, *Pterocarpus macrocarpus*, *Milletia nigrescens*, *Ormosia tonkinensis*, etc. Le caractère décidu plus répandu sur ces parcelles peut être lié aux conditions pédologiques et notamment au manque d'eau pendant la saison sèche. Il est classique d'observer une relation positive entre le nombre d'espèces décidues et la longueur de la saison sèche. Avec des précipitations inférieures à 1000 mm et des saisons marquées, les forêts sont en général décidues (Ruangpanit 1995). Sur les sols plus profonds et plus humides (parcelle C et E), le pourcentage d'espèces décidues est nettement inférieur.

- Les différences entre les formations sont aussi d'ordre structural. Pour chacune des parcelles, les paramètres tels que la densité et la surface terrière, l'examen de la distribution diamétrique toutes espèces confondues et des principales espèces permettent d'apprécier le degré de maturité des formations.

Il existe certainement dans le parc tout un ensemble de formations depuis de jeunes forêts secondaires définies par Clark (1996) jusqu'aux formations matures. Les formations avec une très forte densité de *Lagerstrœmia calyculata* (parcelle A) sont fréquemment rencontrées dans le parc de même que des formations avec de nombreux jeunes arbres (parcelle C). Ces forêts sont de vieilles forêts secondaires comme en témoigne la présence d'arbres avec de gros diamètres. Elles ont également une surface terrière supérieure à celle de forêts plus matures.

Pour Clark (1996), les vieilles forêts secondaires ont très peu d'arbres de plus de 70 cm de diamètre et leur surface terrière est inférieure à celle de forêts matures. Nos résultats ne vérifient pas ces caractéristiques. Ce terme de « vieilles forêts secondaires » est trop vague et peut regrouper tout un ensemble de formations d'âges et d'histoires différents. La nature et l'intensité de la perturbation à l'origine de la forêt secondaire vont déterminer la physionomie des formations. Les forêts se développant suite à une coupe

sélective des espèces à bois précieux ou après des activités agricoles sur brûlis auront une structure et une composition floristique très différentes.

Sur la parcelle A, tout se passe comme si le groupe d'espèces (*Lagerstrœmia calyculata*, *Azelia xylocarpa*, *Tetrameles nudiflora*, *Haldina cordifolia* et *Bursera serrata*) avait commencé leur développement au même moment. Ces espèces, possédant les indices de valeur d'importance les plus élevés, appartiennent aux mêmes classes de diamètre (figure 5.10). Cette forêt peut donc être considérée comme une éco-unité au sens de Oldeman (1990) qui serait à une phase de développement de type biostatique constituée par les arbres du présent. Les éco-unités de début de succession sont toujours de grande taille et se disloquent par la suite avec la chute des gros arbres formant ainsi de plus petites éco-unités. Cette grosse éco-unité se serait développée suite à une perturbation (le « zero event »).

La description des formations forestières de Cat Tien se heurte donc rapidement au manque de données historiques fiables sur le parc notamment pour ce qui concerne les causes de dégradation. Une description plus fine de la mosaïque forestière de Cat Tien passe par l'étude de la dynamique forestière. Les formations doivent être replacées dans une dynamique successionnelle. Le but est de mettre en évidence les espèces typiques des stades secondaires ou matures à partir de l'étude de leur régénération naturelle. Ces aspects seront présentés dans le chapitre 6.

CHAPITRE 6

Etude de la dynamique des formations et relations floristiques entre les formations

6.1 Comparaison floristique de la régénération naturelle et des arbres adultes au sein d'une même parcelle

6.1.1 Le choix d'un diamètre limite

La distinction entre les arbres adultes, désignant les arbres capables de se reproduire (floraison et fructification) et les jeunes arbres appartenant à la régénération naturelle est très importante dans cette étude. La comparaison entre ces deux stades implique un regroupement des espèces. Sur chaque parcelle, tous les arbres de plus de 10 cm ne sont pas des adultes. Si le diamètre de 10 cm est classiquement utilisé pour les relevés, il ne doit cependant pas être interprété comme une valeur seuil de la maturité des espèces.

Il faut donc dans les jeux de données distinguer les arbres adultes de la régénération naturelle. La seule variable pouvant être utilisée est le diamètre car nous ne possédons pas de données relatives à la maturité sexuelle pour chacune des espèces ou de relevés systématiques de hauteur. En pratique, le diamètre limite, distinguant les jeunes des adultes, est propre à chaque espèce. Une espèce de la canopée aura un diamètre limite très supérieur à une espèce de sous-bois. Dans la forêt primaire de Pasoh, *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae), espèce atteignant plus de 50 mètres de hauteur, serait mature à partir d'un diamètre de 40 cm (Appanah, *comm. pers.*). Cette valeur seuil peut également varier selon l'état de développement de la formation considérée. En Malaisie, les espèces des Dipterocarpaceae ont un diamètre de maturité inférieur dans les forêts secondaires par rapport aux forêts non perturbées (Appanah & Manaf 1990).

Les relevés de hauteur indiquent pour quelques-uns des plus grands arbres de la parcelle A, une hauteur moyenne d'environ 40 mètres. Les arbres émergents atteignent des hauteurs moins élevées que dans des forêts humides. La luminosité dans les étages inférieurs de ces forêts semi-décidues est également plus élevée que dans les zones sempervirentes. Le diamètre limite est donc certainement plus bas.

Pour les espèces G1, a été fixé un diamètre limite de 20 cm au delà duquel les arbres sont considérés comme adultes. Cela correspond de façon très approximative à une hauteur de 20 mètres selon la relation entre la hauteur et le diamètre, $h=100.d$, définie par Oldeman (1974). Les espèces émergentes et de la canopée ont, sauf exceptions, des diamètres seuils de fructification supérieurs à 20 cm. Cette valeur choisie, même si elle peut paraître arbitraire est plus correcte que celle de 10 cm. Sur chaque parcelle, le peuplement d'arbres adultes regroupe donc les arbres de plus de 20 cm de diamètre. Les paramètres et les compositions floristiques de ces peuplements sont comparés aux peuplements de la régénération naturelle mesurés dans l'échantillonnage systématique. Ces peuplements regroupent les tiges et les jeunes arbres de 10 à 20 cm de diamètre qui auraient été mesurés si la limite supérieure avait été de 20 cm de diamètre. Un jeune arbre de chacune des espèces suivantes est donc rajouté : *Dalbergia mammosa* et *Lagerstrœmia calyculata*, pour la parcelle A, *Terminalia calamansanai* et *Vatica odorata*, pour la parcelle B, *Lagerstrœmia ovalifolia*,

Hibiscus macrophyllus et *Aphanamixis polystachia* pour la parcelle C et *Neolamarckia cadamba* et 2 jeunes arbres de *Mangifera foetida* pour la parcelle E. Aucun arbre n'a été rajouté sur la parcelle D.

Pour les espèces du groupe G2, le diamètre limite est de 10 cm. Il est toutefois possible que ces espèces aient des diamètres critiques plus bas.

6.1.2 Comparaison des paramètres floristiques

Avant de comparer les compositions floristiques de la régénération naturelle et des adultes, les paramètres floristiques de ces deux ensembles seront présentés pour chaque parcelle.

En ne considérant que les arbres adultes G1, les parcelles A et B, avec 92 et 83% d'arbres décidus, peuvent être définies comme des formations décidues et les parcelles C et E comme des formations semi-décidues (tableau 6.1). La formation forestière de la parcelle D est sempervirente. Pour chacune des 5 parcelles, le taux d'individus décidus, dans la régénération naturelle, est environ deux fois moins élevé.

Les arbres des espèces G2, au stade adulte ou en régénération naturelle, sont très majoritairement sempervirents. Le taux de 12% sur la parcelle C s'explique par l'abondance d'une espèce, *Vitex tripinnata*.

Tableau 6.12 : Pourcentage d'individus décidus et richesse spécifique (espèces G1 et G2) des arbres adultes et de la régénération naturelle sur chacune des parcelles.

		Parcelle	A	B	C	D	E
% d'individus décidus G1 adultes	arbres		92	83	53	1	43
	régénération		50	52	20	1	24
% d'individus décidus G2 adultes	arbres		4	3	12	12	0
	régénération		2	0	3	8	2
Richesse spécifique (nombre d'espèces)	Total		64	55	85	16	76
	arbres adultes G1		16	22	15	9	19
	arbres adultes G2		48	33	70	7	57
	Total		31	33	75	9	54
	régénération G1		5	12	9	5	11
	régénération G2		26	21	66	4	43

La répartition de la richesse spécifique pour les arbres adultes sur les 5 parcelles (tableau 6.1) n'est pas la même ($c^2=15,57$; 4 ddl ; $p=0,0037$). Les parcelles B et D ont une forte proportion d'espèces G1 alors que la parcelle C présente un déficit pour cette même classe. En comparant les formations décidues (A et B) à celles semi-décidues (C et E), on observe une plus grande richesse spécifique pour les forêts secondaires. Néanmoins, le nombre d'espèces G1 est toujours plus élevé dans les formations matures.

Cette même tendance est observée pour la régénération naturelle. Entre les cinq parcelles, il existe également une différence dans la répartition du nombre d'espèces selon les deux groupes ($c^2=15,4$; 4 ddl ; $p=0,004$). Lorsque les données de la parcelle D ne sont pas prises en compte, la probabilité est alors proche du seuil de significativité ($c^2=9,02$; 4 ddl ; $p=0,03$).

La comparaison des indices de diversité calculés pour les arbres adultes et la régénération naturelle montre également des similitudes entre les formations matures et entre les formations secondaires (figure 6.1). Sur les parcelles B et E, l'indice de Simpson est élevé pour les arbres adultes, toutes espèces confondues. Des valeurs très proches sont obtenues à partir de la régénération naturelle. En ne considérant que les espèces G1, les indices ont également des valeurs élevées pour les arbres adultes comme pour la régénération naturelle.

Pour les formations secondaires, il existe au contraire une nette différence de diversité entre les arbres adultes et la régénération naturelle des espèces G1. La diversité observée pour la régénération naturelle est toujours plus élevée.

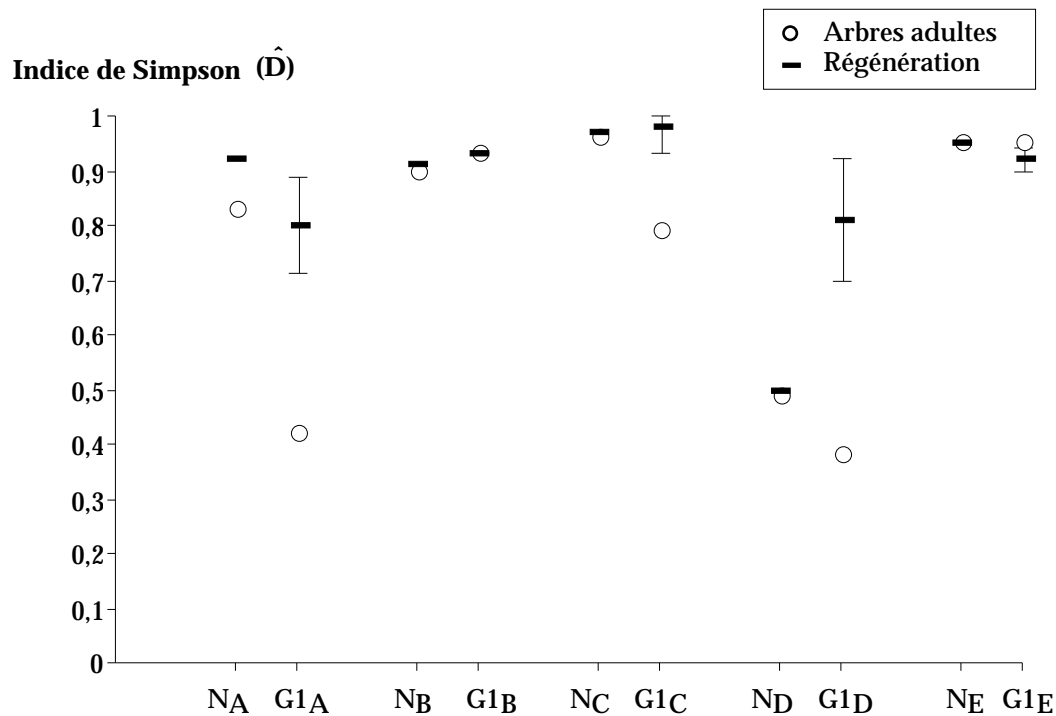


Figure 6.20 : Indice de Simpson (et intervalle de confiance, parfois confondu avec la valeur de l'indice) des arbres adultes et de la régénération naturelle calculés pour toutes les espèces (N_x) ou seulement à partir des espèces G1 ($G1_x$). Ces indices sont calculés pour chacune des parcelles (x).

6.1.3 Comparaison des compositions floristiques

6.1.3.1 Les espèces G1

La régénération naturelle des arbres G1 peut être présente soit dans la première classe diamétrique (10 cm < diamètre < 20 cm) des arbres recensés sur

chaque parcelle soit dans l'échantillonnage systématique des tiges. Elle est donc composée de jeunes arbres et de tiges.

Les parcelles A et D se caractérisent par une faible proportion d'arbres G1 dans la première classe de diamètre (8,3 et 11,2% de l'effectif d'arbres G1). Pour les trois autres parcelles, cette valeur est beaucoup plus élevée : 39,6 pour B, 48,5 pour C et 46,7 pour E. La surface terrière de ces arbres est inférieure à 0,80 m².ha⁻¹ sur chacune des parcelles.

Les compositions floristiques de la régénération naturelle des espèces G1 sont présentées ci-dessous pour chacune des parcelles en distinguant les tiges et les jeunes arbres. Les tiges ont été échantillonnées à un taux de 8%. Les effectifs sont cependant trop faibles pour fournir une estimation du nombre de tiges à l'hectare. Ces effectifs sont présentés en même temps que ceux des jeunes arbres, correspondant à un recensement exhaustif.

La parcelle A se caractérise par la régénération de *Lagerstrœmia calyculata* (mais l'effectif est faible par rapport aux 149 arbres adultes) et de *Garcinia benthami*, espèce absente dans le peuplement adulte (tableau 6.2). *Dalbergia mammosa* et *Pterospermum diversifolium*, absents chez les tiges sont les deux espèces les plus abondantes chez les jeunes arbres. La régénération d'espèces abondantes chez les adultes comme *Haldina cordifolia*, *Azelia xylocarpa* et *Bursera serrata* est inexistante, ce qui confirme le tempérament héliophile de ces espèces.

Tableau 6.13 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle A.

Espèces	Tiges	Jeunes arbres
	(diamètre < 10 cm)	(10 cm < diamètre < 20 cm)
<i>Garcinia benthami</i>	4	
<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	2	3
<i>Vitex quinata</i>	1	1
HCT822	1	
<i>Dalbergia mammosa</i>		5
<i>Pterospermum diversifolium</i>		5
<i>Garcinia ferrea</i>		1
<i>Disoxylum loureirii</i>		1
<i>Neolamarckia cadamba</i>		1
<i>Melanorrhœa usitata</i>		1
Total	8	18

La parcelle B est la parcelle où la régénération des espèces G1 est la plus abondante avec un total de 72 jeunes arbres et tiges (tableau 6.3). Les espèces les plus fréquentes sont *Garcinia ferrea*, *Vitex pinnata*, *L. ovalifolia*, *Vatica odorata*, *L. calyculata*, *Dalbergia mammosa* et *Terminalia calamansanai*. *Azelia xylocarpa* et *Beilschmiedia micranthopsis* sont absentes des relevés de la régénération alors qu'elles ont un indice d'importance élevé sur cette parcelle.

Tableau 6.14 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle B.

Dynamique des formations et relations floristiques

Espèces	Tiges		Jeunes arbres	
	<i>(diamètre < 10 cm)</i>		<i>(10 cm</i>	<i>diamètre < 20 cm)</i>
<i>Garcinia ferrea</i>	5			
<i>Vitex pinnata</i>	4			3
<i>Disoxylum loureirii</i>	3			1
<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i>	2			7
<i>Vatica odorata</i>	2			6
<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	2			5
<i>Dalbergia mammosa</i>	2			3
<i>Terminalia calamansanai</i>	1			7
<i>Xylia xylocarpa</i>	1			1
<i>Garcinia benthami</i>	1			
<i>Firmania simplex</i>	1			
<i>Mangifera foetida</i>	1			
<i>Anogeissus acuminata</i>				3
<i>Pterospermum diversifolium</i>				2
<i>Rothmania vietnamensis</i>				2
<i>Sindora siamensis</i>				2
<i>Vitex quinata</i>				1
<i>Ficus sp.</i>				1
<i>Spondias pinnata</i>				1
<i>Terminalia pierrei</i>				1
<i>Tetrameles nudiflora</i>				1
Total	25			47

La parcelle C présente une caractéristique tout à fait particulière : il y a peu de tiges mais beaucoup de jeunes arbres (tableau 6.4). La régénération des espèces G1 est abondante pour Hct822, *Aphanamixis polystachia*, *Terminalia corticosa*, et *L. ovalifolia*. L'espèce dominante chez les adultes *L. calyculata* présente une faible régénération.

Tableau 6.15 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle C.

Espèces	Tiges		Jeunes arbres	
	(diamètre < 10 cm)		(10 cm	diamètre < 20 cm)
<i>Garcinia ferrea</i>	2			
HCT822	1			9
<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	1			3
<i>Disoxylum cauliflorum</i>	1			1
<i>Neolamarckia cadamba</i>	1			
<i>Cryptocarya ferrea</i>	1			
<i>Aphanamixis polystachia</i>				9
<i>Terminalia corticosa</i>				7
<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i>				5
<i>Hibiscus macrophyllus</i>				4
<i>Pterospermum diversifolium</i>				3
<i>Tetrameles nudiflora</i>				2
<i>Cryptocarya ochracea</i>				2
<i>Markhamia stipulata</i> var. <i>pierrei</i>				2
<i>Albizia lucidior</i>				1
<i>Alstonia scholaris</i>				1
<i>Disoxylum arborescens</i>				1
Total	7			50

Comme pour la parcelle A, la densité de la régénération sur la parcelle D est faible. Les deux espèces les plus abondantes sont *Crypteronia paniculata* et *Dipterocarpus alatus*. Cette dernière est surtout abondante chez les jeunes arbres (tableau 6.5).

Tableau 6.16 : Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle D.

Espèces	Tiges		Jeunes arbres	
	(diamètre < 10 cm)		(10 cm	diamètre < 20 cm)
<i>Crypteronia paniculata</i>	4			2
<i>Dipterocarpus alatus</i>	2			11
<i>Garcinia benthami</i>	1			1
<i>Anisoptera costata</i>	1			
<i>Callophyllum calaba</i> var. <i>bracteatum</i>	1			
<i>Parinari annamensis</i>				3
<i>Lophopetalum wightianum</i>				2
<i>Vatica odorata</i>				1
Total	9			20

La régénération est abondante dans les deux groupes sur la parcelle E (tableau 6.6). Les espèces d'arbres adultes comme *Dipterocarpus turbinatus* et

Vitex pinnata se régénèrent. Parmi les plus abondantes, on trouve également *Mangifera foetida*, *Neolamarckia cadamba*, *Pterospermum diversifolium* et *Terminalia corticosa*.

Les espèces d'arbres adultes avec un indice d'importance élevé *Azelia xylocarpa*, *Dipterocarpus alatus* et *L. calyculata* sont absents de la régénération.

Tableau 6.17: Effectif des espèces G1 en régénération naturelle sur la parcelle E.

Espèces	Tiges	Jeunes arbres
	(diamètre < 10 cm)	(10 cm < diamètre < 20 cm)
<i>Neolamarckia cadamba</i>	2	5
<i>Dipterocarpus turbinatus</i>	2	4
<i>Vitex pinnata</i>	2	1
<i>Disoxylum loureirii</i>	2	
<i>Pterospermum diversifolium</i>	1	4
<i>Melanorrhoea usitata</i>	1	1
<i>Garcinia ferrea</i>	1	
<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i>	1	
<i>Vitex quinata</i>	1	
<i>Beilschmiedia micranthopsis</i>	1	
<i>Mangifera foetida</i>		10
<i>Terminalia corticosa</i>		4
<i>Disoxylum cauliflorum</i>		3
HCT822		2
<i>Alstonia scholaris</i>		1
Total	14	35

6.1.3.2 Les espèces G2

La figure 6.2 montre pour chaque espèce G2 la relation existant entre l'abondance des arbres adultes et de la régénération naturelle. Les droites de régression ont été calculées à partir des données transformées en logarithmes pour les parcelles A et D et à partir des données brutes pour les parcelles B, C et E. Les espèces représentées par moins de 5 individus dans les deux ensembles n'ont pas été prises en compte sauf pour la parcelle D sur laquelle les densités spécifiques sont faibles.

Les parcelles A et D qui ont les plus faibles densités de tiges (chapitre 5), partagent une caractéristique commune. Les espèces abondantes chez les adultes montrent une très faible régénération : *Ochrocarpus siamensis*, *Diospyros longebracateata* et *Alphonsea philastreana* sur la parcelle A et *Syzygium zeylanicum* sur la parcelle D.

Deux espèces *Milletia diptera* et *Polyalthia luensis* de la parcelle A se régénèrent à des taux comparables aux espèces des autres parcelles. *Cleistanthus sumatranus* apparaît dans la régénération. Sur la parcelle D, l'espèce présentant la plus forte régénération (13 individus) est *Diospyros castaneata*.

La transformation en données logarithmiques fait apparaître une relation linéaire négative pour ces deux parcelles. Avec un risque de 5%, cette relation est significative ($p=0,032$ pour la parcelle A et $p=0,022$ pour la parcelle D).

Sur les trois autres parcelles, les espèces les plus fréquentes chez les adultes se régénèrent toutes.

La parcelle C se distingue cependant des deux autres par une forte régénération d'espèces moins fréquentes à l'état adulte comme *Diospyros maritima*, *D. filipendula*, *Baccaurea ramiflora* et *Streblus taxoides*. Il n'existe pas de relation linéaire entre les effectifs d'arbres adultes et de la régénération naturelle.

Cette relation existe au contraire pour les parcelles B et E. C'est une relation linéaire positive (figure 6.2) traduisant une grande stabilité floristique à la différence des trois précédentes parcelles. Les espèces les plus abondantes chez les adultes le sont aussi pour la régénération naturelle. Sur la parcelle B, *Cleistanthus sumatranus* et *Diospyros longebracteata* dominent très nettement la régénération avec respectivement 139 et 55 jeunes. Ces deux espèces ont également la plus forte régénération sur la parcelle E.

Elles sont associées à *Alphonsea philastreana* et *Streblus taxoides* sur la parcelle B. Ces deux espèces sont également présentes sur la parcelle E avec HCT569, *Ilex cochinchinensis*, *Antidesma velutinosum* parmi les plus abondantes.

Dynamique des formations et relations floristiques

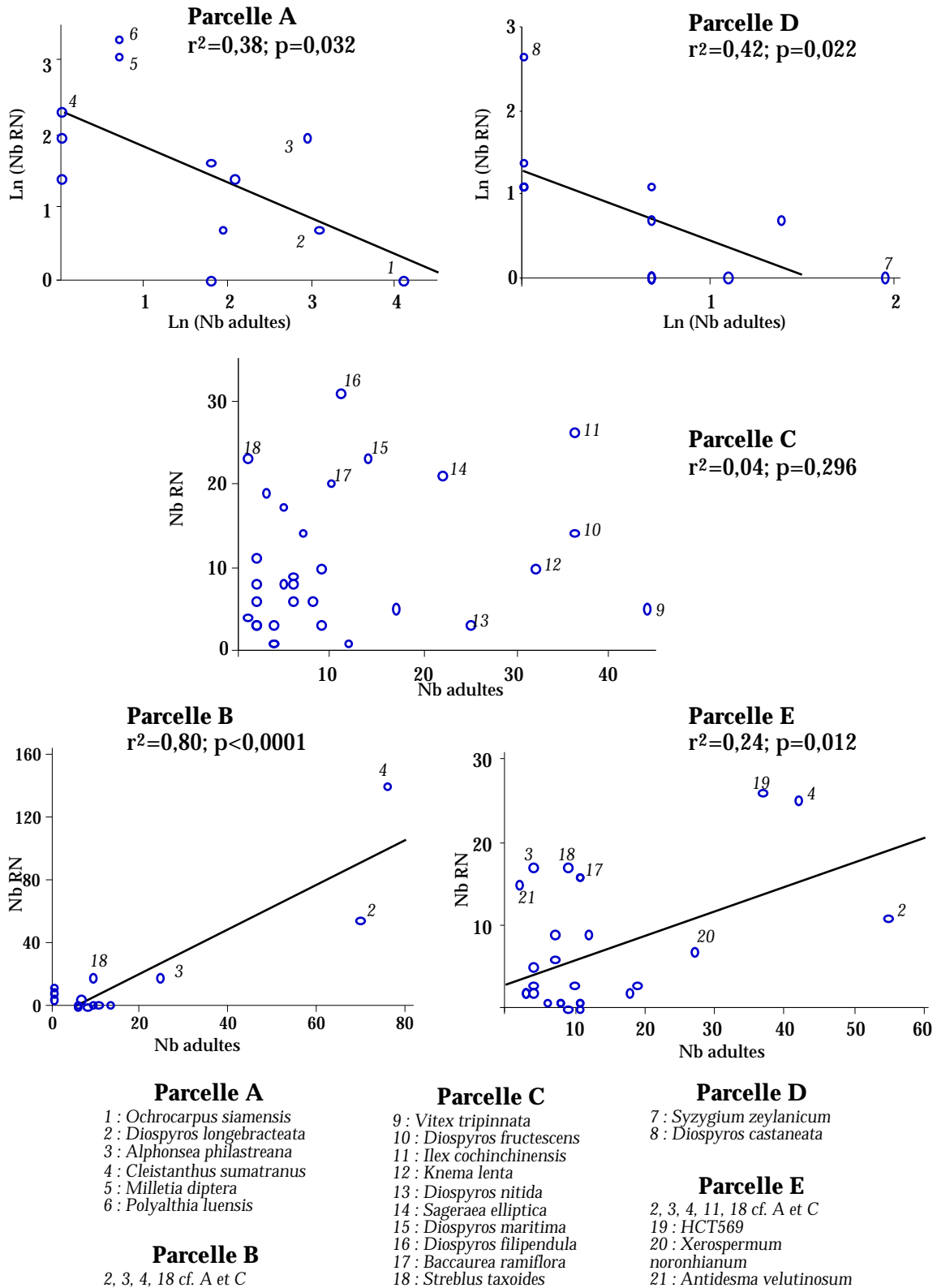


Figure 6.21 : Relation entre les effectifs d'arbres adultes et de la régénération naturelle (RN) pour chaque espèce G2 (repéré par un chiffre).

6.1.4 Synthèse des résultats

L'étude de la régénération naturelle des espèces G1 et G2 a pour but de mesurer la stabilité floristique sur chacune des parcelles à partir des paramètres floristiques (richesse et diversité spécifique) et des compositions spécifiques.

La distinction entre les deux groupes d'espèces G1 et G2 est justifiée car de nettes différences sont notées entre ces deux ensembles. Les espèces, qu'elles appartiennent au sous-bois ou à la canopée, n'ont pas le même rôle dans la dynamique forestière.

Si le sous-bois est largement dominé par des arbres et arbustes sempervirents sur toutes les parcelles, la canopée présente au contraire de fortes variations. Cet ensemble est décliné sur les parcelles A et B, semi-décliné sur les parcelles C et E et sempervirent sur la parcelle D.

L'abondance de la régénération des espèces est également très différente selon ces deux groupes. Dans l'échantillonnage systématique, la régénération est plus abondante pour les espèces G2 que pour les espèces G1. Malgré un taux d'échantillonnage élevé (8%), les effectifs de tiges G1 de l'échantillonnage systématique sont faibles et toujours inférieurs à ceux des jeunes arbres. La faible occurrence ne permet pas de comparer les effectifs adultes/régénération naturelle comme pour les espèces G2. Cependant la prise en compte des effectifs de la première classe de diamètre fournit des informations complémentaires. Pour ces espèces G1, des différences entre parcelles sont mises en évidence à partir de la densité de la régénération naturelle toutes espèces confondues, de la richesse floristique et de la présence/absence des principales espèces.

La stabilité floristique peut être mesurée par le nombre d'espèces nouvelles qui apparaissent dans la régénération naturelle sur une parcelle. Les espèces peuvent être classées en trois groupes selon qu'elles apparaissent au stade adulte, en régénération naturelle ou dans ces deux ensembles. Rollet (1969) utilise le terme de « pression modificatrice de régénération » pour désigner l'ensemble des espèces présentes uniquement en régénération. Elles vont induire un changement de la composition floristique. Une différence est notée dans la répartition du nombre d'espèces G1 dans les trois groupes pour les quatre parcelles A, B, C et E ($\chi^2=16,97$; 6 ddl ; $p=0,009$; figure 6.3). Les effectifs de la parcelle D sont trop faibles pour être intégrés dans ce test (effectifs théoriques < 5). La proportion d'espèces communes est faible sur la parcelle A et élevée sur la parcelle B.

Pour les espèces G2, il existe une différence significative ($\chi^2=16,06$; 9 ddl ; $p=0,01$) de la répartition des espèces dans les trois groupes pour les 4 parcelles A, B, C et E (figure 6.4, les effectifs de la parcelle D sont trop faibles). La parcelle A se caractérise par une forte proportion d'espèces sans régénération (A), la parcelle C

par une forte proportion d'espèces seulement en régénération (r) et la parcelle E par une forte proportion d'espèces trouvées à la fois chez les adultes et en régénération.

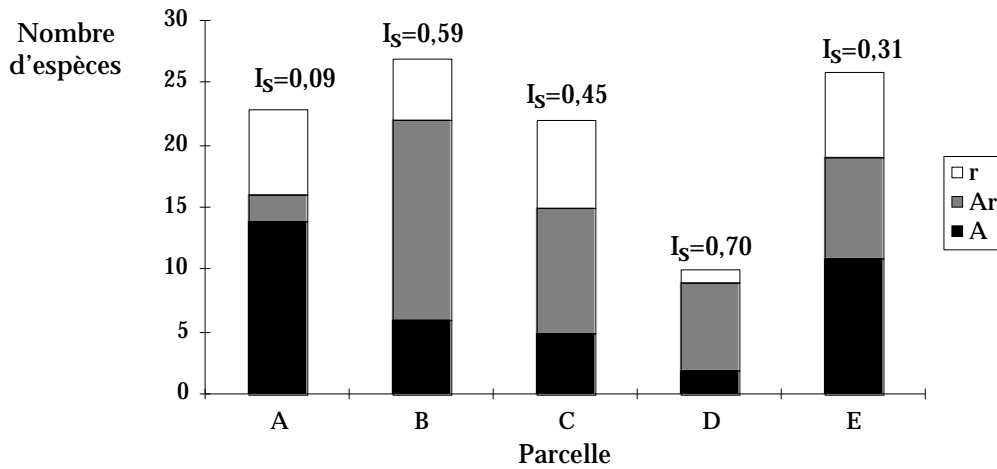


Figure 6.22 : Nombre d'espèces G1 présentes seulement au stade adulte (A), en régénération naturelle (r) ou dans ces deux groupes (Ar). I_s est l'indice de similarité (cf. p. 61) calculé à partir des compositions floristiques de la régénération naturelle et des arbres adultes pour chaque parcelle.

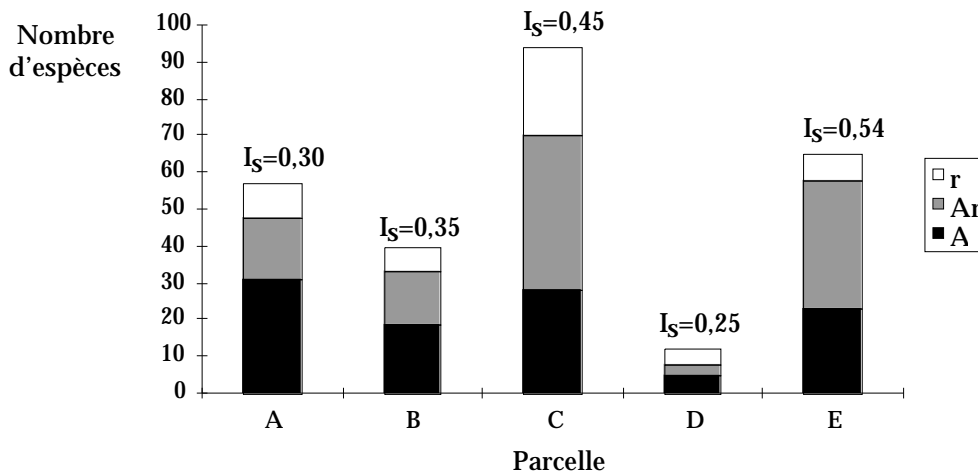


Figure 6.23 : Nombre d'espèces G2 présentes seulement au stade adulte (A), en régénération naturelle (r) ou dans ces deux groupes (Ar). I_s est l'indice de similarité (cf. p. 61) calculé à partir des compositions floristiques de la régénération naturelle et des arbres adultes pour chaque parcelle.

Une synthèse de l'ensemble des résultats concernant la régénération naturelle des espèces G1 et G2 permet de donner les caractéristiques suivantes pour chacune des parcelles :

- La parcelle A présente une forte instabilité floristique car les espèces les plus abondantes d'arbres adultes G1 et G2 ne se régénèrent pas ou peu. Les effectifs de la régénération naturelle sont faibles. L'indice de similarité, rapport du nombre d'espèces communes aux adultes et à la régénération sur le nombre total d'espèces de ces deux stades, est faible pour les espèces G1 comme pour les G2 (figure 6.3 et 6.4). La composition floristique des arbres adultes G1, riche en espèces mais peu diversifiée, va être modifiée dans le futur avec la diminution de la dominance de *Lagerstroemia calyculata*. Cette espèce décidue est associée à *Ochrocarpus siamensis*, espèce de sous-bois également très abondante chez les adultes mais avec une faible régénération. Il est difficile, au vu des faibles densités de la régénération naturelle, de prédire l'évolution floristique de cette zone. *Dalbergia mammosa* et *Pterospermum diversifolium* pour les espèces G1 et *Milletia diptera* et *Polyalthia luensis* pour les espèces G2 sont les espèces les plus abondantes en régénération.

- La parcelle D présente des caractéristiques communes avec la parcelle A. Les effectifs de la régénération naturelle des espèces G1 et G2 sont les plus faibles des cinq parcelles. La régénération des espèces G2 est presque inexistante et celle des espèces G1 se limite à *Dipterocarpus alatus* et *Crypteronia paniculata*.

- La parcelle C peut être présentée comme une zone de régénération car 48,5% des arbres G1 appartiennent à la première classe de diamètre donc à la régénération naturelle. L'effectif des espèces G2 en régénération est également le plus élevé des cinq parcelles. Le faible effectif de tiges G1 en régénération est donc assez surprenant (tableau 6.4).

Lagerstroemia calyculata, seule espèce d'arbre adulte abondante, ne présente qu'une faible régénération et comme pour la parcelle A, la dominance de cette espèce devrait décroître très fortement. Cette diminution sera d'autant plus rapide que les adultes de cette espèce ont de très gros diamètres (figure 5.10).

Les espèces G1 en régénération sont nombreuses et certaines ont des effectifs élevés comme l'espèce non identifiée HCT822, *Aphanamixis polystachia* et *Terminalia corticosa*. L'indice de similarité des espèces G1 est élevé (0,45, figure 6.3). Ces espèces ont effectivement quelques arbres adultes, de faible diamètre (figure 5.10). L'installation de ces espèces serait donc relativement récente et pourrait correspondre à la recolonisation d'une zone dégradée, expliquant ainsi la faible quantité d'arbres adultes avec des moyens et gros diamètres avec pour possible conséquence l'absence de jeunes tiges d'espèces G1.

- La régénération des espèces de la parcelle B est riche, diversifiée et abondante pour les espèces G1. La plupart des espèces d'adultes sont présentes en régénération sauf *Azelia xylocarpa*. Cette espèce, dont les arbres adultes atteignent de gros diamètres ne se régénère sur aucune des parcelles.

La composition floristique est donc beaucoup plus stable que pour les parcelles précédentes. C'est également vrai pour les espèces G2 dont les deux espèces très abondantes chez les adultes présentent une régénération abondante.

- La parcelle E présente des caractéristiques proches de celles de la parcelle B. L'indice de similarité pour les espèces G1 entre arbres adultes et régénération naturelle est toutefois plus faible que celui de la parcelle B (figure 6.3). Comme pour la parcelle B, les espèces du sous-bois les plus abondantes comme *Cleistanthus sumatranus* et *Diospyros longebracteata* se régénèrent.

Cette étude de la régénération naturelle permet également de présenter une synthèse du tempérament des principales espèces émergentes et de la canopée que nous avons désignées sous le terme d'espèces G1. Ces données sont complétées par l'analyse de la répartition diamétrique des espèces d'arbres présentées dans la figure 5.10.

Les tableaux d'effectifs de tiges de l'échantillonnage systématique et ceux des jeunes arbres distinguent les espèces capables de se régénérer en sous-bois. La luminosité dans le sous-bois dépend de la densité des strates supérieures. Les formations étudiées sont des forêts secondaires ou matures possédant toutes, en proportions variables, des arbres de moyens et de gros diamètres. Sur toutes les parcelles, la lumière en sous-bois est un facteur limitant pour la régénération des espèces. Nous pouvons donc considérer que les espèces présentes en régénération ont un tempérament de **tolérance** vis-à-vis de l'ombre. Nous avons retenu les espèces avec les plus forts taux de régénération et fréquentes chez les arbres adultes (tableau 6.7). La plupart de ces espèces se régénèrent sur les parcelles B et E.

Les espèces dont la répartition diamétrique est limitée à de gros diamètres (figure 5.10) et qui sont absentes des recensements de tiges et de jeunes arbres ont un tempérament **héliophile**. Le développement de ces espèces doit se dérouler en pleine lumière. Les espèces héliophiles ont été rencontrées surtout sur la parcelle A. *Tetrameles nudiflora* et *Hibiscus macrophyllus* sont également classées parmi les espèces héliophiles même si quelques jeunes arbres de ces espèces apparaissent sur les parcelles B et C. La parcelle C a été définie comme une forêt en régénération. Avec la faible densité d'arbres de diamètres moyens, les conditions lumineuses dans les étages inférieurs sont certainement les meilleures des quatre parcelles étudiées. Par le passé, elles ont pu favoriser l'installation d'espèces héliophiles comme *Tetrameles nudiflora* et *Hibiscus macrophyllus*.

Un troisième type de tempérament est reconnu (Lanier 1986). Les espèces peuvent être **semi-tolérantes**. Ce tempérament est intermédiaire entre les deux précédents. Ces espèces peuvent se régénérer dans des conditions ombragées si celles-ci ne sont pas trop excessives.

Si les espèces héliophiles sont facilement identifiables par leur absence en sous-bois, la distinction entre les espèces semi-tolérantes et tolérantes est plus difficile. C'est la capacité de régénération en sous-bois qui distingue ces deux groupes d'espèces. Or les effectifs des espèces G1 en régénération sont faibles et ne permettent pas une telle distinction. Nous avons donc retenu dans ce groupe les espèces très fréquentes au stade adultes mais dont la régénération est médiocre.

Les deux espèces principales sont *Lagerstrœmia calyculata* et *Dipterocarpus alatus*. Ces deux espèces sont très fréquentes avec respectivement 149 arbres

adultes sur la parcelle A et 124 arbres adultes sur la parcelle D. Leur régénération n'apparaît pas suffisante et ces populations vieillissent (figure 5.10c). Nous avons également classé dans ce groupe *Anogeissus acuminata*, espèce uniquement répertoriée sur la parcelle B dans une zone de bas-fonds (annexe 5.3) dont la régénération se limite à trois jeunes arbres. *Pterospermum diversifolium* appartiendrait également à ce groupe. Des jeunes arbres de cette espèce sont présents sur les 4 parcelles A, B, C et E.

Le cycle de développement des espèces de sous-bois, les espèces G2, se déroule presque exclusivement à l'ombre des grands arbres. Elles ont donc pour la plupart des tempéraments sciaphiles. Il est donc remarquable de noter l'absence de régénération d'*Ochrocarpus siamensis*, espèce très abondante au stade adultes sur la parcelle A. Cette espèce de sous-bois a un tempérament héliophile.

Tableau 6.18 : Tempérament des principales espèces émergentes et de la canopée présentes sur les 5 parcelles.

Espèces héliophiles	Espèces semi-tolérantes	Espèces tolérantes
<i>Afzelia xylocarpa</i>	<i>Anogeissus acuminata</i>	<i>Crypteronia paniculata</i>
<i>Beilschmiedia micranthopsis</i>	<i>Dipterocarpus alatus</i>	<i>Dalbergia mammosa</i>
<i>Bursera serrata</i>	<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	<i>Dipterocarpus turbinatus</i>
<i>Haldina cordifolia</i>	<i>Pterospermum diversifolium</i>	<i>Disoxylum loureirii</i>
<i>Hibiscus macrophyllus</i>		HCT822
<i>Tetrameles nudiflora</i>		<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i>
		<i>Mangifera foetida</i>
<i>Ochrocarpus siamensis</i> (G2)		<i>Neolamarckia cadamba</i>
		<i>Terminalia calamansanai</i>
		<i>Terminalia corticosa</i>
		<i>Vatica odorata</i>
		<i>Vitex pinnata</i>

6.2 Comparaison des compositions floristiques entre les parcelles

6.2.1. Les arbres adultes

La composition floristique de la parcelle D et les caractéristiques pédologiques sont très différentes des quatre autres parcelles comme l'ont montré les résultats du chapitre 5. La dynamique de cette formation forestière sera présentée dans le paragraphe 6.5.2.2. L'analyse suivante concerne donc uniquement les parcelles A, B, C et E.

6.2.1.1 Analyse factorielle des correspondances et ordination réciproque

Notre but est d'étudier les relations floristiques entre les parcelles. Le tableau de départ est un tableau d'effectifs pour chacune des espèces dans les super-quadrats (20x20 mètres) des quatre parcelles. Il possède donc 100 lignes (25x4) et 158 espèces.

Une AFC est réalisée sur ce tableau. Le graphe des valeurs propres met en évidence 4 axes (figure 6.5a). Les deux premiers dégagent 10,34% de l'inertie. L'interprétation est donc délicate mais possible cependant.

L'axe 1 est défini par *Lagerstrœmia calyculata* (8,38 % des contributions absolues) et par un groupe d'espèces appartenant à la parcelle C, *Diospyros frutescens* (7,09 %), *Knema lenta* (6,91 %), *Ilex cochinchinensis* (6,88 %) et *Vitex tripinnata* (6,41 %). Il oppose donc les super-quadrats de la parcelle A, sur lesquels *Lagerstrœmia calyculata* est fréquent, à ceux de la parcelle C (figure 6.5b).

Deux espèces contribuent à la définition de l'axe 2. Il s'agit de *Lagerstrœmia calyculata* (26,50 %) et de *Cleistanthus sumatranus* (15,65%). Sur cet axe, les super-quadrats de la parcelle A mais aussi ceux de la parcelle C se distinguent des super-quadrats des parcelles B et E, proches dans le plan (figure 6.5b).

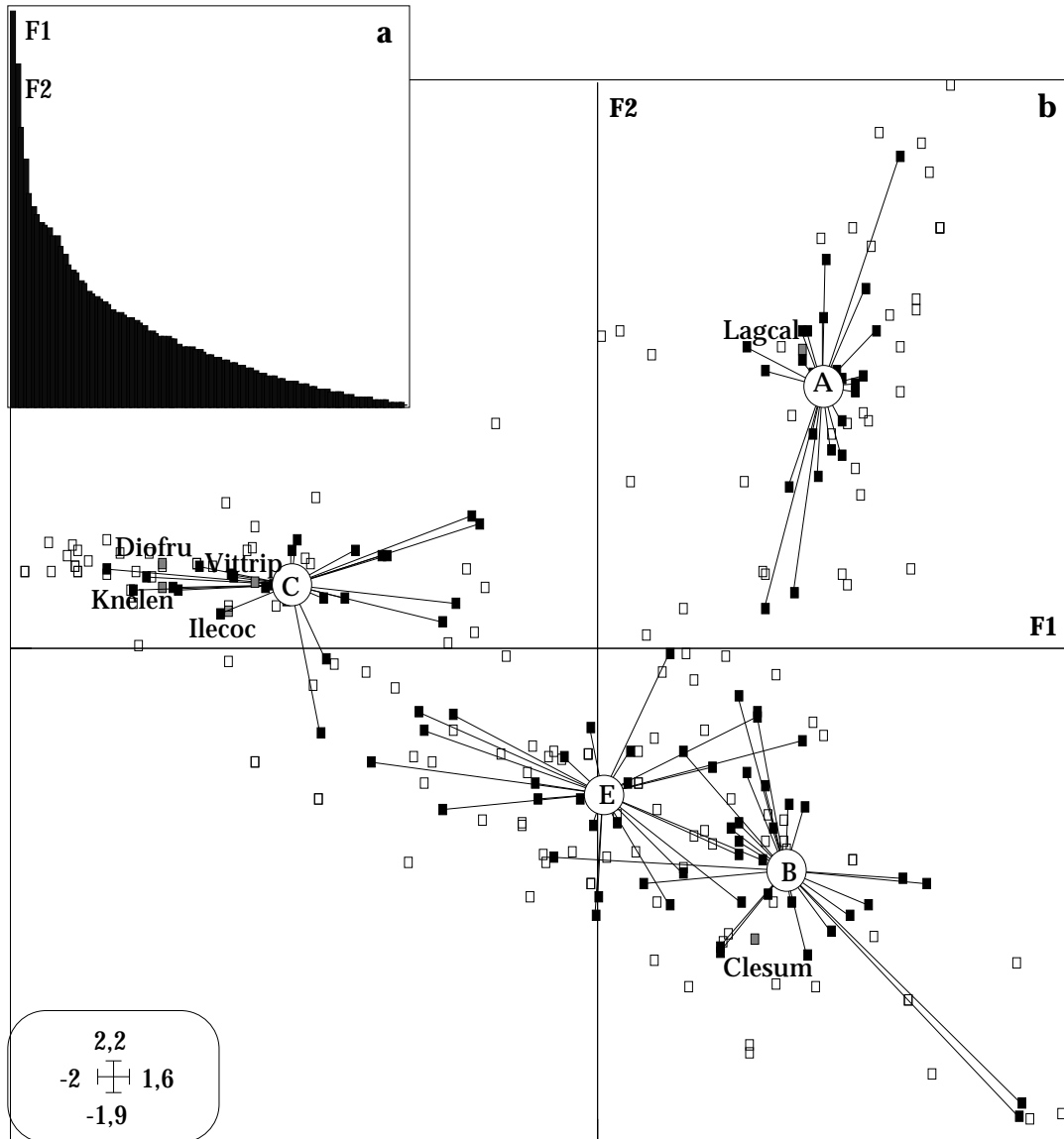


Figure 6.24 : Graphe des valeurs propres (a) et carte factorielle des espèces d'arbres adultes (carrés blancs) et des super-quadrats (carrés noirs) dans le plan F1/F2 (b). Les 25 super-quadrats sont regroupés par parcelle. Les espèces contribuant le plus à la définition des axes 1 et 2 sont représentées par un carré gris.

Pour étudier plus en détail les liens floristiques entre les parcelles, nous avons réalisé une ordination réciproque. C'est la meilleure représentation des données pour l'étude des liens floristiques entre les parcelles. Les espèces et les super-quadrats sont positionnés à leur moyenne. Leur variance est représentée sous forme d'ellipses dans le plan factoriel. Les variances peuvent être interprétées comme un indice de diversité pour les super-quadrats et comme des amplitudes d'habitat pour les espèces (Thioulouse & Chessel 1992).

L'ordination réciproque des super-quadrats (figure 6.6a) et des espèces (figure 6.6b) est présentée dans le plan factoriel F1/F2. Concernant la diversité des super-quadrats, l'analyse de la figure 6.6a permet de distinguer deux patrons :

- les ellipses des super-quadrats des parcelles C et A ne se superposent pas. Les compositions floristiques de ces super-quadrats sont distinctes et la diversité entre

les super-quadrats de ces deux parcelles est donc plus grande que sur chacun d'eux.

- le patron est opposé pour les super-quadrats des parcelles B et E dont les ellipses se superposent dans ce plan factoriel. La composition floristique des super-quadrats d'une parcelle n'est donc pas typique de cette zone. Ces super-quadrats forment un pool qui ne se distingue pas clairement de ceux de la parcelle C d'une part et de la parcelle A d'autre part.

L'ordination réciproque des espèces (figure 6.6b) montre que les quatre parcelles se partagent un ensemble d'espèces. De nombreux cas de figure existent depuis les espèces présentes sur une seule parcelle ou sur plusieurs d'entre elles. Les parcelles A et C ont quelques espèces en commun comme *Artocarpus rigida* (repéré par le nombre 73), *Symplocos longifolia* (82) et *Stereospermum colais* (81). La composition floristique de ces parcelles se caractérise donc à la fois par des espèces typiques de chacune de ces parcelles et par un assemblage particulier d'espèces communes. Mais ces dernières sont cependant peu nombreuses entre ces deux parcelles. La majorité des espèces s'organisent principalement le long de deux directions depuis les formations secondaires jusqu'aux formations matures. Le grand nombre d'espèces rend cependant difficile une interprétation graphique plus détaillée.

L'ordination réciproque révèle l'existence de liens floristiques forts entre les parcelles. Les quatre parcelles se partagent un ensemble d'espèces constituant une base floristique commune. Les résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances montrent en outre que les espèces à la fois typiques d'une parcelle et abondantes ne sont pas légion. En effet le graphe des valeurs propres met en évidence quatre axes (figure 6.5a), chacun étant défini par une espèce ou un groupe d'espèces typique d'une parcelle.

- l'axe 1 est défini par un ensemble d'espèces caractéristiques de la parcelle C,
- l'axe 2 est défini par *Lagerstrœmia calyculata*, espèce très fréquente de la parcelle A,
- l'axe 3 est défini à 48,3 % par l'espèce non identifiée HCT569, caractéristique de la parcelle E,
- l'axe 4 est défini à 46,8 % par *Anogeissus acuminata* de la parcelle B.

Le faible nombre d'espèces typiques et abondantes sur une parcelle explique l'absence de nette partition des espèces dans le plan F1/F2. Les espèces fréquentes font plutôt partie de la base floristique commune, créant ainsi des liens floristiques forts entre les parcelles.

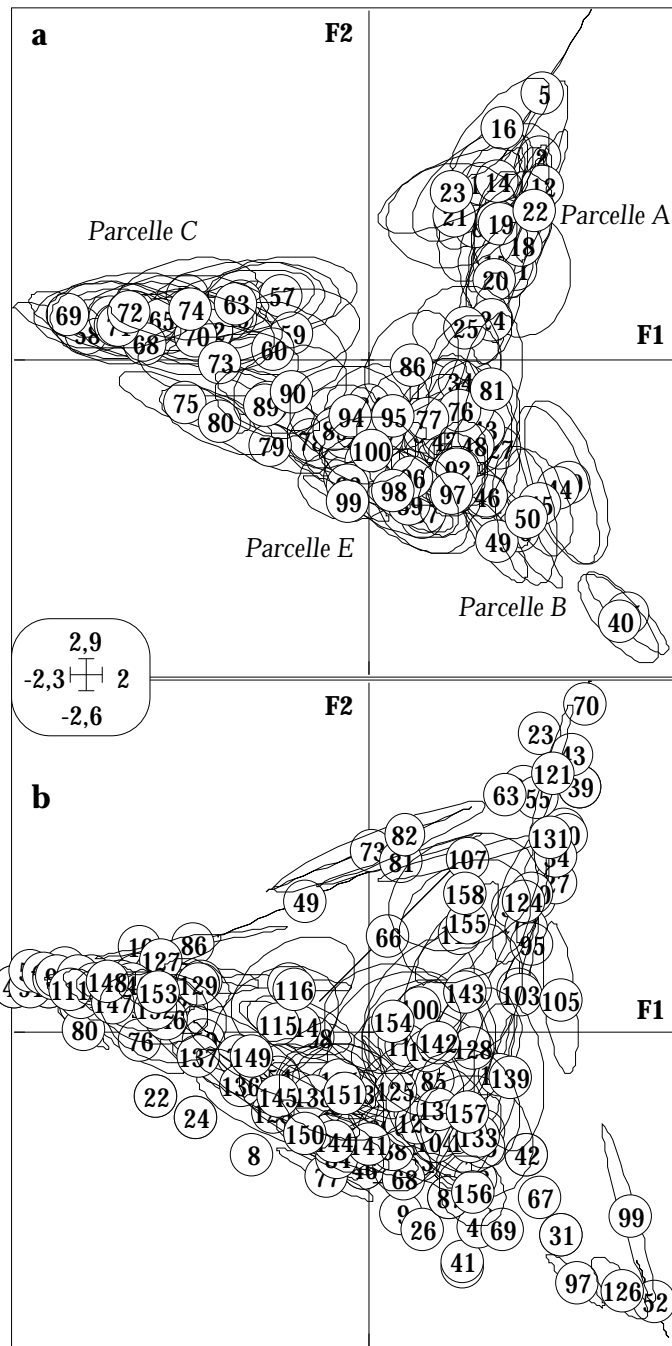


Figure 6.25 : Ordination réciproque des super-quadrats (a) et des espèces (b) dans le plan factoriel F1/F2 de l'Analyse Factorielle des Correspondances. Les super-quadrats sont numérotés de 1 à 25 pour la parcelle A, de 26 à 50 pour la parcelle B, de 51 à 75 pour la parcelle C et de 76 à 100 pour la parcelle E. Les espèces sont numérotées de 1 à 158 (voir annexe 6.1).

6.2.1.2 Analyse inter-parcelles

Le but est maintenant de définir l'intensité des liens floristiques entre les parcelles. Pour cela nous utiliserons à la fois les résultats de l'analyse factorielle des correspondances et les indices de similitude. Ces dernières expriment le rapport entre le nombre d'espèces communes à deux ensembles et le nombre total d'espèces. L'indice de similitude floristique peut donc être calculé pour deux parcelles, pour deux groupes d'espèces (G1 et G2) ou pour deux stades (régénération et adulte). L'analyse factorielle prend en compte l'abondance des espèces sur chacun des super-quadrats ou des parcelles. L'indice de similitude apporte une information complémentaire en ne considérant que la présence ou l'absence des espèces sur chaque parcelle.

L'inertie totale du nuage de points (figure 6.5) peut se décomposer en une inertie intra-parcelles et une inertie inter-parcelles. Nous nous intéresserons à la seconde en réalisant une analyse inter-classe, chaque classe ou parcelle regroupant les 25 super-quadrats. Cette analyse inter-parcelles prend en compte 12 % de l'inertie totale.

Les espèces typiques de chacune des parcelles, espèces rencontrées uniquement sur une parcelle, sont toutes regroupées en un même point dans le plan factoriel F1/F2 (figure 6.7). Les deux axes dégagent 76,9% de l'inertie. Le tableau 6.8 donne la liste de ces espèces typiques. La plupart sont représentées par un faible nombre d'arbres. Il existe sur chacune des parcelles peu d'espèces typiques et abondantes, ce qui apparaissait déjà dans l'analyse précédente. Ces espèces sont *Haldina cordifolia* sur la parcelle A, *Diospyros frutescens*, *Acronychia laurifolia* sur la parcelle C, *Anogeissus acuminata* sur la parcelle B et HCT 569 sur la parcelle E. L'ensemble des espèces typiques représente environ un quart des espèces sur les parcelles A, B et E (respectivement 25, 23,6 et 26,3%) et 35,3% sur la parcelle C.

Les autres espèces sont réparties dans le plan F1/F2 en fonction de leur abondance sur chacune des parcelles (figure 6.7). Sur chaque axe, reliant deux groupes d'espèces typiques d'une parcelle, sont positionnées les espèces présentes uniquement sur ces deux parcelles. Le plan factoriel permet donc d'apprécier les liens floristiques entre deux parcelles.

On note ainsi un grand nombre d'espèces présentes uniquement sur les parcelles C et E, ce qui est confirmé par le plus fort indice de similarité (32,8, tableau 6.9) entre ces deux parcelles. Il existe donc des liens floristiques privilégiés entre ces deux parcelles.

Au contraire les liens entre la parcelle C et la parcelle A sont réduits à quelques espèces dont deux espèces G1, *Alstonia scholaris* et *Stereospermum colais*. Le plan F1/F3 (annexe 6.2) indique également qu'il existe peu d'espèces communes aux seules parcelles C et B. Les indices de similarité entre la parcelle C et les parcelles A et B sont d'ailleurs les plus faibles (tableau 6.8).

La parcelle A partage avec les deux autres parcelles, B et E, des espèces communes. Le plan F1/F2 (comme le plan F1/F3, annexe 6.2) ne montre cependant pas une tendance floristique privilégiée avec l'une de ces deux parcelles. Les indices de similarité pour ces deux couples de parcelles ont des valeurs voisines (tableau 6.9).

Les autres espèces, présentes sur plus de deux parcelles, occupent des positions intermédiaires dans le plan F1/F2 qui varient selon leur abondance sur chacune d'elles.

Les espèces communes aux quatre parcelles et leur effectif sont présentés dans le tableau 6.8. Elles participent à la base floristique commune. On note la présence de trois espèces G1. Il s'agit de *Lagerstrœmia calyculata*, *Azelia xylocarpa* et *L. ovalifolia*. La première (Lagcal), très abondante sur la parcelle A, est donc proche dans le plan F1/F2 des espèces typiques de la parcelle A (figure 6.7). De même, *L. ovalifolia* (Lagova) espèce caractéristique de la parcelle B est proche des espèces typiques de B. *Azelia xylocarpa* (Afzxyl) occupe une position intermédiaire entre les espèces typiques de A et de B, parcelles sur lesquelles elle est la plus abondante avec 5 et 6 arbres, respectivement.

Il existe 13 espèces G2 communes aux quatre parcelles (tableau 6.8). Certaines comme *Antidesma velutinosum* (Antvel), *Polyalthia luensis* (Pollue), *Madhuca pierrei* (Madpie) et *Alphonsea philastreana* (Alpphi) ne montrent pas de préférences particulières pour une parcelle. Elles sont donc regroupées près de l'origine du plan F1/F2. Parmi les autres espèces communes, on note la présence d'espèces abondantes comme *Diospyros longibracteata* et *Ochrocarpus siamensis*.

Tableau 6.19 : Listes et effectifs des espèces G1 et G2 d'arbres adultes typiques d'une parcelle et des espèces communes aux 4 parcelles. Les espèces G1 sont en gras.

Espèces typiques de la parcelle A		Espèces typiques de la parcelle B				
Haldina cordifolia	15	Anogeissus acuminata	12			
HCT397 <i>Garcinia</i>	2	<i>Milletia nigrescens</i>	5			
<i>Milletia diptera</i>	2	Terminalia pierreii	2			
<i>Xylopi vielana</i>	2	Vatica odorata	2			
Lagerstrœmia duperreana	1	<i>Cleistanthus nigra</i>	2			
Mangifera dongnaiense	1	<i>Careya arborea</i>	1			
Markhamia stipulata var. pierreii	1	Disoxylum loureirii	1			
Sterculia foetida	1	Sindora siamensis	1			
<i>Barringtonia acutangula</i>	1	Spondias pinnata	1			
<i>Barringtonia pauciflora</i>	1	Xylocarpus xylocarpa	1			
HCT093	1	HCT439 <i>Dehaasia</i>	1			
HCT860	1	<i>Hymenodictyon orixense</i>	1			
<i>Peltophorum dasyrachis var. tonkinensis</i>	1	<i>Ormosia tonkinensis</i>	1			
<i>Pterocarpus macrocarpus</i>	1					
<i>Randia pycnantha</i>	1	Espèces typiques de la parcelle E				
<i>Semecarpus graciliflora</i>	1	HCT569	37			
Espèces typiques de la parcelle C		Dipterocarpus turbinatus	4			
<i>Diospyros frutescens</i>	36	<i>Carallia brachiata</i>	4			
<i>Acronychia laurifolia</i>	19	Vitex pinnata	3			
<i>Polyalthia corticosa</i>	8	Dipterocarpus alatus	2			
<i>Disoxylum tpongense</i>	6	Mangifera duperreana	2			
Persea mollis	5	Parinari annamensis	1			
<i>Elaeocarpus stipularis</i>	5	<i>Bouea poilanei</i>	1			
Hibiscus macrophyllus	4	Palaquium obovatum	1			
<i>Dehaasia poilanei</i>	4	Syzygium grandis	1			
Albizia lucidior	3	Terminalia corticosa	1			
<i>Camelia fleuryi</i>	3	<i>Beilschmiedia laotica</i>	1			
<i>Pterospermum grewiaefolium</i>	3	<i>Bombax insignis</i>	1			
<i>Artocarpus nitida subsp. lignaensis</i>	2	HCT535 <i>Garcinia</i>	1			
<i>Beilschmiedia foveolata</i>	2	HCT572	1			
HCT821 <i>Polyalthia</i>	2	HCT575 <i>Mangifera</i>	1			
HCT846	2	HCT617 <i>Vitex</i>	1			
<i>Olea macrophylla</i>	2	<i>Heliciopsis terminalis</i>	1			
<i>Phoebe pallida</i>	2	<i>Kopsia sp.</i>	1			
Aphanamixis polystachia	1	<i>Scolopia spinosa</i>	1			
Cryptocarya ferrea	1	Espèces communes aux 4 parcelles				
Cryptocarya ochracea	1		A	B	C	E
Mangifera ovalifolia	1	Lagerstrœmia calyculata	149	8	24	5
<i>Aglaiã pirifera</i>	1	L. ovalifolia	2	9	1	4
<i>Aporusa dioica</i>	1	Afzelia xylocarpa	5	6	1	2
<i>Dillenia hookeri</i>	1	<i>Antidesma velutinosum</i>	2	1	1	2
<i>Elaeocarpus petiolatus</i>	1	<i>Polyalthia luensis</i>	2	2	1	2
HCT814	1	<i>Madhuca pierreii</i>	4	5	4	3
<i>Randia sp1</i>	1	<i>Streblus taxoides</i>	1	9	1	4
<i>Semecarpus reticulata</i>	1	<i>Linociera pierreii</i>	10	2	4	6
<i>Sterculia tonkinensis</i>	1	<i>Garcinia nigrolineata</i>	8	3	2	7
<i>Turpinia sp.</i>	1	<i>Alphonsea philastreana</i>	19	24	17	9
		<i>Mitrephora thorelii</i>	1	1	5	11
		<i>Ochrocarpus siamensis</i>	59	8	9	11
		<i>Rothmania encodon</i>	1	1	2	12
		<i>Xerospermum noronhianum</i>	1	5	7	27

Diospyros longibracteata 22 69 5 55

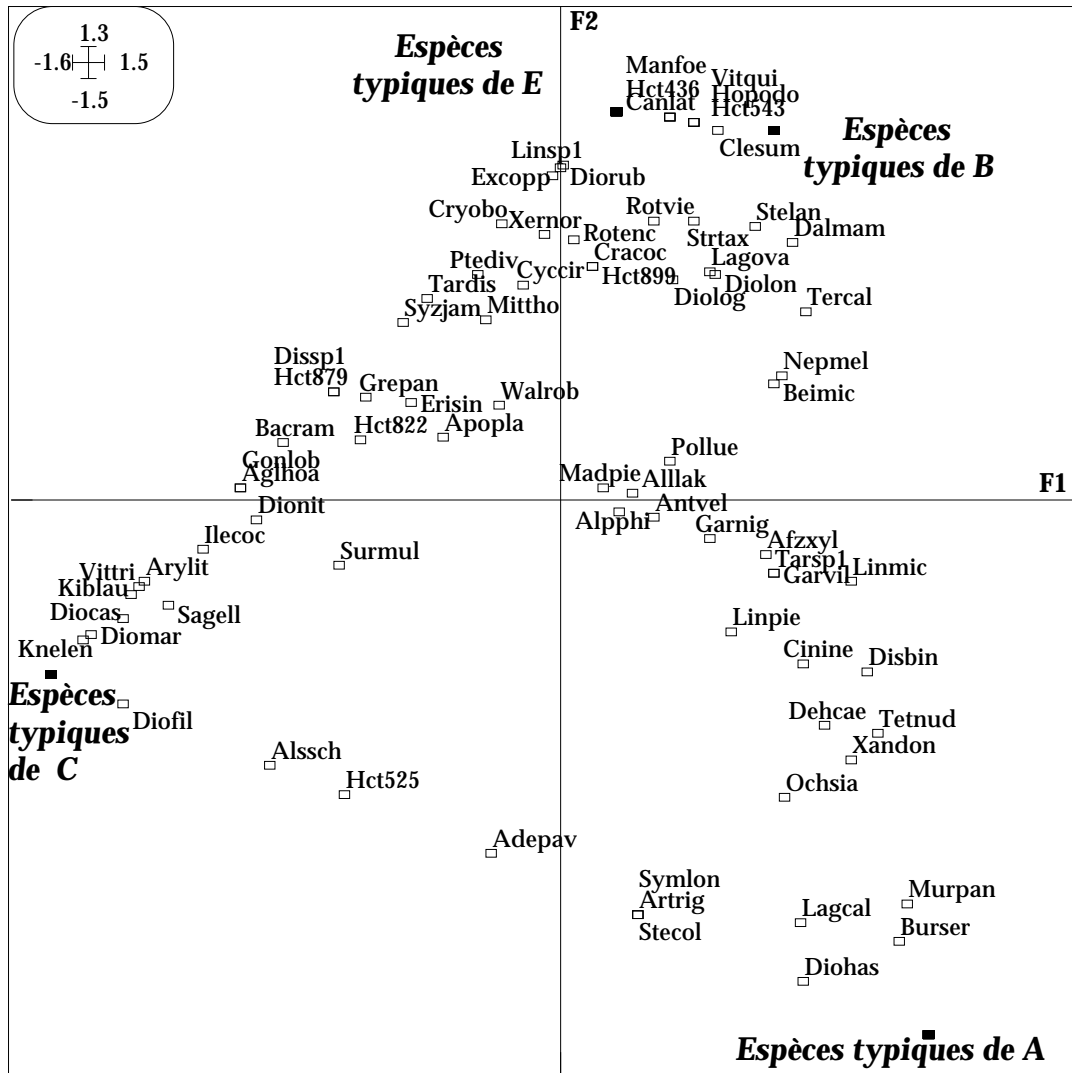


Figure 6.26 : Carte factorielle de toutes les espèces d'arbres adultes dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles. Les axes F1 et F2 dégagent respectivement 40,9% et 36,0% de l'inertie inter-parcelles. Les espèces sont repérées par un code (voir annexe 6.1). Les carrés noirs indiquent la position des espèces répertoriées sur une seule parcelle (cf. tableau 6.8).

Nous avons jusqu'à présent raisonné à partir de l'ensemble des espèces (158 au total) recensées sur les quatre parcelles sans distinguer les espèces émergentes et de la canopée (G1) et celles du sous-bois (G2). Les coefficients de similarité ont été recalculés pour chacun de ces groupes d'espèces (tableau 6.9).

Les tendances observées pour les espèces G2 sont celles définies à partir de l'ensemble des espèces car la richesse spécifique de ce groupe est plus forte que celle des espèces G1. On retrouve donc les coefficients les plus élevés pour A/B, A/E et C/E. Pour les espèces G1, les valeurs les plus fortes sont rencontrées pour les formations B/E mais aussi pour A/B (tableau 6.9).

Tableau 6.20 : Coefficients de similarité des compositions spécifiques des parcelles A, B, C et E, calculés à partir des arbres adultes pour toutes les espèces, pour les espèces G1 et pour les espèces G2.

Parcelle	B	C	E
A	29,3	25,2	28,7

Espèces G1 et G2	B		21,7	27,2
	C			32,8
Espèces G1	A	23,3	20,0	17,2
	B		16,1	28,1
	C			16,7
Espèces G2	A	32,8	26,9	34,6
	B		22,6	26,8
	C			38,0

6.2.1.3 Analyse inter-parcelles des espèces les plus abondantes

Les formations précédemment décrites sont caractérisées par un ensemble d'espèces dont l'abondance varie fortement. Certaines sont notamment représentées par un faible nombre d'arbres. Le coefficient de similarité ne prend pas en compte leur abondance sur chaque parcelle. Pour éliminer l'influence des espèces rares, une analyse inter-parcelles est donc réalisée avec les espèces ayant quatre arbres cumulés sur l'ensemble des quatre parcelles. 42 % des espèces sont conservées (66 espèces sur un total de 158). L'inertie inter-parcelles est de 18,9%.

Les espèces typiques d'une parcelle sont peu nombreuses dans cette analyse, comme l'indiquait déjà le tableau 6.8. Il n'y a qu'une espèce typique pour la parcelle A (*Haldina cordifolia*) et la parcelle E (HCT569), deux espèces pour la parcelle B (*Anogeissus acuminata* et *Milletia nigrescens*). Seul un groupe d'espèces de sous-bois de la parcelle C présente cette caractéristique. Il s'agit de *Diospyros frutescens*, *Acronychia lauriflora*, *Polyalthia corticosa*, *Disoxylum tpongense*, *Elaeocarpus stipularis* et *Persea mollis*. La plupart des espèces abondantes appartiennent donc à la base floristique commune. Elles sont présentes sur plusieurs parcelles. Certaines ne montrent pas de préférence particulière pour une parcelle. Elles sont positionnées près de l'origine du plan F1/F2 (figure 6.8). Ce sont des espèces de sous-bois présentes sur les 4 parcelles. Il s'agit d'*Antidesma velutinosum*, *Polyalthia luensis*, *Madhuca pierrei*, *Alphonsea philastreana* et *Garcinia nigrolineata*.

La position des autres espèces indique l'existence de liens floristiques privilégiés. Le plan factoriel F1/F2 montre une ordination des espèces le long de deux axes, depuis les cortèges floristiques des formations secondaires jusqu'aux espèces des formations matures (figure 6.8). Les formations secondaires, les parcelles A et C, ont très peu d'espèces en commun. Les espèces de ces deux parcelles s'opposent nettement dans le plan F1/F2. Les espèces des formations matures sont au contraire proches.

Comme précédemment, on retrouve des liens floristiques forts entre la parcelle C et la parcelle E. L'indice de similitude floristique est d'ailleurs très élevé (58,6, tableau 6.10) alors qu'il est faible entre les parcelles C et B (37,3).

Le plan F1/F2 ne permet pas de privilégier un lien floristique particulier entre l'autre formation secondaire (parcelle A) et une des deux formations matures (parcelles B et E). En outre, les similitudes floristiques entre la parcelle A

et les deux parcelles de formations matures, B et E, sont du même ordre de grandeur (tableau 6.10) et aussi élevées que celle observée entre C et E. Cependant l'étude des compositions floristiques des espèces G1 révèle une proximité floristique plus forte entre les parcelles A et B. *Dalbergia mammosa*, *Tetrameles nudiflora* et *Terminalia calamansanai* ne sont recensées que sur ces deux parcelles.

Une seule espèce, *Bursera serrata*, n'est présente que sur les parcelles A et E, avec un arbre seulement sur cette dernière parcelle.

Parmi les espèces communes aux trois parcelles, *Azelia xylocarpa* est plus abondante sur A et B que sur E (respectivement 6, 5 et 2 arbres). Les autres espèces communes sont également réparties sur les trois parcelles (*L. ovalifolia* et *Beilschmiedia micranthopsis*) ou très dominantes sur A (*Lagerstrœmia calyculata*).

Tableau 6.21 : Coefficient de similarité des compositions spécifiques des parcelles A, B, C et E, calculé à partir des arbres adultes avec plus de 4 arbres à l'hectare pour les espèces G1 et G2.

Parcelle	B	C	E
A	52,1	36,5	58,5
B		37,3	38,6
C			58,6

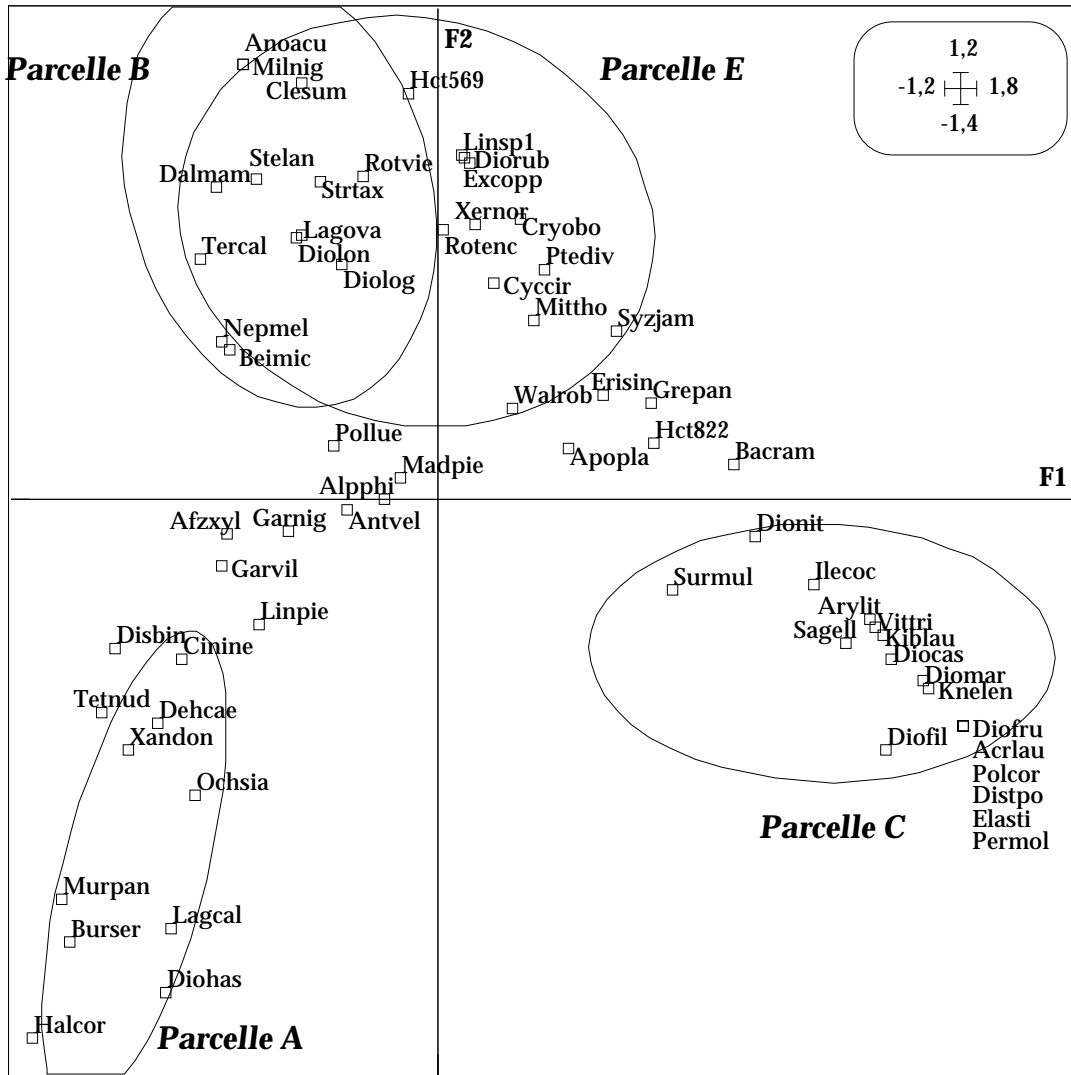


Figure 6.27 : Carte factorielle des espèces les plus abondantes (présentes avec 4 arbres au moins) et des super-quadrats dans le plan F1/F2 après une analyse inter-parcelles. Les espèces sont représentées par un carré blanc. Les ellipses regroupent 90 % des super-quadrats d'une parcelle. L'inertie inter-parcelles est de 18,9%.

Cette analyse inter-parcelles réalisée à partir des espèces « abondantes » met donc en évidence l'existence de deux « continuums floristiques ». Chacune des formations secondaires entretient avec une des formations matures des relations floristiques privilégiées. Ainsi l'axe 2 des analyses inter-parcelles peut être considéré comme un gradient positionnant les espèces rencontrées principalement sur les formations secondaires (valeurs négatives) ou sur les formations matures (valeurs positives).

Une autre représentation graphique peut être proposée. Pour chaque continuum, les espèces d'arbres adultes sont positionnées le long de l'axe 2 de l'analyse inter-parcelles réalisées à partir de toutes les espèces (figure 6.9). Les espèces sont présentées avec leur Indice de Valeur d'Importance (IVI). Ces indices sont légèrement différents de ceux présentés dans le chapitre précédent car l'analyse porte uniquement sur les arbres adultes. Pour plus de clarté, seules les espèces dont la somme des indices sur les 4 parcelles est supérieure à 2

apparaissent sur la figure 6.9. Cette représentation fait ressortir les espèces majeures pour chacun des deux continuums :

- Parmi les espèces G1 communes aux parcelles A et B, on trouve *Lagerstrœmia calyculata*, *Tetrameles nudiflora*, *Azelia xylocarpa*, *Beilschmiedia micranthopsis*, *Terminalia calamansanai*, *L. ovalifolia* et *Dalbergia mammosa*. Quelques espèces G2 ont des indices élevés sur ces deux parcelles comme *Ochrocarpus siamensis*, *Garcinia nigrolineata*, *Alphonsea philastreana*, *Madhuca pierrei*, *Nephelium melliferum* et *Diospyros longebracteata*.

- les liens floristiques entre la parcelle C et la parcelle E sont dûs en grande partie aux espèces G2 (en gris sur la figure 6.9). Sur la parcelle C, les espèces G1 sont rares. Certaines espèces comme *Lagerstrœmia calyculata*, *Azelia xylocarpa*, *Pterospermum diversifolium* et *L. ovalifolia* sont retrouvées sur la parcelle E. Parmi les espèces G2 communes et présentant les plus forts indices, on trouve *Ochrocarpus siamensis*, *Knema lenta*, *Linociera pierrei*, *Vitex tripinnata*, *Ilex cochinchinensis*, *Alphonsea philastreana*, *Baccaurea ramiflora*, *Syzygium jambos*, *Mitrephora thorelii*, *Cycas circinalis* et *Diospyros longebracteata*.

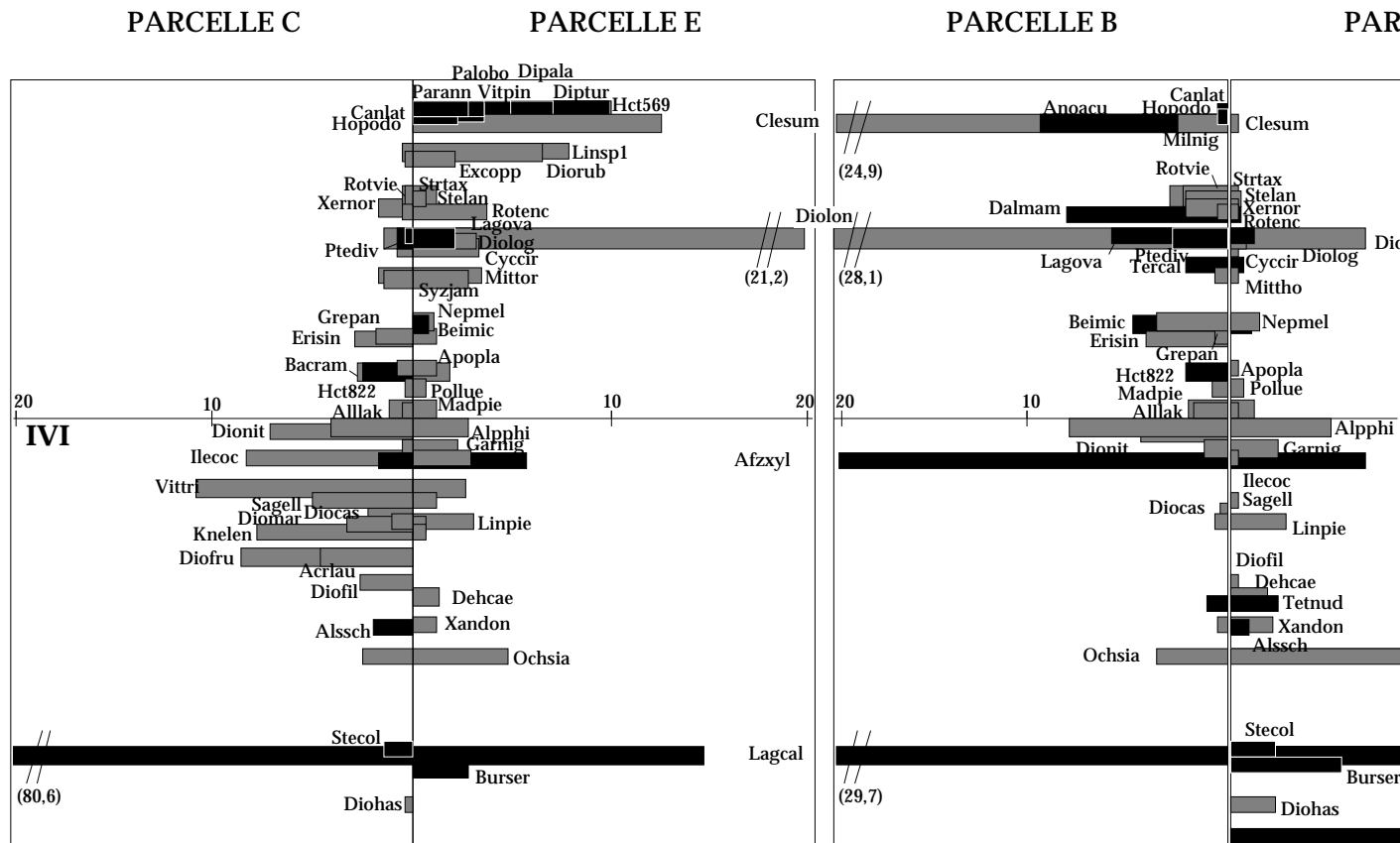


Figure 6.28 : Représentation graphique (en bâtons) de l'Indice de Valeur d'Importance (IVI) des espèces d'arbres adultes sur chaque parcelle. L'axe vertical est l'axe F2 de l'analyse inter-parcelles (réalisée à partir de toutes les espèces) qui positionne les espèces selon le type de formations qu'elles caractérisent : formations secondaires (valeurs négatives) ou formations matures (valeurs positives). Les espèces G1 sont en noir, les espèces G2 en gris. Seules les espèces dont la somme des IVI sur les 4 parcelles est supérieure ou égale à 2 sont présentées. Les codes des espèces sont présentées en annexe 6.1.

6.2.2 La régénération naturelle

Une AFC classique est réalisée sur le tableau d'effectifs des espèces dans chaque super-quadrat. Les deux premiers axes absorbent seulement 10,7% de l'inertie totale mais se dégagent des suivants (figure 6.10). L'axe 1, défini principalement par *Cleistanthus sumatranus* (34,20%), oppose les super-quadrats de la parcelle B à ceux des parcelles C et E.

Barringtonia pauciflora et *Polyalthia luensis*, définissant l'axe 2 (respectivement 32,93 et 11,53%), séparent les super-quadrats de la parcelle A des trois autres. L'ordination réciproque n'apporte pas d'informations concernant les liens floristiques entre parcelles. Cependant les coefficients de similarité révèlent les mêmes tendances que pour le peuplement adulte (tableau 6.11). Les liens floristiques sont plus élevés pour les couples de parcelles A/E, C/E et A/B. On observe donc la même « structure » dans les données. Les analyses inter-parcelles avec ou sans les espèces rares n'apportent pas plus d'informations sur les liens floristiques entre les parcelles.

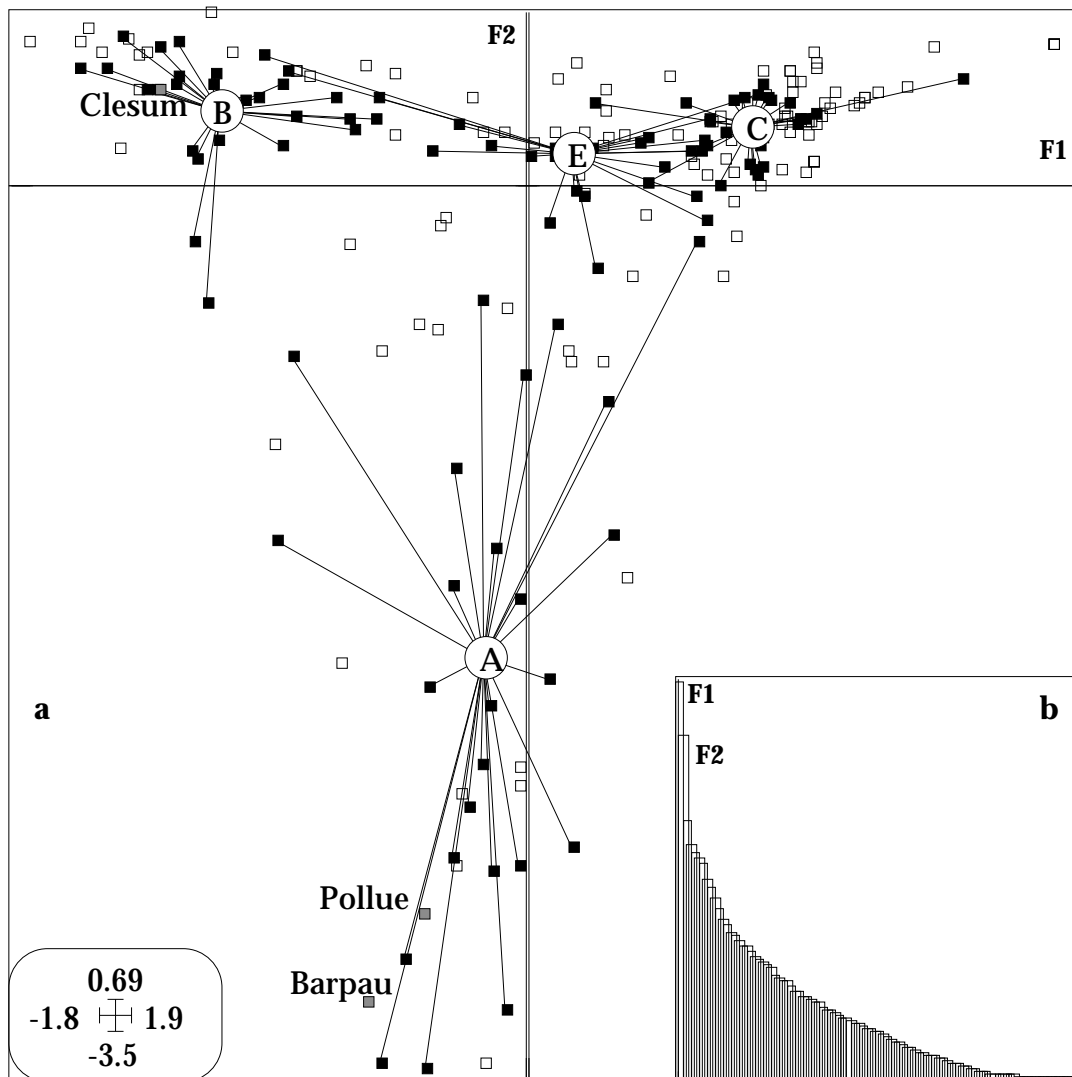


Figure 6.29 : Carte factorielle des espèces de la régénération naturelle (carrés blancs) et des super-quadrats (carrés noirs) dans le plan F1/F2 (a) et graphe des valeurs propres (b). Les espèces contribuant le plus à la définition des axes 1 et 2 sont représentées par un carré gris.

Tableau 6.22 : Coefficient de similarité des compositions spécifiques des parcelles A, B, C et E, calculé à partir des espèces G1 et G2 de la régénération naturelle.

Parcelle	B	C	E
A	30,4	22,7	38,9
B		15,6	25,0
C			33,3

6.2.3 Synthèse des résultats : mise en évidence de deux continuums floristiques

L'étude des paramètres structuraux dans le chapitre précédent a permis de distinguer les formations secondaires (parcelles A et C) des formations matures (parcelles B et E). Les indices de valeur d'importance ont mis en évidence des groupements d'espèces caractéristiques de chaque parcelle. La comparaison des cortèges entre ces quatre parcelles permet d'une part d'affiner la typologie floristique des parcelles et d'autre part de mettre en évidence les liens floristiques existant entre les parcelles.

La typologie floristique des parcelles révèle l'existence d'une base floristique commune. Sur chaque parcelle, il existe seulement un quart d'espèces typiques. Pour la plupart ces espèces sont peu abondantes (tableau 6.8). Au delà de 4 arbres par espèce sur les 4 parcelles, près de 60% du nombre total d'espèces est éliminé et il reste très peu d'espèces typiques (1 sur les parcelles A et E, 2 sur B et 6 sur C).

On note toutefois la présence d'espèces G1 d'arbres adultes caractéristiques d'une parcelle. Avec des IVI élevés, ces espèces sont *Haldina cordifolia* pour la parcelle A, *Anogeissus acuminata* pour la parcelle B, *Dipterocarpus turbinatus*, *D. alatus* et *Vitex pinnata* pour la parcelle E.

Exceptées ces quelques espèces typiques, les formations se définissent floristiquement par un assemblage particulier d'espèces communes et non par leur présence-absence. L'inertie intra-parcelles est donc beaucoup plus élevée que l'inertie inter-parcelles. Plus que la présence-absence des espèces sur une parcelle, c'est donc l'abondance de chacune d'elles qui définit la typologie floristique.

Cette base floristique commune crée donc des liens floristiques entre toutes les parcelles et aucune tendance claire n'apparaît dans un premier temps. Il faut alors améliorer la lecture du tableau de données des arbres adultes en prenant en compte deux types d'informations qui sont la distinction des espèces G1 et G2 et l'abondance des espèces.

Il est alors possible de présenter les conclusions suivantes :

- Les formations secondaires (parcelles A et C) ont les cortèges les plus distincts. Les liens floristiques entre ces deux formations sont faibles.

- Les formations matures ont, au contraire plus d'espèces en commun, et parmi elles des espèces de sous-bois abondantes comme *Cleistanthus sumatranus* ou *Diospyros longebracteata*. Elles partagent également des espèces G1 d'arbres adultes comme *Hopea odorata*, *Cananga latifolia*, *Vitex quinata* et *Mangifera foetida* (figure 6.7) et l'indice de similarité des espèces G1 entre ces deux parcelles est le plus élevé (tableau 6.9). Mais ces espèces communes sont des espèces rares. Elles n'apparaissent plus dans l'analyse inter-parcelles réalisée à partir des espèces les plus abondantes.

Les liens floristiques les plus forts sont trouvés entre les formations secondaires et les formations matures :

- La parcelle C a un indice de similarité toujours plus élevé avec la parcelle E qu'avec les deux autres, excepté pour l'indice calculé à partir de toutes les espèces G1 (tableau 6.9). La parcelle C, définie comme une formation dominée par la régénération, a peu d'espèces d'arbres adultes avec un IVI élevé (figure 6.9). Les espèces communes aux deux parcelles appartiennent donc principalement au sous-bois.

- La parcelle A entretient avec les deux formations matures des liens floristiques. L'examen des compositions floristiques des espèces G1 permet cependant de mettre en évidence une proximité floristique plus forte entre la parcelle A et la parcelle B. Cette formation très instable floristiquement évoluerait vers une composition floristique proche de celle de la parcelle B.

L'existence de ces deux continuums floristiques est en outre confirmée par les résultats du chapitre 5. Les parcelles C et E d'une part et A et B d'autre part ont en commun un ensemble de caractéristiques floristiques (caractère décidu, richesse, diversité) et pédologique (profondeur du sol).

Les formations secondaires entretiennent avec les formations matures des relations floristiques. On s'attend en effet à ce que les formations secondaires évoluent floristiquement vers des compositions floristiques proches de celles des formations matures. Les liens floristiques mis en évidence entre les formations secondaires et les formations matures peuvent-ils être interprétés comme des tendances successionales? Pour aborder ce point il faut alors de nouveau s'intéresser à la régénération des espèces.

6.3 La régénération naturelle des espèces en fonction de la place occupée dans le continuum

La régénération naturelle de chacune des espèces peut être étudiée à nouveau en tenant compte de la place occupée par l'espèce au stade adulte le long de ces deux continuums floristiques. Certaines espèces d'arbres adultes sont caractéristiques des formations secondaires, d'autres au contraire ne sont trouvées que dans les formations matures et tout un cortège d'espèces assure la transition entre ces zones. Pour chaque continuum, elles sont ordonnées, comme nous l'avons vu, le long de l'axe F2 de l'analyse inter-parcelles réalisée à partir de toutes les espèces (figure 6.7).

Le but de cette partie est d'intégrer les données de la régénération naturelle pour mettre en évidence, sur la base des liens floristiques existant entre les formations secondaires et les formations matures, les tendances floristiques de chacune d'elles. Quelles sont les espèces se régénérant dans les formations secondaires? Indiquent-elles une évolution floristique vers la composition floristique des formations matures?

6.3.1 Espèces du continuum A/B

6.3.1.1 Les espèces G1

La figure 6.11 montre les effectifs de la régénération des espèces G1 sur les parcelles A et B en fonction de la place occupée par ces mêmes espèces le long de l'axe F2 de l'analyse factorielle des correspondances inter-parcelles. Les deux flèches sur l'axe des abscisses précisent la position des espèces typiques de la formation secondaire (A) et de la formation mature (B).

Les espèces se régénérant ont pour la plupart des valeurs positives sur l'axe des abscisses. Ces espèces, au stade adulte, apparaissent dans des formations matures. Seule *Lagerstroemia calyculata*, espèce caractéristique de formations secondaires, a une régénération comparable aux autres espèces avec 5 et 7 jeunes sur les parcelles A et B.

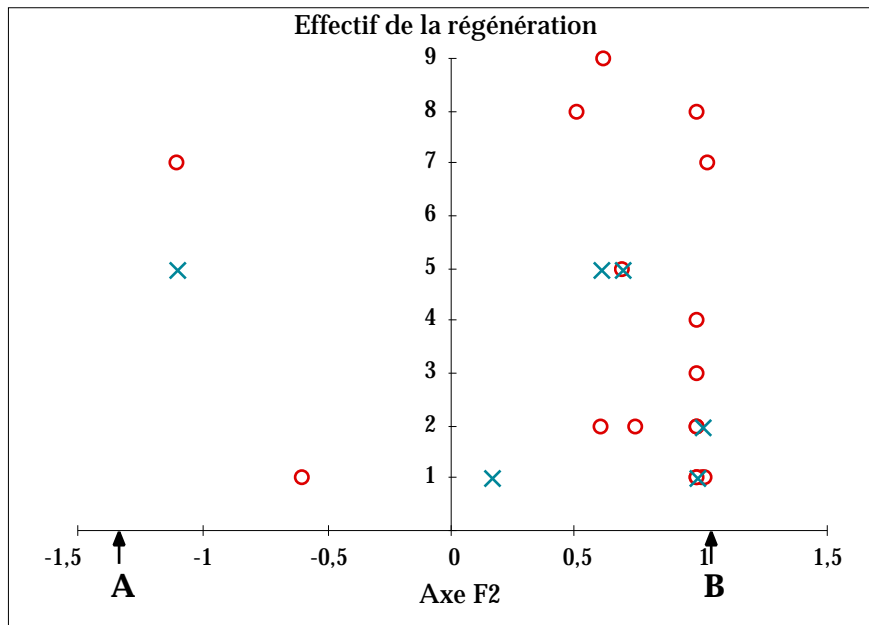


Figure 6.30 : Effectif de la régénération des espèces G1 sur la parcelle A (X) et la parcelle B (O) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles. Sur l'axe des abscisses, les flèches indiquent les coordonnées des espèces typiques de la parcelle A et de la parcelle B.

Exceptée *Lagerstrœmia calyculata*, les espèces caractéristiques de la parcelle A, avec des valeurs négatives sur l'axe F2, ne se régénèrent ni sur cette parcelle A ni sur la parcelle B (figure 6.11). L'instabilité floristique de cette parcelle déjà mise en évidence précédemment est donc vérifiée.

Les espèces se régénérant sur la parcelle A ont des valeurs positives sur l'axe F2. Ce sont des espèces caractéristiques de formations matures. Il s'agit de *Dalbergia mammosa* (5), de *Pterospermum diversifolium* (5), de *Vitex quinata* (2), de *Disoxylum loureiri* (1). L'espèce non identifiée HCT822 (1) a une position intermédiaire. Ces 5 espèces sont toutes présentes à l'état adulte sur la parcelle B. *Disoxylum loureiri* n'apparaît que sur cette parcelle et *Dalbergia mammosa* est caractéristique de cette formation. La régénération de ces quelques espèces sur la parcelle A indique une évolution floristique de la parcelle A vers une composition floristique proche de celle de la parcelle B.

Les espèces se régénérant sur la parcelle B, sauf pour *Lagerstrœmia calyculata* et *Tetrameles nudiflora* (1) sont des espèces typiques de cette formation comme *Vatica odorata* (8), *Disoxylum loureiri* (4), *Anogeissus acuminata* (3) ou proches de cette formation comme *Lagerstrœmia ovalifolia* (9), *Terminalia calamansanai* (8) et *Dalbergia mammosa* (5). *Vitex pinnata* se régénère avec 7 individus. C'est une espèce typique de la parcelle E. Ces espèces ont, pour la plupart, un tempérament tolérant (tableau 6.7). On retrouve ainsi une des caractéristiques majeures des formations matures.

Elles sont constituées d'espèces pouvant assurer en sous-bois leur propre régénération naturelle, ce qui confère à la formation une stabilité floristique.

Les liens floristiques entre les parcelles A et B peuvent donc être interprétés comme des liens successionnels. Les changements floristiques enregistrés sur la parcelle A traduisent un remplacement progressif d'espèces au tempérament héliophile par des espèces tolérant l'ombre pendant les premiers stades de la régénération.

6.3.1.2 Les espèces G2

Le même type de relations peut être étudié pour les espèces G2 (figure 6.12). La régénération de la plupart des espèces ne dépasse pas 5 jeunes.

Parmi les espèces les plus abondantes se régénérant sur la parcelle A, deux sont typiques de cette formation. Au stade adulte elles ne sont répertoriées que sur cette parcelle. Il s'agit de *Milletia diptera* (21) et de *Barringtonia pauciflora* (7). Les autres espèces caractérisent une formation mature comme *Cleistanthus sumatranus* (10) ou occupent une position intermédiaire entre les deux formations comme *Polyalthia luensis* (27) et *Alphonsea philastreana* (7).

Sur la parcelle B, toutes les espèces avec une régénération abondante, *Diospyros longebracteata* (55), *Cleistanthus sumatranus* (139) et *Streblus taxoides* (18) caractérisent les formations matures. On note aussi une importante régénération d'*Alphonsea philastreana* (19), espèce commune aux 4 parcelles.

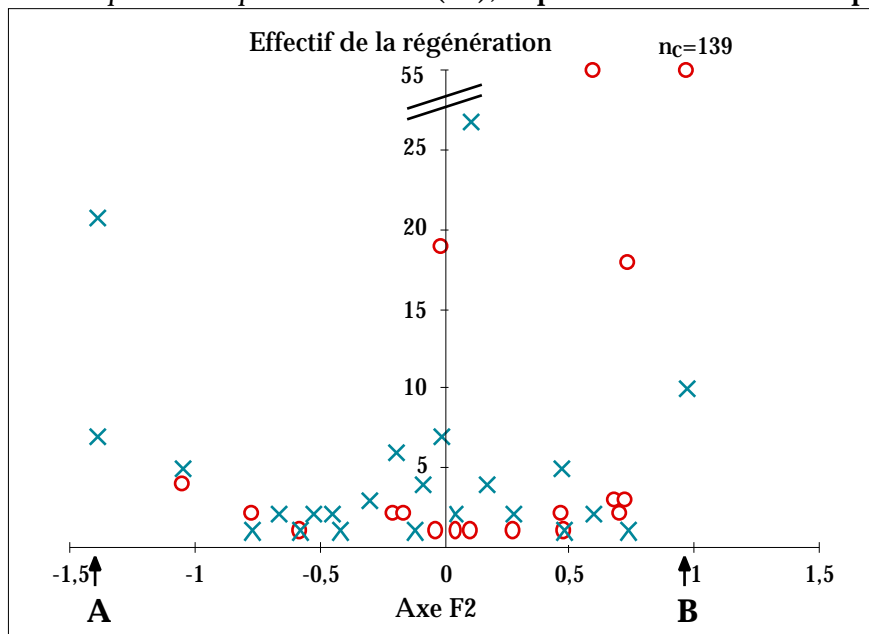


Figure 6.31 : Effectif de la régénération des espèces G2 sur la parcelle A (×) et la parcelle B (○) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles. Sur l'axe des abscisses, les flèches indiquent les coordonnées des espèces typiques de la parcelle A et de la parcelle B. n_c est l'effectif de *Cleistanthus sumatranus* (139).

6.3.2 Espèces du continuum C/E

6.3.2.1 Les espèces G1

Comme nous l'avons déjà vu, la parcelle C caractérise une forêt en régénération. Par rapport à l'autre formation secondaire, la régénération des espèces G1 est plus riche en espèces et plus abondante. Certaines espèces répertoriées uniquement sur la parcelle C se distinguent par une forte régénération (figure 6.13), ce qui n'est pas observé sur la parcelle A. C'est le cas d'*Aphanamixis polystachia* (9) et d'*Hibiscus macrophyllus* (4). On note aussi la régénération de *Lagerstrœmia calyculata* (4), espèce caractéristique de formations secondaires.

Les autres espèces se régénérant sur la parcelle C sont soit intermédiaires entre les formations secondaires et matures comme HCT822 (10), *Pterospermum diversifolium* (3), *L. ovalifolia* (5) soit typiques de la parcelle E comme *Terminalia corticosa* (7). Comme pour le continuum A/B, les espèces de formations matures apparaissent en régénération dans la formation secondaire.

La régénération des espèces G1 sur la parcelle E se limite à des espèces typiques de cette formation comme *Mangifera foetida* (10), *Dipterocarpus turbinatus* (6), *Terminalia corticosa* (4) et *Vitex pinnata* (3), espèces au tempérament tolérant. *Pterospermum diversifolium* (5), dont la position sur l'axe F2 est proche des espèces typiques de la parcelle E se régénère également.

On retrouve donc les mêmes tendances que précédemment. Quelques espèces de formations matures se régénèrent dans la formation secondaire. Les espèces se régénérant dans la formation mature sont au contraire typiques de cette formation.

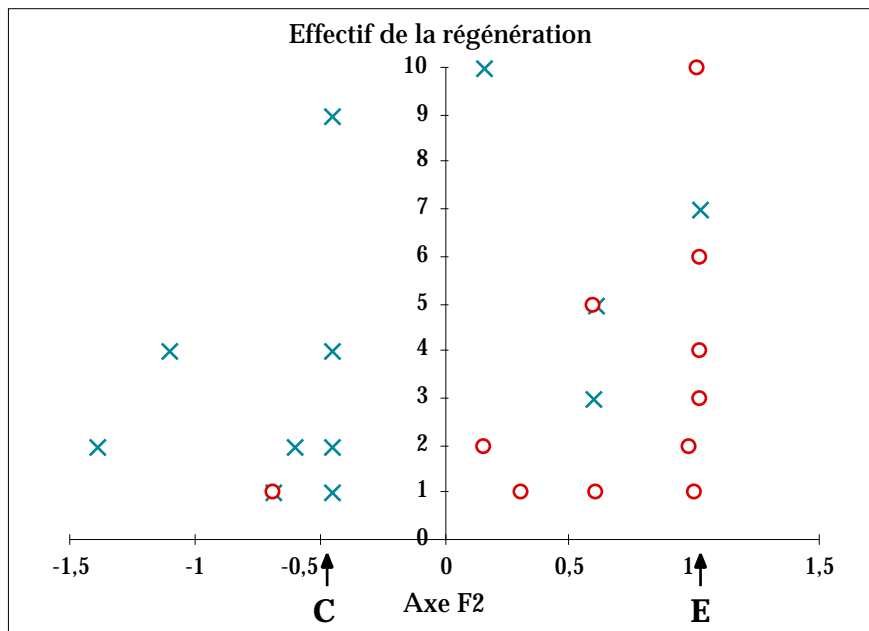


Figure 6.32: Effectif de la régénération des espèces sur la parcelle C (X) et la parcelle E (O) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles. Sur l'axe des abscisses, les flèches indiquent les coordonnées des espèces typiques de la parcelle C et de la parcelle E.

6.3.2.2 Les espèces G2

La régénération des espèces du sous-bois sur les parcelles C et E est très abondante. Sur chacune des parcelles, les espèces avec la plus forte régénération sont des espèces typiques de ces parcelles : *Diospyros filipendula* (31) sur la parcelle C, HCT 569 (26) et *Cleistanthus sumatranus* (25) sur la parcelle E.

Il existe un ensemble d'espèces se régénérant sur la parcelle C et qui caractérisent des stades plus matures. Ces espèces sont *Streblus taxoides* (23), *Diospyros longebracteata* (17), *Xerospermum noronhianum* (14).

Alphonsea philastreana (17), *Ilex cochinchinensis* (16) et *Antidesma velutinsum* (15) se régénèrent sur la parcelle E. Elles occupent une position intermédiaire.

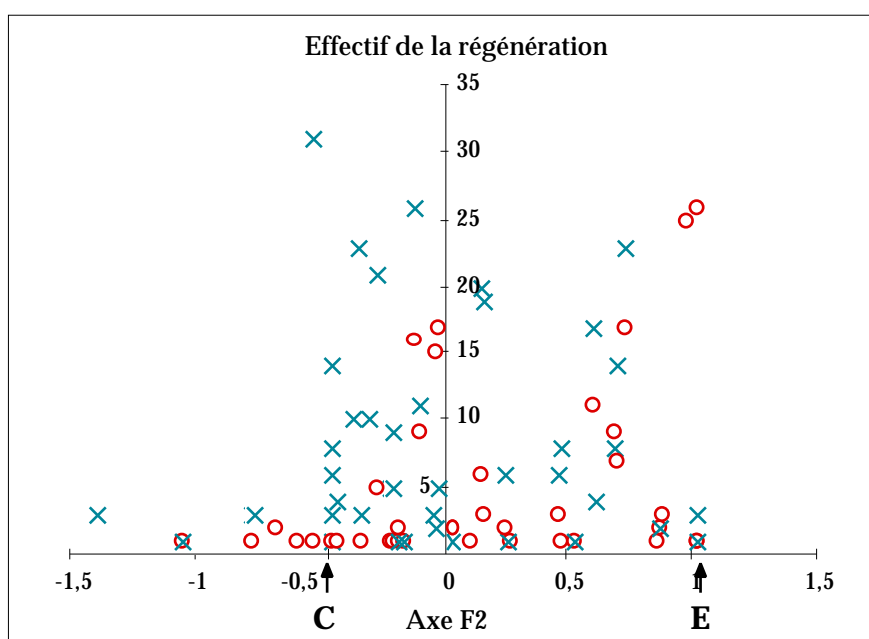


Figure 6.33 : Effectif de la régénération des espèces sur la parcelle C (×) et la parcelle E (○) et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles. Sur l'axe des abscisses, les flèches indiquent les coordonnées des espèces typiques de la parcelle C et de la parcelle E.

6.4 Synthèse générale : la dynamique successionnelle

L'approche descriptive, présentée dans le chapitre 5, est complétée par l'analyse de la dynamique des formations forestières. Elle repose tout d'abord sur la comparaison des compositions floristiques entre les arbres adultes et la régénération naturelle sur chacune des parcelles. Elle précède la comparaison de ces compositions entre les parcelles.

L'étude de la régénération naturelle nous a permis de déterminer le tempérament des principales espèces d'arbres adultes. Comme le souligne également Rollet (1983), la plus grande partie de la sylvigénèse se déroule dans le sous-bois. L'étude de la régénération naturelle au sein de chaque parcelle a mis en évidence les espèces G1 dont les jeunes tolèrent l'ombre. Les espèces peuvent être alors classées en fonction de trois types de tempéraments : héliophiles, semi-tolérantes et tolérantes.

L'étude de la régénération naturelle présente un double intérêt selon Rollet (1969). Elle permet de comprendre les mécanismes de transformation des compositions floristiques des forêts denses. Elle est également à la base des problèmes pratiques de mise en production des peuplements (Bertault 1986, Bariteau 1993). C'est le premier aspect qui nous intéresse dans cette étude.

Nous avons montré que les formations se distinguent selon leur degré de maturité. Les formations secondaires entretiennent avec les formations matures des liens floristiques. Ces liens ont été établis à partir des compositions d'arbres adultes.

L'existence de ces liens floristiques peut être interprétée comme des tendances successionnelles grâce à l'étude de la régénération naturelle. Dans les formations secondaires apparaissent en régénération des espèces de stades plus évolués. Il y a un changement progressif d'espèces, traduisant un changement de tempérament. C'est particulièrement net sur la parcelle A dominée par des espèces héliophiles ou semi-tolérantes.

Mais ces changements floristiques induits par la régénération naturelle ne reposent que sur quelques espèces. Nos données ne permettent pas de prédire l'évolution floristique des parcelles. Nous parlerons donc de « tendances successionnelles ». Prédire l'évolution floristique est un exercice délicat pour les forêts denses (Ewel 1980). Les changements floristiques ne sont souvent pas prévisibles tant une multitude d'espèces ont les capacités de se régénérer.

En outre, la composition floristique de la régénération naturelle n'est pas forcément celle de la forêt d'avenir. Si tel était le cas, cela supposerait que les espèces aient la même probabilité d'atteindre l'étage supérieur. Or elles ont des exigences particulières, notamment pour les ressources lumineuses. Les chablis ont un rôle important dans la sylvigénèse et peuvent modifier la composition

floristique de la régénération naturelle avant que celle-ci n'atteigne les strates supérieures. La plupart des espèces ont besoin à un moment donné de leur cycle de développement de lumière pour atteindre le stade adulte.

Les espèces des formations matures (parcelles B et E) sont pour la plupart des espèces tolérantes, ce qui confère à la formation une relative stabilité floristique. Les espèces d'arbres émergents et de la canopée sont capables de se régénérer *in situ*.

Deux évolutions floristiques sont mises en évidence à partir de nos données même s'il existe une base floristique commune aux parcelles. Des liens floristiques plus étroits associent les formations des parcelles A et B et celles des parcelles C et E. Ces deux tendances successionnelles seraient dues aux caractéristiques pédologiques (figure 6.15). Comme cela a été présenté au chapitre précédent, les formations des parcelles A et B sont sur des sols basaltiques peu profonds, en moyenne à 50 cm. Les sols des deux autres parcelles sont en moyenne à 1 mètre. Ce gradient de profondeur de sol expliquerait les différences observées dans la répartition du caractère décidu des espèces, plus fréquent dans les formations à sols peu profonds. La richesse spécifique des arbres adultes G1 et G2 est moins élevée dans ces formations.

Des formations secondaires aux formations matures, on note pour les deux tendances successionnelles des similitudes dans l'évolution de certains paramètres (figure 6.15). La surface terrière diminue de même que le nombre total d'espèces d'arbres adultes, ce qui traduit en réalité une forte diminution du nombre d'espèces G2. Les sous-bois des deux formations matures sont moins riches et dominés par les deux mêmes espèces : *Cleistanthus sumatranus* et *Diospyros longebracteata*. Au contraire, le nombre d'espèces G1 est plus élevé dans les formations matures, de même que la diversité, conséquence de la diminution de la dominance de *L. calyculata*.

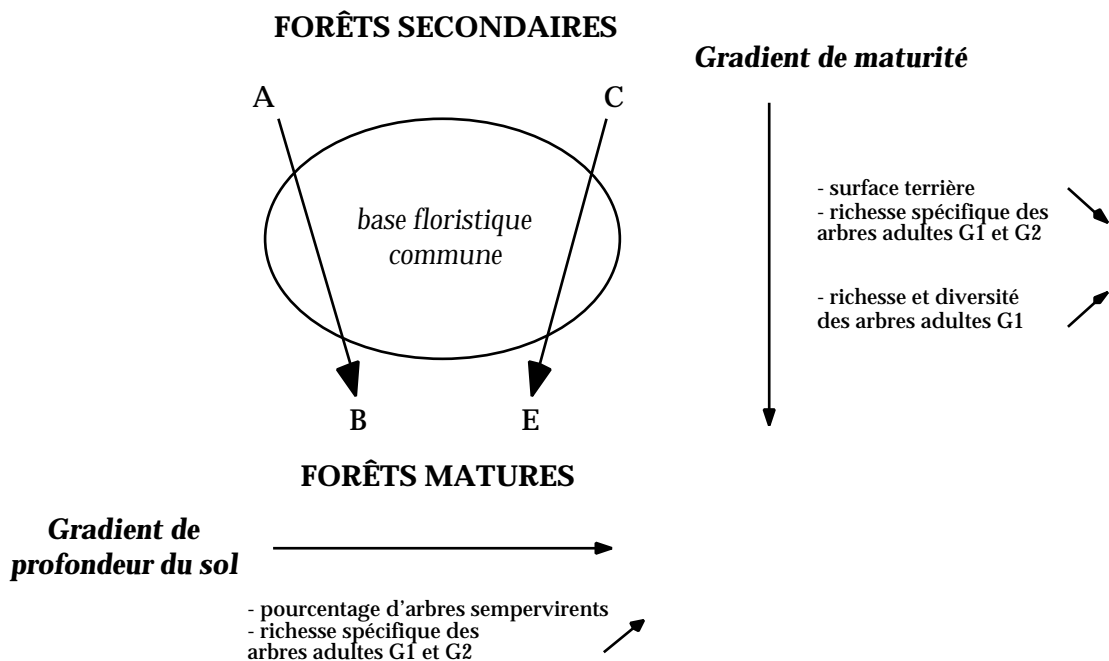


Figure 6.34 : Représentation schématique des relations dynamiques entre les 4 parcelles.

6.5 La régénération naturelle dans des zones dégradées

6.5.1 Une zone de régénération à *L. calyculata* : le transect 3

6.5.1.1 Quelques caractéristiques : surface terrière et distribution diamétrique

Le transect 3 couvre une surface de 500 m² (50x10 m, figure 3.3) sur laquelle tous les arbres ou tiges de plus de deux mètres de hauteur ont été mesurés. Elle fut choisie car une abondante régénération de *L. calyculata* a été observée. Sur les 4 parcelles précédemment étudiées, la régénération de cette espèce est rare.

11,2% des individus sont des arbres de plus de 10 cm de diamètre. La surface terrière estimée à partir de ces arbres est de 17 m².ha⁻¹ avec une densité de 740 arbres.ha⁻¹. La distribution diamétrique de tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre montre l'absence d'arbres avec un diamètre supérieur à 40 cm (figure 6.16).

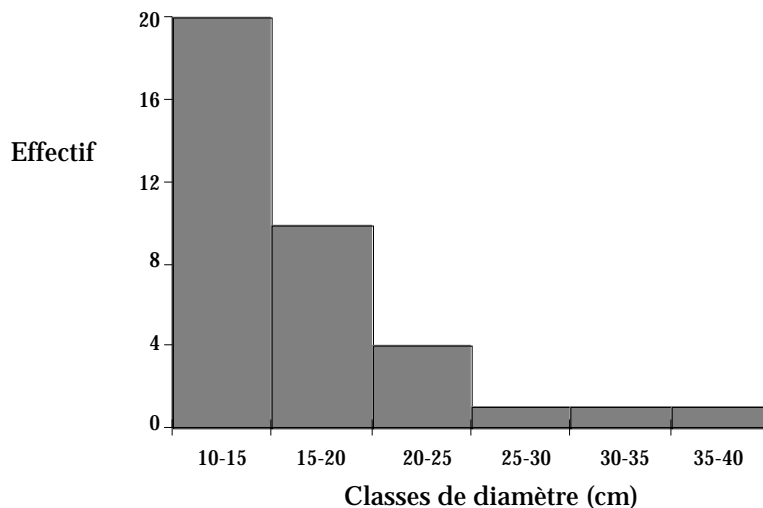


Figure 6.35 : Distribution diamétrique, toutes espèces confondues, des arbres (diamètre > 10 cm) sur le transect 3.

Quatre espèces G3 ont été répertoriées dont deux sont abondantes. Il s'agit de *Memecylon caeruleum* (17 tiges), *Memecylon edule* var. *ovatum* (13 tiges), *Microdesmis cesearifolia* (2 tiges) et *Crossonophelis thorelii* (1 tige). La liste complète des espèces G2 est présentée en annexe 6.3.

Aucun relevé de sol et de profondeur n'a été effectué. D'après nos observations, il s'agit de sols basaltiques avec de nombreux affleurements,

caractéristiques des sols peu profonds comme ceux des parcelles A et B. Le transect est sur une zone légèrement surélevée sur laquelle le lessivage du sol aurait entraîné une érosion.

6.5.1.2 Composition, richesse et diversité floristique des arbres adultes et de la régénération naturelle

Il y a seulement 4 arbres adultes (diamètre 20 cm) d'espèces G1 appartenant à deux espèces décidues, 3 *Lagerstræmia calyculata* et 1 *Tetrameles nudiflora* (tableau 6.12). Ces deux espèces sont retrouvées dans la régénération très dominée par *L. calyculata*. Elle est associée à d'autres espèces qui n'ont jamais été rencontrées en régénération sur les parcelles comme *Azelia xylocarpa* ou *Cananga latifolia* ou très rarement comme *Tetrameles nudiflora*. *L. ovalifolia* est une espèce se régénérant sur les 4 parcelles et *Sindora siamensis* est typique de la parcelle B sur laquelle elle se régénère. Toutes les espèces G1, adultes ou en régénération, sont décidues.

Tableau 6.23 : Effectifs d'arbres adultes et régénération naturelle des espèces G1 sur le transect 3.

		Espèces G1	
Arbres adultes	<i>Lagerstræmia calyculata</i>		3
	<i>Tetrameles nudiflora</i>		1
	Total		4
Régénération naturelle	<i>Lagerstræmia calyculata</i>		92
	<i>Azelia xylocarpa</i>		1
	<i>Cananga latifolia</i>		1
	<i>Lagerstræmia ovalifolia</i>		1
	<i>Sindora siamensis</i>		1
	<i>Tetrameles nudiflora</i>		1
	Total		97

Pour les espèces G2, le taux d'individus décidus est de 12,5% pour les adultes et de 16,2% pour la régénération naturelle. La diversité des G2 est peu différente que l'on considère les adultes (indice de Simpson : 0,96) ou la régénération (0,89). Mais la densité d'adultes est faible, les espèces étant représentées par moins de 3 arbres (figure 6.17, voir liste complète en annexe 6.3).

Les espèces G2 en régénération sont des espèces de formations matures (figure 6.17) rencontrées sur les 4 parcelles comme *Streblus taxoides* (40) et *Xerospermum noronhianum* (17), sur A, B et C comme *Cleistanthus sumatranus* (26), et sur B et C comme *Cratoxylon cochinchinensis* (17).

Trois espèces de forêts secondaires apparaissent dans la régénération. Il s'agit d'*Ochrocarpus siamensis* (9), de *Diospyros maritima* (10) et de *Vitex tripinnata* (12). La première n'a jamais été rencontrée en régénération. *Aglaia repoeuensis* et HCT099, présentes avec 10 et 12 jeunes sont des espèces nouvelles, absentes des autres parcelles. Elles n'apparaissent donc pas sur la figure 6.17.

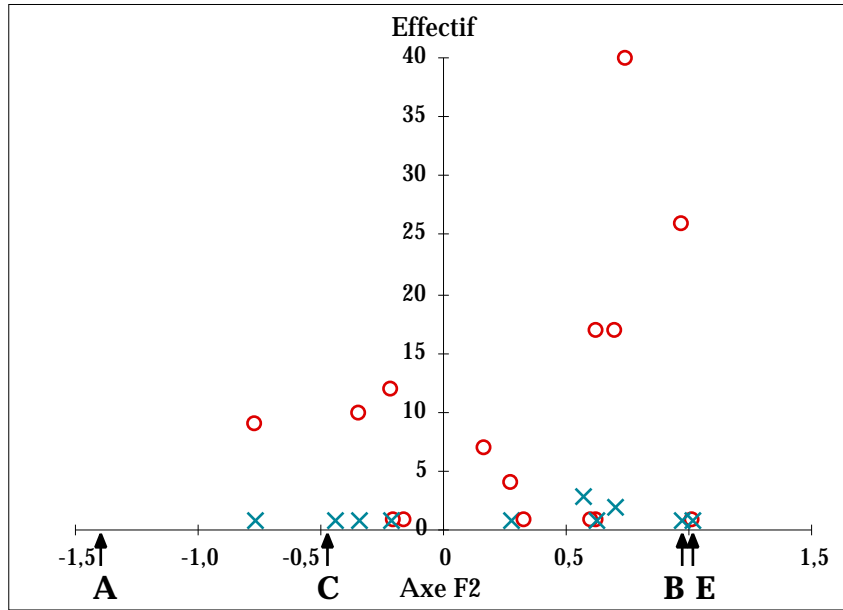


Figure 6.36 : Effectif des arbres adultes (×) et de la régénération naturelle (○) des espèces G2 sur le transect 3 et relation avec les coordonnées factorielles des espèces sur l'axe F2 de l'AFC inter-parcelles. Sur l'axe des abscisses, la flèche indique les coordonnées des espèces typiques des parcelles.

Cette formation, avec peu d'arbres de plus de 10 cm de diamètre, une faible surface terrière et aucun diamètre ne dépassant 40 cm, est une formation secondaire jeune. Ce stade est confirmé par la présence d'espèces d'arbres adultes comme *L. calyculata* et *Tetrameles nudiflora*, caractéristiques de formations secondaires. Avec le faible couvert, les conditions lumineuses sont nettement meilleures que dans le sous-bois des parcelles et suffisantes pour permettre une abondante régénération de *L. calyculata*. Toutes les espèces G1 sont retrouvées sur les parcelles A et B. L'évolution floristique de cette zone peut conduire à une formation très dominée par *L. calyculata*, comme celle de la parcelle A.

6.5.2 Les zones de transition savane/forêt

Les terres agricoles abandonnées, situées principalement le long de la rivière Dong Nai, sont progressivement recolonisées par la forêt. Les compositions floristiques de ces fronts de recolonisation ont été étudiées par des transects. Les tiges sont recensées à partir d'une hauteur de 50 cm.

6.5.2.1 Le transect 2

Le transect 2 est situé à quelques centaines de mètres de la rivière Dong Nai (figure 3.3). C'est une ancienne zone agricole abandonnée depuis une dizaine d'années et colonisée depuis par une strate herbacée composée essentiellement par *Imperata cylindrica* associée à *Eupatorium odoratum* (Asteraceae). Cette strate forme un tapis très dense et très épais, rendant ainsi difficile l'installation d'espèces arbustives. Les graines ne peuvent atteindre le sol et germer.

Le front de recolonisation forestière est constitué d'espèces d'arbustes sous lesquelles disparaît la strate herbacée soit par manque de lumière soit par des phénomènes d'allélopathie. Ces espèces d'arbustes sont associées à quelques espèces d'arbres en régénération. C'est pour étudier ces compositions floristiques que le transect a été choisi.

Le sol s'est développé sur des alluvions. C'est un sol gris, très vieux dans lequel les argiles et les bases sont lessivées. Son pH est faible et il est chimiquement très pauvre. On note la présence de sable. Il présente des problèmes de drainage avec des phénomènes d'oxydoréduction mais ce n'est pas un facteur limitant. C'est un sol qui n'est pas physiquement dégradé même dans la savane où il y eut des activités agricoles. Elles ont dû être cependant modérées car la zone de compaction, caractéristique d'anciennes zones agricoles est absente. Cette compaction se développe sous les labours et peut bloquer la pénétration de l'eau et des racines (Deturck, *comm. pers.*). Malgré les activités agricoles, ce sont donc des sols peu perturbés.

Des caractéristiques pédologiques différentes sont cependant notées dans la partie forestière du transect. Elle est située dans une légère dépression. Le sol est plus argileux et plus humide mais mieux drainé.

On note la présence de latérite. Elle s'est formée à partir de plintite (roche non dure) suite à la fluctuation de la nappe. Lorsque le niveau de la nappe diminue, le sol est latérisé et se transforme en « iron stone » (matériel utilisé pour les monuments funéraires). Le sol de la zone forestière présente donc la même contrainte physique que celui des parcelles A et B. C'est un sol peu profond. Les quelques relevés de profondeur de sol indiquent une valeur moyenne de 0,64 mètre (écart-type: 0,15, n=6).

Le transect s'étend sur 120 mètres et sur une largeur de 10 mètres. Il est divisé en quadrats de 5 mètres. Trois zones peuvent être distinguées :

- la zone forestière (de 0 à 35 m) ;
- l'écotone (de 35 à 80 m), zone de transition entre la forêt et la savane;
- la savane (de 80 à 120 m) dans laquelle quelques espèces d'arbustes sont rencontrées.

Les arbres adultes des espèces G1 ne sont présents que dans la partie forestière du transect (10 arbres) et dans l'écotone (9 arbres, tableau 6.13). Le diamètre maximum est de 33,1 cm pour *Sindora siamensis*. La composition floristique des espèces G1 et G2 est proche de celle de la parcelle B ; certaines

espèces sont communes comme *Dalbergia mammosa*, *Sindora siamensis*, *L. calyculata* ou *Cleistanthus sumatranus*.

Tableau 6.24 : Espèces G1 et G2 d'arbres adultes présentes dans la partie forestière et dans l'écotone du transect 2. Le nombre d'arbres est indiqué entre parenthèses s'il est supérieur à 1.

	Zone forestière	Ecotone
Espèces G1	<i>Dalbergia mammosa</i>	<i>Dalbergia mammosa</i>
	<i>Sindora siamensis</i>	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> (3)
	<i>Terminalia myriocarpa</i>	
	<i>Lagerstrœmia duperreana</i>	
Espèces G2	<i>Cleistanthus sumatranus</i> (5)	<i>Baccaurea ramiflora</i> (2)
	<i>Diospyros castaneata</i>	HCT 211 <i>Syzygium</i>
		HCT667 <i>Elaeocarpus</i>
		<i>Aporusa planchoniana</i>
		HCT652

Une analyse des correspondances est réalisée à partir du tableau d'effectifs des espèces en régénération dans chaque quadrat. L'axe 1 sépare les quadrats de la forêt de ceux de l'écotone et de la savane (figure 6.18). Les espèces se régénérant sont donc classées le long de cet axe. Une ordination réciproque a été réalisée. La variance associée à la moyenne indique pour chaque espèce l'amplitude d'habitat et pour chaque quadrat la diversité spécifique.

Les quadrats de l'écotone et les quelques quadrats de la savane (110 et 115) sont regroupés et se caractérisent par une composition floristique de la régénération naturelle distincte de celle des quadrats appartenant à la forêt (figure 6.18). Les espèces peuvent être classées en trois groupes :

- espèces se régénérant uniquement dans la forêt. Parmi les espèces G1, on trouve *Hopea odorata*, espèce présente avec de rares individus dans les deux formations matures, *Dalbergia mammosa*, espèce typique de la parcelle B et se régénérant dans le sous-bois des parcelles A et B et *Vitex pinnata*. Cette espèce ainsi qu'*Hopea odorata* n'ont pas d'arbres adultes sur le transect.
- espèces se régénérant dans la forêt et dans l'écotone comme, *Lagerstrœmia duperreana* et *Dipterocarpus alatus* parmi les espèces G1.
- espèces se régénérant uniquement dans l'écotone avec 2 espèces G1 dont *L. calyculata*, *Irvingia malayana*. La régénération de *L. calyculata* est abondante avec 37 jeunes. La régénération de ces espèces se limite donc à des zones de lumière où les arbres sont rares. Ces deux espèces sont également présentes dans les deux quadrats de la savane (110 et 115). Elles sont associées à *Cratoxylon cochinchinensis*, espèce G2. Sur cette zone, la recolonisation forestière sur la zone herbacée se fait donc à partir de la régénération de ces trois espèces.

La composition des espèces G2 se régénérant dans l'écotone ou dans la forêt est proche de celle de la parcelle C. Certaines sont caractéristiques de cette parcelle comme *Diospyros maritima*, *Diospyros filipendula*, *Diospyros castaneata*, *Aporusa planchoniana*, *Phoebe pallida*, *Arytera littoralis* et *Aporusa dioica*.

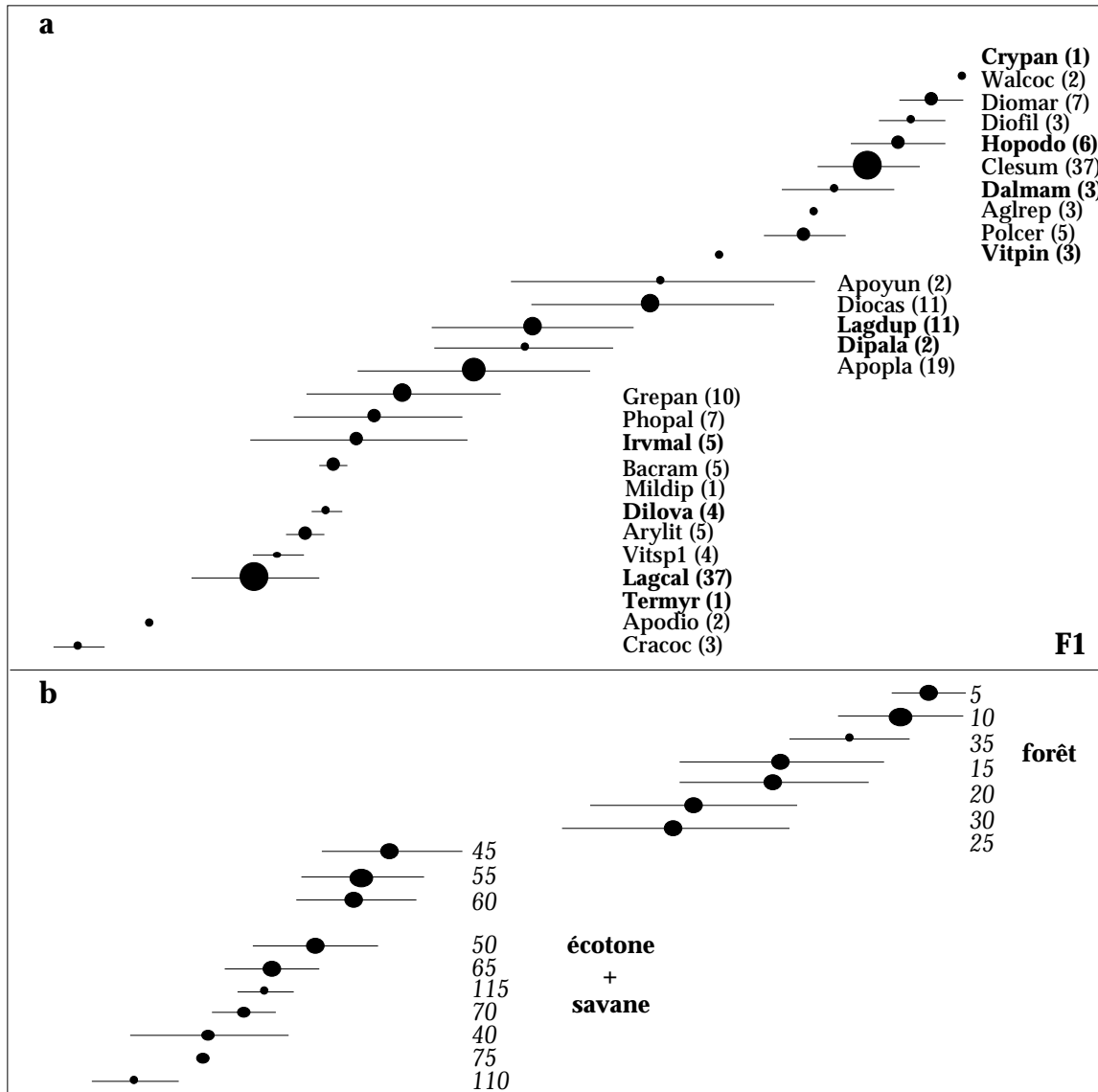


Figure 6.37 : Ordination réciproque sur l'axe F1 des espèces G1 (en gras) et G2 en régénération (a) et des quadrats (b) du transect 2. L'axe F1 dégage 21,9% de l'inertie totale. Les espèces sont repérées par leurs codes présentés en annexe 6.4. L'effectif de chaque espèce est entre parenthèses. Chaque quadrat couvre une distance de 5 mètres, il est repéré par la limite supérieure (distance à l'origine du transect).

6.5.2.2 Le transect 1 et la parcelle D

Le transect 1 a également pour but d'étudier les compositions floristiques de la zone de transition savane/forêt. Il prolonge la parcelle D, formation très dominée par *Dipterocarpus alatus*. Cette forêt, réduite à quelques dizaines d'hectares, est entourée d'une savane à *Imperata cylindrica* et *Eupatorium odoratum* (figure 6.19). Cette savane s'est développée depuis 1990, après l'abandon des plantations d'anacardiens et des rizières.

La forêt à Dipterocarpaceae a aussi été exploitée. Tous les grands arbres de plus de 1 mètre de diamètre ont été coupés. La persistance de cet îlot forestier peut *a priori* surprendre même s'il représente un intérêt économique dû à la présence

des Dipterocarpaceae. Actuellement, la résine est récoltée sur tous les arbres de l'espèce *Dipterocarpus alatus*. Une autre explication pourrait être d'ordre pédologique. Les profils pédologiques et le suivi du niveau piézométrique ont mis en évidence une nette différence d'hydromorphie entre les sols de la savane et ceux de la formation à *Dipterocarpus alatus*. La hauteur maximum atteinte par la nappe est plus faible dans la savane que dans la zone forestière. Cette dernière subit des inondations fréquentes et la nappe est pendant plusieurs semaines proche de la surface du sol (figure 5.9). Ce pourrait être une conséquence de variations topographiques.

Le sol est de nature schisteuse (paragraphe 5.3.2). C'est un sol relativement pauvre. Pour des cultures agricoles, les sols de la forêt à Dipterocarpaceae ont pu être délaissés au profit de la savane à cause de leur hydromorphie plus élevée. Il y a un gradient d'hydromorphie depuis cet îlot forestier jusqu'à la savane. Le transect a donc été prolongé pour étudier la composition floristique de la nouvelle zone forestière, située au-delà de la savane. Dans cette zone, le profil pédologique, établi à partir d'une fosse de 1,50 mètres, n'indique pas de remontée du niveau de la nappe.

Les deux zones de transition sont donc étudiées grâce à deux transects T1_A et T1_B (figure 6.19).

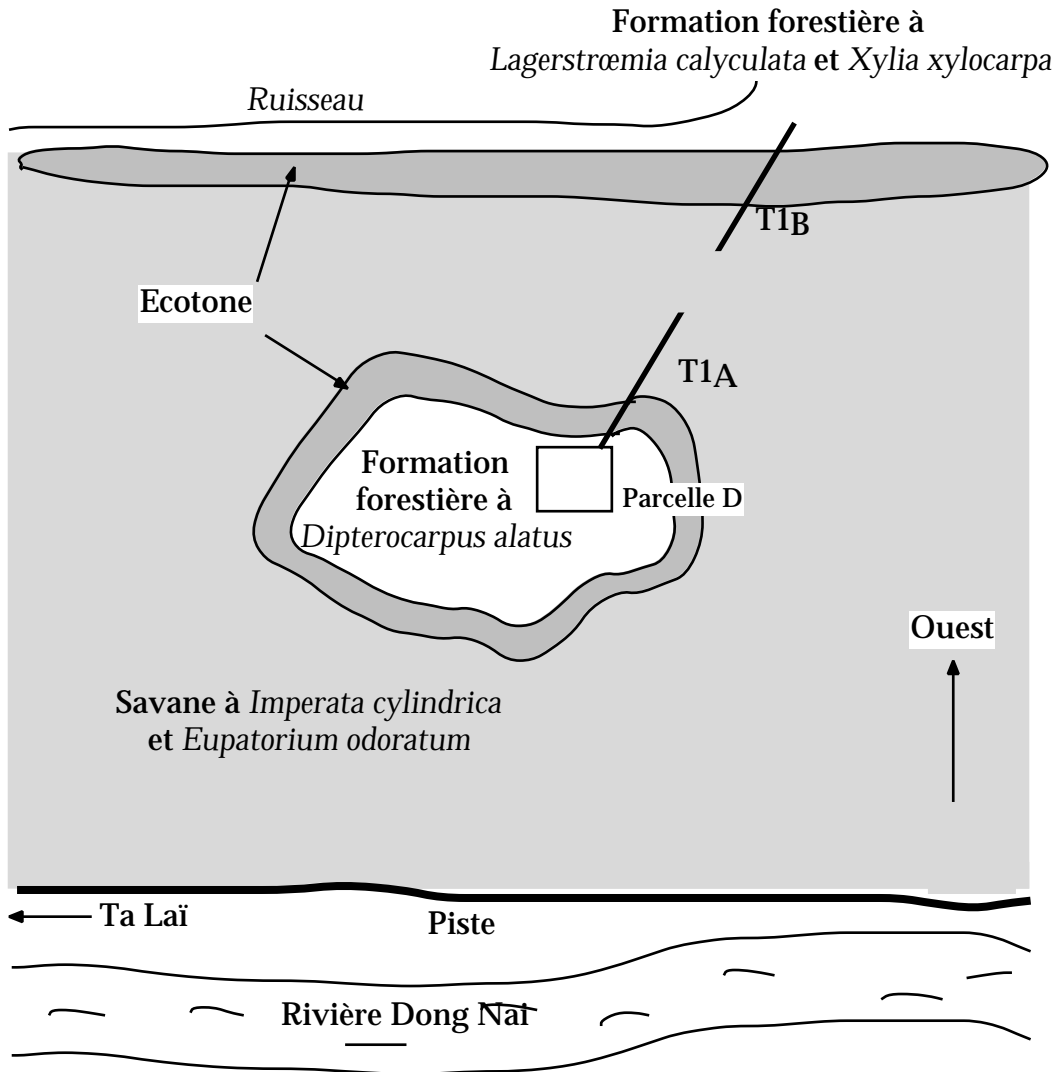


Figure 6.38 : Carte schématique localisant la parcelle D et les transects T1_A et T1_B.

6.5.2.2.1 Le transect T1_A

Les compositions floristiques des arbres adultes et de la régénération naturelle de la parcelle D ont été décrites précédemment. C'est une zone dominée par *D. alatus* mais cette espèce se régénère faiblement sur la parcelle.

La partie forestière du transect T1_A s'étend sur 15 mètres et l'écotone de 15 à 105 mètres. La largeur est comme pour le transect précédent de 10 mètres.

Dans la partie forestière du transect, on retrouve 4 arbres adultes appartenant à *D. alatus* (diamètre de 21; 38,2; 40,1 et 88,2 cm) et 1 arbre de *Lophopetalum wightianum* (diamètre 32,4 cm). Cette espèce est également présente dans l'écotone (tableau 6.14).

Tableau 6.25 : Espèces G1 et G2 d'arbres adultes présents dans la partie forestière et dans l'écotone du transect T1_A. Le nombre d'arbres est indiqué entre parenthèses s'il est supérieur à 1.

	Forêt	Ecotone
Espèces G1	<i>Dipterocarpus alatus</i> (4) <i>Lophopetalum wightianum</i>	<i>Lophopetalum wightianum</i>
Espèces G2	HCT211 <i>Syzygium</i>	HCT211 <i>Syzygium</i>

Une AFC a été réalisée puis une ordination réciproque des espèces en régénération et des quadrats sur l'axe 1 (figure 6.20).

Les quadrats forment des groupes distincts selon qu'ils appartiennent à la forêt ou à l'écotone. D'après nos relevés, le quadrat « 20 » appartient à l'écotone. Dans l'analyse il apparaît dans le groupe des quadrats de la forêt car il a en commun avec le quadrat « 15 » une espèce G2, *Aporosa yunnanensis*. *Lagerstrœmia calyculata* n'est recensée que sur ce quadrat.

Ces deux espèces ainsi que *Lophopetalum wightianum* sont les seules espèces trouvées dans la forêt. Cette dernière espèce avec 46 jeunes se régénère abondamment. Sur la parcelle D seulement 2 jeunes arbres de cette espèce ont été recensés. De même *Lagerstrœmia calyculata* était absente des relevés de la parcelle D. La partie forestière du transect ne semble donc pas comparable à la forêt de la parcelle D. Elle présente des conditions intermédiaires entre celles de la parcelle D et de l'écotone.

Trois espèces dont *Hopea odorata* sont présentes à la fois dans la partie forestière et dans l'écotone. Mais les densités sont faibles.

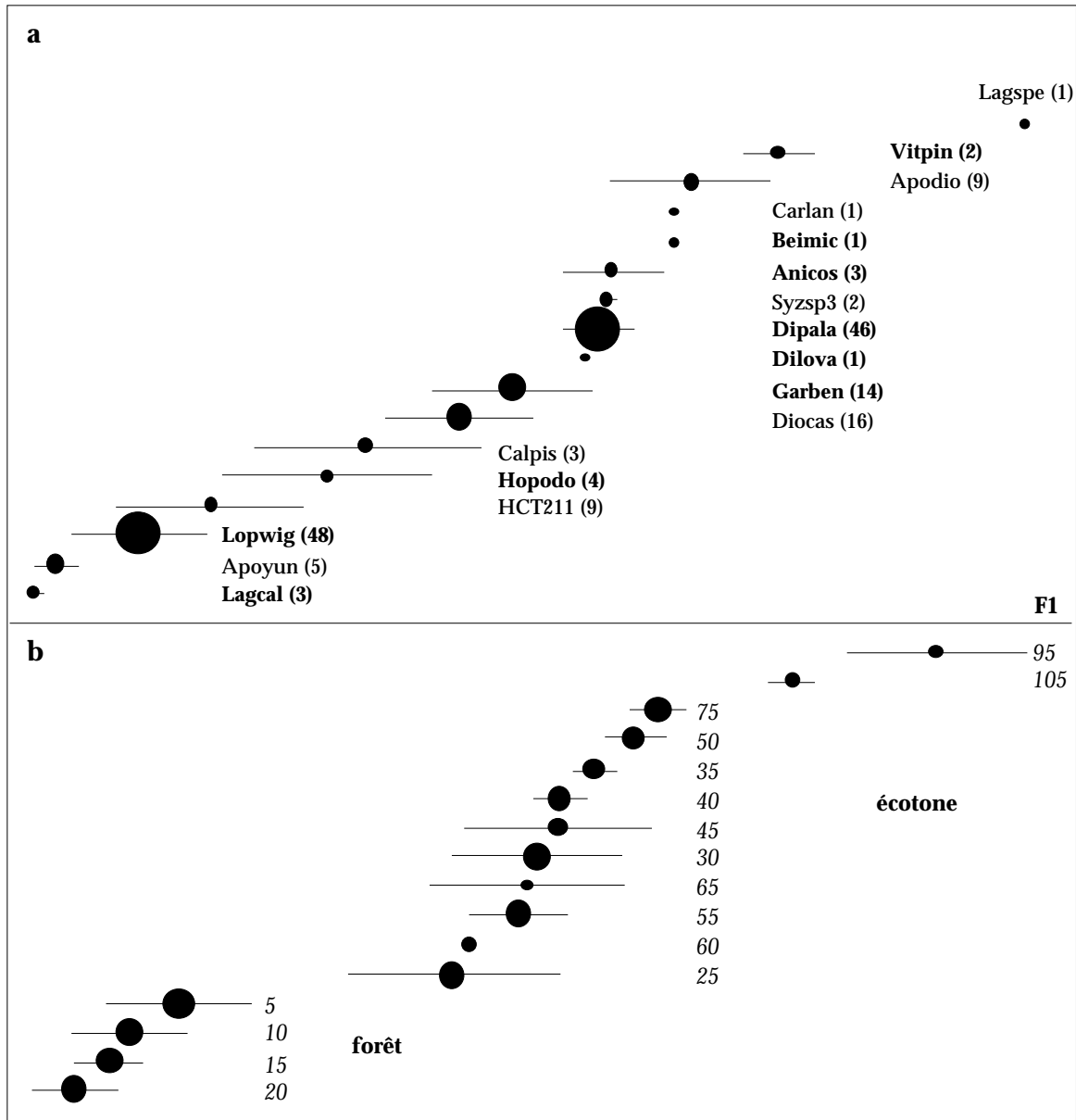


Figure 6.39 : Ordination réciproque des espèces G1 (en gras) et G2 en régénération (a) et des quadrats (b) du transect T1_A. L'axe 1 dégage 22,3% de l'inertie totale. Les espèces sont repérées par leurs codes présentés en annexe 6.5. L'effectif de chaque espèce est entre parenthèses. Chaque quadrat couvre une distance de 5 mètres, il est repéré par la limite supérieure (distance à l'origine du transect).

Parmi les espèces se régénérant dans l'écotone, certaines sont abondantes comme *Dipterocarpus alatus* et *Garcinia benthami* associées à l'espèce de sous-bois *Diospyros castaneata*.

La régénération de *Dipterocarpus alatus*, avec 46 individus, est nettement favorisée dans l'écotone alors qu'elle est faible sur la parcelle D. Pour cette espèce, seules les tiges de plus de 2 mètres de hauteur ont été sélectionnées dans l'analyse. La régénération de cette espèce forme un véritable tapis de plantules au sol dans la zone forestière du transect (figure 6.21). Les mêmes densités avaient été notées sur la parcelle D. Mais ces plantules meurent rapidement et n'atteignent jamais une hauteur de deux mètres ou plus. Leur survie n'est possible que dans la zone de l'écotone où elles trouvent de meilleures conditions

pour se développer. Ces conditions sont certainement liées à l'hydromorphie du sol et à la lumière, le transect pouvant être considéré comme un gradient pour ces deux facteurs.

L'absence de tiges d'une hauteur supérieure à deux mètres dans la forêt semble indiquer une disparition progressive de la forêt. Si elle colonisait l'écotone puis la savane, des tiges de plus de deux mètres de *Dipterocarpus alatus* devraient être présentes en amont.

Parmi les espèces G1, certaines peu abondantes ont déjà été rencontrées en régénération sur d'autres parcelles comme *G. benthami* (A et B), *Beilschmiedia micranthopsis* (E), *Vitex pinnata* (B et E).

Deux espèces, *Vitex pinnata* et *Lagerstrœmia speciosa* sont présentes dans les quadrats situés à 95 et 105 mètres de la forêt. Elles sont associées à *Colona auriculata*, espèce G3, très abondante dans les quadrats de l'écotone (178 individus) comme sur la parcelle D. Chaque souche de *Colona auriculata* est formée d'une dizaine de tiges ne dépassant pas 5 à 6 mètres de hauteur. Les herbacées ne peuvent pas se développer sous les souches de *Colona*.

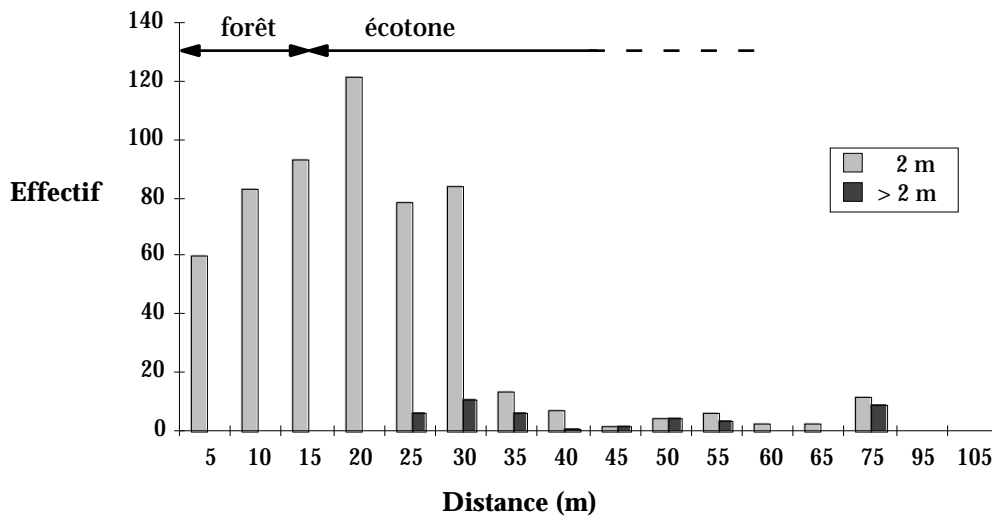


Figure 6.40: Effectif de la régénération de *Dipterocarpus alatus* en distinguant les tiges 2 mètres et celles > 2 mètres dans les différentes classes de distance (0 : origine du transect).

6.5.2.2.2 Le transect T1_B

Le transect T1_B débute dans la formation forestière de 0 à 15 mètres puis se prolonge dans l'écotone de 15 à 85 mètres.

Comme sur la parcelle A, *L. calyculata* est une espèce très dominante dans la partie forestière (tableau 6.15). Cette espèce possède, d'après nos observations et les relevés, des diamètres moyens excédant rarement 100 cm. Les diamètres atteints sont de 40,4, 81,8 et 117,8 cm. Ceux de *L. calyculata* dans l'écotone sont de 30,9 et 40,1. Une seule autre espèce G1 est recensée dans l'écotone. Il s'agit de *Dillenia ovata* (diamètre de 36 cm). C'est donc une formation secondaire.

Tableau 6.26 : Espèces G1 et G2 d'arbres adultes présents dans la partie forestière et dans l'écotone du transect T1_B. Le nombre d'arbres est indiqué entre parenthèses s'il est supérieur à 1.

	Forêt	Ecotone
Espèces G1	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> (3)	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> (2) <i>Dillenia ovata</i>
Espèces G2	<i>Phoebe pallida</i>	

Comme précédemment, une AFC est réalisée puis une ordination réciproque (figure 6.22). L'axe F1 ordonne les quadrats depuis la formation forestière jusqu'aux quadrats les plus proches de la savane. Cependant il n'y a pas de zones floristiquement homogènes mais un changement progressif de la composition floristique.

Les espèces se régénérant dans la partie forestière du transect sont peu abondantes. On note la présence de *Polyalthia luensis* et de *Markhamia stipulata* déjà rencontrée sur la parcelle A. Parmi les autres espèces, *Grewia paniculata* et *Aporusa dioica*, espèces de sous-bois sont les plus abondantes.

La régénération de *L. calyculata* est limitée à l'écotone, ce qui confirme donc les résultats précédents. On note aussi dans l'écotone la régénération de *Xylia xylocarpa*, espèce de la canopée avec 2 jeunes arbres (diamètre de 15,9 et 18,5) et deux tiges (diamètre < 10 cm).

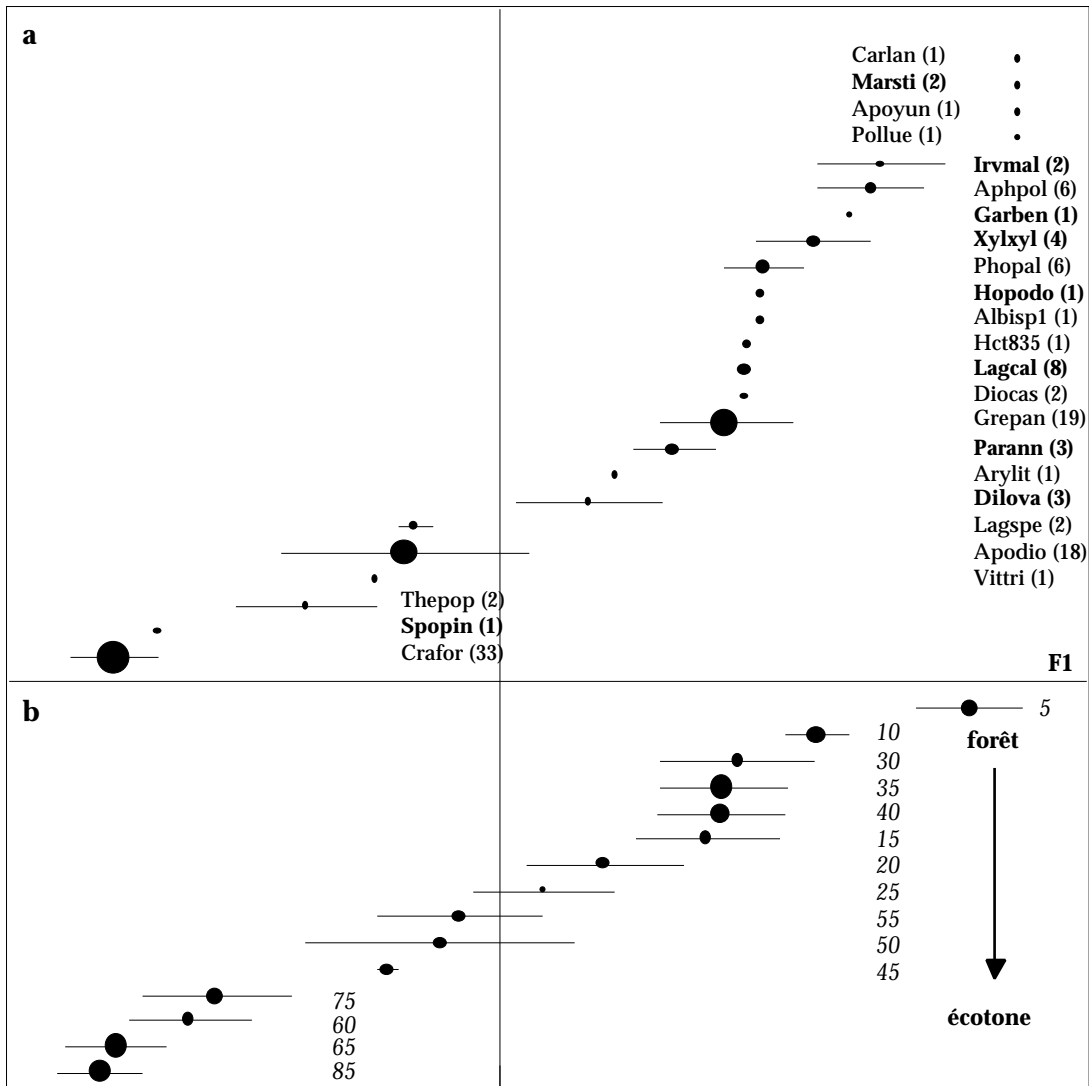


Figure 6.41 : Ordination réciproque sur l'axe F1 des espèces G1 (en gras) et G2 en régénération (a) et des quadrats (b) du transect T1_B. L'axe 1 dégage 19,7% de l'inertie totale. Les espèces sont repérées par leurs codes présentés en annexe 6.6. L'effectif de chaque espèce est entre parenthèses. Chaque quadrat couvre une distance de 5 mètres, il est repéré par la limite supérieure (distance à l'origine du transect).

Le front pionnier est constitué essentiellement de *Cratoxylon formosum*. Seuls 7 souches de *Colona auriculata* ont été recensées sur ce transect alors que cette espèce était très abondante sur le transect T1_A.

6.5.3 Synthèse des résultats

Les espèces héliophiles ou semi-tolérantes dépendent d'ouvertures pour assurer leur régénération. L'étude des compositions floristiques des espèces en régénération dans une jeune formation secondaire (transect 3) ou dans les zones de transition savane/forêt (transects 1 et 2) permet d'affiner la connaissance du tempérament des principales espèces et de confirmer le regroupement selon les trois tempéraments.

L'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Lagerstrœmia calyculata*. Abondante sur le transect 3, cette espèce se régénère également sur les autres transects, le plus souvent dans l'écotone. La régénération de cette espèce est donc très dépendante de la lumière, ce qui confirme le tempérament semi-tolérant de cette espèce. Elle semble particulièrement bien adaptée pour coloniser des ouvertures. Ses petites graines ailées, produites en grande quantité, peuvent être dispersées sur de longues distances par le vent. Elle est également capable de supporter des sols différents d'origine basaltique (transect 3), alluvionnaire (transect 2) ou schisteux (transect 1).

La régénération de *Dipterocarpus alatus* est également très abondante dans l'écotone sur le transect 1_A alors qu'elle était médiocre sur la parcelle D. Sa régénération est aussi observée sur le transect 2. Comme *L. calyculata*, cette espèce a besoin de lumière pour les stades jeunes et son tempérament semi-tolérant est confirmé.

Les autres espèces G1 en régénération sur les transects savane/forêt sont rares et peu abondantes, exceptée *Lophopetalum wightianum* sur le transect T1_A. Plusieurs espèces sont néanmoins rencontrées sur les trois transects comme *Dillenia ovata* et *Hopea odorata*, ou sur deux transects comme *Irvingia malayana* (T2, T1_B), *Garcinia benthami* (T1_A et T1_B) et *Vitex pinnata* (T2 et T1_A). Cette dernière espèce est la seule espèce G1 de tempérament tolérant qui apparaisse dans les écotones étudiés (tableau 6.7). Le tempérament des autres espèces n'avait pas été défini car elles étaient absentes des parcelles ou rares. Ces espèces seraient donc plutôt héliophiles ou semi-tolérantes pour l'espèce *Garcinia benthami* dont la régénération est présente en faible quantité sur les parcelles A, B et D.

CHAPITRE 7

Synthèse et discussion générale

7.1 Mise en évidence d'une mosaïque forestière et discussion du protocole d'échantillonnage

Le Parc National de Cat Tien peut être considéré comme une mosaïque forestière. Les formations de plaine du parc, décrites par chacune des parcelles, se situent à différents stades de développement. Elles se distinguent par leurs paramètres de structure et leurs compositions floristiques. Ces aspects ont été présentés dans le chapitre 5. Nous confirmons ainsi les interprétations d'images satellites de De Cauwer & De Wulf (1994). Le parc apparaît comme un mélange complexe de formations forestières dont seules les plus caractéristiques ont été décrites dans cette étude. Les formations matures ou proches de ce stade comme celles décrites sur les parcelles B et E semblent cependant moins fréquentes, d'après nos observations, que les formations secondaires.

Les forêts les plus dégradées apparaissent le long de la rivière Dong Nai et composent toute la bordure ouest du parc. Quelques descriptions floristiques de ces formations sont fournies par Vandekerkhove *et al.* (1993). Il faut pénétrer à l'intérieur du parc pour trouver des formations forestières moins dégradées. C'est alors un mélange de vieilles formations secondaires et de formations matures. Il est difficile dans un premier temps de distinguer l'état des forêts. La classification des forêts (tableau 2.1) proposées par Clark (1996) est peu satisfaisante pour établir une typologie fine des formations. Il faut alors s'intéresser aux tempéraments des principales espèces en étudiant les distributions diamétriques et la régénération naturelle. Les formations matures ou proches de stades matures se distinguent alors des formations secondaires par un ensemble d'espèces d'arbres adultes capables de se régénérer dans la formation.

Or la diversité spécifique des formations est pour la plupart d'entre elles élevée. Les espèces sont donc représentées par un faible nombre d'arbres. En outre, la régénération naturelle des principales espèces G1 est peu abondante. Pour obtenir suffisamment d'informations pour les principales espèces, il faut donc travailler sur des parcelles de grande surface.

Nous avons donc choisi une surface d'échantillonnage de 1 hectare limitant ainsi à 5 le nombre de parcelles. Nous obtenons des descriptions relativement précises de chacune des formations. Le choix de cette surface apparaît *a posteriori* justifié car les compositions floristiques des parcelles ne se distinguent pas simplement par la présence/absence des espèces mais aussi par un assemblage particulier de ces espèces.

Cela a permis d'obtenir des paramètres descriptifs de ces formations. Les données recueillies sur les parcelles B et E, formations matures, peuvent être comparées avec des données recueillies dans la littérature pour des forêts naturelles d'Asie (tableau 7.1).

Les valeurs de surface terrière de ces deux parcelles sont très proches de celles obtenues pour les autres forêts. Elles varient entre 25,2 m².ha⁻¹ à Pasoh (Malaisie) et 39,7 m².ha⁻¹ à Uppangala en Inde. La plus forte valeur de 57 m².ha⁻¹

est obtenue par Proctor *et al.* (1983). La densité d'arbres est par contre plus variable selon les zones et celle observée pour la parcelle B est une des plus faibles.

Tableau 7.27 : Comparaison de la densité et de la surface terrière ($m^2 \cdot ha^{-1}$) pour différentes forêts naturelles d'Asie.

Zones d'étude	Circonférence minimum (cm)	Densité moyenne (ha^{-1})	Surface terrière moyenne ($m^2 \cdot ha^{-1}$)	Sources
Uppangala, Inde*	30	625	39,7	Pascal & Péliissier 1995
Danum Valley, Sabah*	30	470	26,6	Newbery <i>et al.</i> 1992
Pasoh, Malaisie	31,4	530	25,2	Kochumen <i>et al.</i> 1990 Manokaran & Lafrankie 1990
Sungei-Menyala, Malaisie	31,4	493	32,4	Manokaran & Kochumen 1987
Mulu, Sarawak	31,4	739	57,0	Proctor <i>et al.</i> 1983
Cat Tien, Viêt-nam Parcelle E	31,4	469	31,3	
Parcelle B	31,4	389	31,7	
Xishuangbanna, Chine	31,4	386	30	Cao <i>et al.</i> 1996

Sur les parcelles B et E, les familles avec le plus grand nombre d'espèces émergentes et de la canopée sont les Anacardiaceae (5 espèces), les Dipterocarpaceae (4) et les Fabaceae (4). En Malaisie, la famille des Dipterocarpaceae est très dominante. A Pasoh sur une parcelle de 50 hectares, 30 espèces sont répertoriées (Appanah & Weinland 1993). Au sud-ouest de la Chine, les relevés de Cao *et al.* (1996) sur une parcelle de 1 hectare indiquent l'absence de cette famille.

Comme cela a été mentionné dans le chapitre 4, le choix du protocole fut établi sur la base d'un compromis entre la surface et le nombre d'unités d'échantillonnage. Une surface d'échantillonnage élevée améliore la description d'une formation mais limite le nombre de formations décrites et par conséquent limite la compréhension des processus dynamiques qui sont deux des objectifs de notre étude. En revanche, ce protocole est mal adapté à l'étude des successions forestières qui nécessitent un plus grand nombre de points d'échantillonnage. Les tendances successioneelles sur sols basaltiques sont donc mises en évidence à partir de 4 points d'échantillonnage seulement. Ces tendances successioneelles devront être confirmées par la suite.

L'échantillonnage systématique a mis en évidence une très faible proportion d'espèces émergentes et de la canopée dans la régénération naturelle. Dans notre protocole, la limite inférieure de la régénération naturelle a été fixée à 2 mètres de hauteur pour éviter de comptabiliser toutes les espèces de sous-bois qui ne dépassent pas quelques mètres de hauteur. Au début de l'étude, très peu d'espèces étaient connues. Il a donc fallu comptabiliser l'ensemble des tiges. Pour avoir une meilleure représentation des espèces G1, il faudrait modifier le protocole soit en fixant une nouvelle limite permettant ainsi d'augmenter la surface échantillonnée soit en ne s'intéressant qu'aux espèces G1, ce qui implique d'avoir une bonne connaissance de la flore locale.

7.2 Essai de regroupement des espèces

Cette partie est une synthèse des résultats et des connaissances acquises sur le rôle des principales espèces dans la dynamique forestière. Dans notre étude, le tempérament est défini à partir de la présence des espèces en régénération naturelle sur chacune des parcelles et dans les zones plus dégradées.

Les espèces dont la régénération est absente du sous-bois sont considérées comme des espèces héliophiles. Elles s'opposent aux espèces « tolérantes », capables de supporter l'ombre pendant les stades jeunes. Les espèces semi-tolérantes ont un comportement intermédiaire.

Cette classification sépare les tempéraments les plus caractéristiques parmi un pool d'espèces s'ordonnant depuis les espèces purement héliophiles jusqu'aux espèces sciaphiles comme certaines espèces de sous-bois qui, de la graine à l'arbre adulte, se développent à l'ombre des arbres de la canopée.

La relation entre le tempérament de l'espèce et le type de formation occupé par les adultes permet alors de regrouper les espèces selon leur rôle dans la dynamique forestière. Les trois grands groupes reconnus d'espèces sont les espèces pionnières, les espèces pionnières à vie longue et les espèces structurantes (Budowski 1965, Alexandre 1989). Ces dernières regroupent des espèces tolérant l'ombre donc capables de se régénérer en sous-bois. Ce sont des espèces typiques des cortèges floristiques des formations matures. Les espèces pionnières à vie longue, si elles peuvent persister dans des formations matures, sont en général absentes en régénération. Elles peuvent atteindre des diamètres élevés (supérieur à 50 cm) ce qui constitue un des critères distinctifs d'avec les espèces pionnières.

Ce regroupement se limite principalement aux espèces émergentes et de la canopée. La synthèse des résultats est présentée dans le tableau 7.2. Les espèces du sous-bois forment un groupe à part et quelques espèces caractéristiques de cet ensemble sont présentées.

7.2.1 Les espèces pionnières

Deux espèces présentent les caractères typiques d'espèces pionnières tels que de larges feuilles, un bois tendre, de longs entre-nœuds conséquence d'une croissance rapide, des floraisons régulières, etc. Ces espèces sont reconnaissables sans trop de difficultés sur le terrain. Il s'agit de *Pterospermum diversifolium* et d'*Hibiscus macrophyllus*. La première est présente dans les 4 formations à sols basaltiques alors qu'*Hibiscus macrophyllus* n'apparaît que sur la parcelle C. Des jeunes arbres de ces espèces sont présents et sont donc classés parmi la régénération naturelle. Les diamètres maximum de ces espèces dépassent rarement 50 cm. Le diamètre limite pour ces espèces est donc certainement inférieur à 20 cm. Leur présence dans des formations matures dépend de l'existence d'une trouée. Elles participent à la dynamique interne de reconstitution de la canopée. Ces espèces semblent avoir la capacité de se régénérer dans des trouées de petites surfaces. Elles sont absentes des relevés de transects. Toutefois nous avons souvent observé ces espèces dans les zones dégradées du parc, aux abords des pistes forestières sur des sols basaltiques.

Sur les sols d'origine alluvionnaire et schisteuse, les espèces pionnières colonisant les zones dégradées sont *Irvingia malayana* et *Dillenia ovata*, de

tempérament héliophile. Elles sont présentes en régénération sur les transects 1 et 2.

7.2.2 Les espèces pionnières à vie longue

Ces espèces peuvent avoir un tempérament héliophile ou semi-tolérant. Leur régénération est inexistante ou très faible dans le sous-bois. Ces espèces nécessitent de grandes ouvertures pour se régénérer. Leur régénération est plus abondante dans les écotones (transition savane/forêt) et sur le transect 3. C'est le cas notamment de *Lagerstrœmia calyculata*, espèce typique du parc. A la différence des deux espèces précédentes, elles sont toutes présentes dans les formations matures. Elles persistent dans ces formations grâce à une durée de vie élevée et atteignent de très gros diamètres. C'est un trait de caractère typique de ces espèces qui les distingue du groupe précédent. En Côte d'Ivoire, Alexandre (1989) regroupe ces espèces sous le terme de géantes anémochores. Ce terme peut s'appliquer à ces espèces pionnières à vie longue exceptée pour *Afzelia xylocarpa* à dispersion barochore et qui n'est pas une espèce émergente.

La plupart des espèces typiques du parc appartiennent à ce groupe. Ces espèces sont fréquentes sur la parcelle A. Une présentation est proposée pour trois espèces principales. Elle met en évidence l'hétérogénéité des comportements à l'intérieur de ce même groupe.

Afzelia xylocarpa

Cette espèce est présente sur les quatre parcelles à sols basaltiques. La régénération de cette espèce est inexistante sur ces quatre parcelles et une seule tige a été observée sur le transect 3. C'est une espèce typiquement héliophile. Ce tempérament est confirmé par son architecture très caractéristique. Le tronc se divise très rapidement donnant naissance à de puissantes branches. La première fourche est en général à une dizaine de mètres de hauteur et le port de cette espèce est donc très étalé. Cette architecture est typique des arbres se développant en pleine lumière.

Cette espèce peut atteindre des diamètres élevés, souvent supérieurs à 1 mètre. Plusieurs arbres de plus de deux mètres de diamètre ont été observés dans le parc. Ces arbres, à croissance lente et au bois très dense, sont certainement pluricentenaires. La présence de cette espèce pourrait être le témoin d'anciennes dégradations.

Pendant les deux années d'étude, des fructifications régulières ont été observées. Les graines de cette espèce sont contenues dans une large gousse plate pouvant atteindre une vingtaine de centimètres. Elles ont une forme ovoïde et mesurent environ deux centimètres. A maturité, les gousses s'ouvrent pour laisser tomber les graines au sol. C'est une dispersion de type barochore qui limite la dispersion à de très faibles distances. Les graines aux téguments extrêmement durs peuvent rester au sol sans germer pendant plusieurs mois.

Lagerstræmia calyculata

C'est l'espèce la plus fréquemment rencontrée dans le parc. Elle est toutefois exclue des sols schisteux très hydromorphes (parcelle D) mais réapparaît sur des sols moins humides et dans des habitats plus lumineux (transect 1_A et 1_B). Sa régénération est très abondante dans les recrûs forestiers (transect 3) et les écotones. Cette espèce envahit les zones dégradées où elle est associée aux espèces pionnières. En zone forestière, sa régénération est très faible par rapport au nombre de semenciers potentiels. Son tempérament est donc de type semi-tolérant. D'après nos observations, cette espèce fleurit annuellement et fructifie abondamment. C'est une espèce anémochore et les graines de petite taille (environ 5 mm) peuvent être dispersées sur de longues distances. Elles forment au sol un tapis de graines.

Cette espèce, même si elle peut persister dans les formations matures, est tout à fait caractéristique de forêts secondaires où elle peut former des « forêts pures à *Lagerstræmia* » selon le terme employé par Rollet (1960). Ce sont des formations de transition qui se seraient développées suite à l'abandon de zones d'agriculture sur brûlis.

Dipterocarpus alatus

Comme l'espèce précédente, *Dipterocarpus alatus* peut former des peuplements presque purs comme celui de la parcelle D. Sa répartition est limitée aux sols schisteux hydromorphes mais quelques arbres isolés sont également présents dans les formations forestières sur basaltes à sols profonds (parcelle E). Les jeunes se régénèrent dans l'écotone (transect 1_A) où les conditions sont plus favorables que dans la parcelle D. Son tempérament est donc également de type semi-tolérant. Cette espèce est, comme la plupart des Dipterocarpaceae, anémochore mais les dimensions des graines sont plus grosses que celles de *L. calyculata* (longueur d'environ 2 cm). Elles possèdent deux grandes ailes qui augmentent les distances de dispersion.

7.2.3 Les espèces structurantes

Ces espèces se régénèrent toutes dans le sous-bois avec des densités qui peuvent toutefois varier.

Elles forment les cortèges floristiques des formations matures (parcelles B et E) et peuvent être également présentes dans les formations secondaires au stade adultes mais surtout en régénération comme *Dalbergia mammosa* (parcelle A) ou l'espèce non déterminée HCT 822 (parcelle C). La régénération de ces espèces n'est pas observée dans les écotones sauf pour *Vitex pinnata*. La régénération de *Sindora siamensis* et de *Lagerstrœmia ovalifolia* est notée sur le transect 3.

L'anémochorie est comme pour les espèces pionnières à vie longue, le principal type de dispersion. La zoochorie apparaît avec *Disoxylum loureirii* et *Mangifera foetida*. Mais ce type de dispersion n'est pas dominant. La zoochorie est beaucoup plus fréquente dans les forêts tropicales humides d'Amérique Centrale. En Guyane, 83,4% des espèces d'arbres sont zoochores sur la piste Saint-Elie (Sabatier 1983).

7.2.4 Les espèces du sous-bois

Les espèces G2 ont pour la plupart un tempérament sciaphile avec un cycle se déroulant en permanence dans le sous-bois.

Pour les espèces G1, l'examen des distributions diamétriques couplé à l'étude de la régénération naturelle permet d'associer les espèces à une formation secondaire ou mature. Cette analyse ne peut pas être utilisée pour les espèces du sous-bois car elles atteignent de faibles diamètres et se régénèrent toutes pour les plus abondantes d'entre elles en sous-bois. En outre, la richesse floristique du sous-bois est élevée et les effectifs faibles pour la plupart d'entre elles. Il est donc difficile de relier la présence d'une espèce à un stade de développement d'une formation. Toutefois certaines espèces montrent des tendances particulières et l'abondance relative dans chacune des parcelles permet de distinguer les espèces suivantes :

- *Ochrocarpus siamensis* ne parvient pas à se régénérer en sous-bois et présente donc un tempérament de type héliophile. Même si elle est présente sur trois parcelles, elle est caractéristique de la parcelle A, associée à *Lagerstrœmia calyculata*.
- *Alphonsea philastreana* est présente sur les 4 formations à sols basaltiques et se régénère. Elle ne montre pas de préférences particulières.
- *Diospyros longibracteata* et *Cleistanthus sumatranus* sont très abondantes dans les formations matures même si la première est également présente sur la parcelle A.

Tableau 7.28 : Regroupement des principales espèces G1 et G2 selon leurs capacités de régénération. 0 : pas observée, (+) : rare, + : < 5 tiges, ++ : 5 tiges.

Espèces	Dispersion	Décidu/ Sempervirent	Régénération en sous-bois	Régénération écotones ou transect 3	Formations forestières Secondaires (S) Matures (M)	Tempérament
ESPECES G1						
<i>Hibiscus macrophyllus</i>	?	S	(+)		S	héliophile
<i>Pterospermum diversifolium</i>	anémochoire	S	+		SM	semi-tolérante
<i>Iringia malayana</i>	zoochoire	S	0	+	S	héliophile
<i>Dillenia ovata</i>	zoochoire	S	0	+	absent	héliophile
<i>Haldina cordifolia</i>	anémochoire	D	0		S	héliophile
<i>Azelia xylocarpa</i>	barochore	D	0	(+)	SM	héliophile
<i>Bursera serrata</i>	zoochoire	S	0		SM	héliophile
<i>Beilschmiedia micranthopsis</i>	zoochoire	S	0	(+)	M	héliophile
<i>Hopea odorata</i>	anémochoire	S	0	+	M	héliophile
<i>Tetrameles nudiflora</i>	anémochoire	D	(+)	(+)	S	héliophile
<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	anémochoire	D	(+)	++	SM	semi-tolérante
<i>Dipterocarpus alatus</i>	anémochoire	S	(+)	++	SM	semi-tolérante
<i>Lophopetalum wightianum</i>	anémochoire	S	(+)	++	S	semi-tolérante
<i>Anogeissus acuminata</i>	anémochoire	D	(+)		M	semi-tolérante
<i>Sindora siamensis</i>	anémochoire	D	(+)	(+)	M	tolérante
<i>Disoxylum loureiri</i>	zoochoire	S	+		M	tolérante
<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i>	anémochoire	D	++	(+)	SM	tolérante
<i>Dalbergia mammosa</i>	anémochoire	D	++		SM	tolérante
<i>Vitex pinnata</i>	anémochoire	D	++	(+)	M	tolérante
<i>Terminalia calamansanai</i>	anémochoire	S	++		M	tolérante
<i>Vatica odorata</i>	anémochoire	S	++		M	tolérante
<i>Dipterocarpus turbinatus</i>	anémochoire	S	++		M	tolérante
<i>Mangifera foetida</i>	zoochoire	S	++		M	tolérante
<i>Terminalia corticosa</i>	anémochoire	S	++		M	tolérante
HCT822	?	S	++		SM	tolérante
<i>Crypteronia paniculata</i>	anémochoire	S	++		SM?	tolérante
ESPECES G2						
<i>Ochrocarpus siamensis</i>	zoochoire	S	0		S	héliophile
<i>Alphonsea philastreana</i>	zoochoire	S	++		SM	sciaphile
<i>Diospyros longibracteata</i>	?	S	++		SM	sciaphile
<i>Cleistanthus sumatranus</i>	?	S	++		M	sciaphile

7.3 Bilan des connaissances acquises sur la dynamique floristique des formations forestières de Cat Tien

Une synthèse des deux tendances successionales décrites dans le chapitre 6 peut être présentée en insistant sur le rôle des principales espèces et leur appartenance à l'un des trois groupes définis précédemment.

La dynamique forestière sur sols basaltiques peu profonds : les formations semi-décidues

La parcelle A est une forêt secondaire dominée par des espèces pionnières à vie longue comme *Lagerstrœmia calyculata*, *Azelia xylocarpa*, *Bursera serrata*, *Tetrameles nudiflora* et *Haldina cordifolia*. La répartition diamétrique de l'ensemble des arbres de plus de 10 cm de diamètre est très fortement influencée par celle de *L. calyculata*, qui domine les classes de diamètres moyens. La surface terrière sur cette parcelle est donc très élevée. L'ensemble de ces espèces est exclu des plus petites classes de diamètre. C'est une formation secondaire âgée.

La régénération de ces espèces est inexistante ou très faible comme pour *L. calyculata* sur la parcelle. Elle ne peuvent se régénérer sous leurs propres congénères. Ces résultats confirment donc les observations de Rollet (1960). Pour cet auteur, les futaies pures à *Lagerstrœmia* se développent suite à des perturbations de l'habitat de type agriculture sur brûlis. Ce sont des formations de transition. Elles ne peuvent constituer les forêts primaires du parc comme l'affirme Trung (1966).

Cette association d'espèces devrait progressivement disparaître dans le futur en faveur des espèces présentes dans les petites classes de diamètre ou apparaissant dans la régénération naturelle. Ces espèces ne sont pas légion et se limitent à un petit groupe dont les arbres adultes sont présents sur la parcelle B. Sur sols peu profonds, les formations très dominées par *L. calyculata* évolueraient donc floristiquement vers des formations semi-décidues. Avec la maturité, les formations évoluent vers une dominance des espèces forestières avec une disparition progressive des espèces pionnières à vie longue pouvant se maintenir néanmoins à la faveur de gros chablis. Nous avons observé en effet, dans ces formations où le sol est peu profond, de fréquentes chutes d'arbres pouvant ainsi créer des conditions favorables au maintien d'espèces pionnières et pionnières à vie longue. Cette fréquence plus élevée, qui reste à confirmer, s'expliquerait par l'enracinement superficiel des arbres.

Il faudrait alors définir plus finement le tempérament des espèces pionnières à vie longue et leurs capacités à se régénérer dans des chablis de tailles variables pour connaître les espèces capables de se maintenir dans des formations plus âgées.

La dynamique forestière sur sols basaltiques profonds : les formations sempervirentes

Même s'il existe une base floristique commune à l'ensemble des parcelles, nos résultats révèlent l'existence d'une seconde tendance floristique. Lorsque les sols sont plus profonds (en moyenne à 1 mètre), les espèces sempervirentes représentent près de 90% des espèces d'arbres de plus de 10 cm de diamètre et environ 50% des espèces d'arbres adultes émergents et de la canopée. Ces formations sont plus riches et plus diversifiées lorsque l'on considère les arbres de plus de 10 cm de diamètre.

La formation forestière de la parcelle C est une forêt secondaire et présente comme la parcelle A une très forte surface terrière. Elle est dominée également par *L. calyculata*. Cependant les arbres de cette espèce pionnière à vie longue atteignent des diamètres supérieurs à ceux observés sur la parcelle A. Cette espèce est absente des classes de petits et moyens diamètres et rare en régénération. Ces gros arbres émergent d'un ensemble très dense de jeunes arbres dont certaines espèces sont retrouvées sur la parcelle E. Outre les similitudes floristiques, la parcelle C partage avec la parcelle E un ensemble de caractéristiques communes. Cette dernière formation est une forêt mature ou proche d'un stade mature. Sa composition floristique regroupe des espèces structurantes capables de se régénérer dans la formation comme *Dipterocarpus turbinatus*, *Vitex pinnata*, *Terminalia corticosa* et *Mangifera foetida*. Les espèces pionnières à longue vie comme *Lagerstrœmia calyculata*, *Azelia xylocarpa* et *Dipterocarpus alatus* sont représentées par un petit nombre d'arbres de gros diamètres.

7.4 Perspectives

En Asie du Sud-Est, les forêts secondaires occupent une place majeure. La description des différents types (Young & Herwitz 1995 dans la province du Yunnan) et la compréhension de la dynamique successionnelle de ces formations sont des domaines d'étude importants (Sim *et al.* 1992 à Singapour, Zhuang & Corlett 1997 à Hong Kong, Riswan & Abdulhadi 1992 en Indonésie). L'étude des forêts secondaires permet de comprendre leur évolution floristique et de mettre en évidence les espèces ayant un rôle écologique important dans les successions forestières. Ces connaissances du fonctionnement naturel des écosystèmes et de leur reconstitution après dégradations sont essentielles. Elles constituent les bases scientifiques permettant de proposer des méthodes sylvicoles de réhabilitation de zones dégradées. Au Viêt-nam, comme dans la plupart des pays d'Asie du Sud-Est, ces zones couvrent de grandes surfaces.

Cette étude a constitué un travail pionnier pour les forêts du Parc National de Cat Tien et pour les forêts du sud du Viêt-nam. Pendant les vingt dernières années, les activités de recherche forestière ont été très réduites.

Notre travail a permis de définir les principales espèces caractéristiques des formations forestières se développant sur des sols basaltiques et de les classer en

trois groupes écologiques (tableau 7.2). Cette classification est « grossière » et doit être affinée par la suite. Mais les connaissances acquises sont suffisantes pour utiliser ces espèces dans des programmes de plantation et pour proposer quelques règles sylvicoles simples. Ainsi la plantation d'espèces pionnières à longue vie devra impérativement précéder la plantation d'espèces structurantes. A l'ombre des premières, celles-ci pourront se développer alors que l'inverse n'est pas possible. Les caractéristiques pédologiques des zones à réhabiliter orienteront également le choix des espèces à utiliser. Dans les zones dégradées, l'humidité du sol est en général moindre que dans une formation forestière. Ce peut être un facteur limitant car la saison sèche dure quatre mois dans la zone du Parc National de Cat Tien. Dans un premier temps, les espèces d'arbres des parcelles A et B, pour la plupart décidues et adaptées à des sols peu profonds et moins humides pourraient être utilisées en priorité.

Outre ces perspectives sylvicoles, les activités de recherche forestière devraient être poursuivies dans le Parc National de Cat Tien.

Cette étude a nécessité un très important travail de terrain. La mise en place de parcelles d'étude à caractère permanent sur lesquelles les arbres sont marqués, repérés spatialement et déterminés, ainsi que la réalisation d'un herbier constituent une base de travail qui doit favoriser la poursuite des recherches forestières. Cet « outil de recherche » et les connaissances acquises ouvrent de nombreuses perspectives.

Il faudrait définir avec plus de précisions le tempérament et le rôle dans la dynamique forestière des principales espèces mises en évidence dans cette étude. Cela nécessite l'acquisition de données complémentaires sur les arbres adultes (hauteurs des arbres, croissance diamétrique, caractéristiques phénologiques, etc.) comme sur la régénération naturelle à partir de protocoles d'échantillonnage adaptés à l'étude des espèces émergentes et de la canopée.

L'existence des deux tendances successionnelles doit être confirmée par de nouveaux relevés choisis en fonction de la présence des espèces principales. On pourrait alors travailler sur de plus petites surfaces d'échantillonnage permettant ainsi d'augmenter le nombre d'échantillons. Il serait notamment intéressant de retrouver des formations dominées par les espèces sempervirentes avec des espèces présentes sur la parcelle E pour confirmer leur prédominance sur des sols plus profonds et/ou plus humides.

La caractérisation des formations forestières, de leur composition floristique et de leurs paramètres structuraux, doit permettre maintenant de coupler ces informations aux analyses de photos aériennes et d'images satellites afin de réaliser une cartographie de la végétation du parc. C'est une source d'informations et un outil indispensable pour la gestion du parc. Nos résultats montrent ainsi que les formations les plus riches et les plus diversifiées sont les forêts secondaires avec une forte proportion d'espèces sempervirentes (parcelle C). En outre, les données cartographiques permettraient de mieux comprendre les tendances successionnelles car l'évolution floristique des zones

va dépendre de la proximité et de la disponibilité des espèces capables de s'installer.

La typologie des formations pourrait être complétée en travaillant sur les autres parties du parc. La zone d'étude a été limitée à la plaine qui ne couvre qu'un tiers de la surface totale du parc. Il serait donc souhaitable de compléter ces travaux par une étude sur les collines dont le substrat est d'origine schisteuse.

BIBLIOGRAPHIE

- AIDE T.M. , ZIMMERMAN J.K., HERRERA L., ROSARIO M. & SERRANO M. 1995.** Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 77 : 77-86.
- AIDE T.M., ZIMMERMAN J.K., ROSARIO M. & MARCANO H. 1996.** Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28 : 537-548.
- ALEXANDRE D.Y. 1982.** Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* 37 : 579-588.
- ALEXANDRE D.Y. 1989.** Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Stratégies écologiques des arbres de la voûte et potentiels floristiques*. Editions de l'ORSTOM, Paris, 102 p.
- ALVAREZ-BUYLLA E. & MARTINEZ-RAMOS M. 1992.** Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, neotropical pioneer tree - an evaluation on the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80 : 275-290.
- ANH L. V. 1994.** Establishment of ecological models for rehabilitation of degraded baren midland in northern Viêt-nam. *Journal of Tropical Forest Science* 7 : 143-156.
- APPANAH S. 1985.** General flowering in the climax rain forests of South-East Asia. *Journal of Tropical Ecology* 1 : 225-240.
- APPANAH S. & MANAF M.R.A. 1990.** Smaller trees can fruit in logged dipterocarp forests. *Journal of Tropical Forest Science* 3 : 80-87.
- APPANAH S. & WEINLAND G. 1993.** A preliminary analysis of the 50-hectare Pasoh demography plot : I. Dipterocarpaceae. *Research Pamphlet n° 112*. FRIM, Kepong.
- BADINAND V. 1997.** Etude des besoins de la population de la zone tampon de Cat Tien et des moyens d'y subvenir. *Rapport CNEARC, Montpellier, 80 p.*
- BARITEAU M. 1993.** La régénération naturelle avant et après exploitation sur le dispositif d'expérimentation sylvicole de Paracou en Guyane française. Thèse de doctorat, Université Paris 6, Paris, 264 p.
- BAZZAZ F.A. & PICKETT S.T.A. 1980.** Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 : 287-310.
- BEGON M., HARPER J.L. & TOWNSEND C.R. 1986.** *Ecology : individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford, 876 p.
- 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 Nancy 1, Nancy, 254 p.
- BLONDEL J.** 1979. *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris.
- BLONDEL J.** 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- BLONDEL J.** 1995. *Biogéographie : approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 297 p.
- BOFFEY P.M.** 1971. Herbicides in Viêt-nam: AAAS study finds widespread devastation. *Science* 171 : 43-47.
- BOULBET J.** 1960. Description de la végétation en pays Ma'. *Bulletin de la Société d'Etudes Indochinoises*. 35 : 545-574.
- BOULBET J.** 1967. Pays des Maa', domaine des génies. Publications de l'Ecole Française de Moyen-Orient, vol. LXII, Paris, 152 p.
- BOULBET J.** 1972. Dialogues lyriques des Cau Maa'. Publications de l'Ecole Française de Moyen-Orient, vol. LXXXV, Paris, 111 p.
- BROKAW N.L.** 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75 : 9-19.
- BROWN S. & LUGO A.E.** 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6 : 1-32.
- BROWN V.K.** 1992. Plant succession and plant history. *Tree* 7 : 143-144.
- BUDOWSKI G.** 1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* 13 : 42-44.
- BUDOWSKI G.** 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15 : 40-42.
- CAO M., ZHANG J., FENG Z., DENG J. & DENG X.** 1996. Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *Tropical Ecology* 37 : 183-192.
- CHAMPSOLOIX R.** 1955. La forêt des pays montagnards du Sud Viêt-nam et ses produits. *Bois et Forêts des Tropiques* 40 : 3-12.
- CLARK D.B.** 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* 12 : 735-739.
- CLARK D.A. & CLARK D.B.** 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs* 62 : 315-344.
- COINON D.** 1995. Pratiques paysannes des villageois de Ta Lai dans le parc national de Cat Tien. Rapport ENGREF, Nancy, 68 p.

- COLLINS N.M., SAYER J. A. & WHITMORE T. C. (EDS).** 1991. *The conservation atlas of tropical forests, Asia and the Pacific*. MacMillan, London, 256 p.
- CONNELL J.H. & SLAYTER R.O.** 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 : 1119-1144.
- COOK. J. E.** 1996. Implications of modern successional theory for habitat typing : a review. *Forest Science* 42 : 67-75.
- CORLETT R.T.** 1994. What is secondary forest? *Journal of Tropical Ecology* 10 : 445-447.
- CURTIS J.T. & MCINTOSH R.P.** 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31 : 434-455.
- DAWSON S., TUOC D., KHOI L.V. & CUONG T.V.** 1993. Elephant surveys in Viêt-nam. Project VN 0005, WWF, Hanoi.
- DE CAUWER V. & DE WULF R.** 1994. Contribution to management planning in Nam Bai Cat Tien National Park, Viêt-nam, using spatial information techniques. Report, University of Gent, 36 p.
- DEBOUZIE D., DENIS J.-B. & ROSPARS J.-P.** 1987. Echantillonnage et répartition spatiale. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture Française* 73 : 73-82.
- DENSLOW J.S.** 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* (supplément) 12 : 47-55.
- DENSLOW J.S.** 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18 : 431-451.
- DURAND F.** 1994. *Les forêts de l'Asie du Sud-Est*. Coll. L'Harmattan, Paris, 350 p.
- EGLER F.E.** 1954. Vegetation science concepts. I : Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* 4 : 412-417.
- EWEL J.** 1980. Tropical succession : manifold routes to maturity. *Biotropica* 12 (supplément) : 2-7.
- FAO.** 1989. *Classification and mapping of vegetation types in tropical Asia*. FAO, Rome, 169 p.
- FAO** 1995. *Forest resources assessment 1990. Global synthesis*. FAO Forestry Paper 124, Rome, 44 p.
- FAVRICHON V.** 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'écologie (Terre et Vie)* 49 : 379-403.
- FINEGAN B.** 1984. Forest succession. *Nature* 312 : 109-114.

- FIPI (FOREST INVENTORY AND PLANNING INSTITUTE), MINISTRY OF FORESTRY, COX R., COOLS J.W.F. & EBREGT A. 1995.** *Cat Tien National Park conservation project. Project proposal.* Hanoi, 127 p.
- GAUSSEN H., LEGRIS P. & BLASCO F. 1967.** *Bioclimats du Sud-Est asiatique. Travaux de la section scientifique et technique, Institut Français de Pondichéry, Tome III, fascicule 4, Pondichéry (Inde), 104 p.*
- GEARY R.C. 1954.** The contiguity ratio and statistical mapping. *The incorporated statistician* 5 : 115-145.
- GIMARET-CARPENTIER C., PELISSIER R., PASCAL J-P. & HOULLIER F. 1998.** Sampling strategies for assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science* 9 : 161-172.
- GRIME J.P. 1977.** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111 : 1169-1194.
- HARCOMBE P.A. 1980.** Soil nutrient loss as a factor in early tropical secondary succession. *Biotropica* 12 (supplement) : 8-15.
- HARTSHORN G.S. 1980.** Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12 (supplement) : 23-30.
- HARYONO M., SUGARDJITO J., GIAO P.M., DANG V.V. & DANG N.X.. 1993.** *Report of a Javan Rhino survey in Viêt-nam.* Project VN0005, WWF, Hanoi.
- HO P. H. 1991-1993.** *Cay co Viet Nam, an illustrated flora of Viêt-nam.* 6 vol. Pham Hoanh Ho (Ed.), Montréal.
- HORN H.S. 1974.** The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5 : 25-37.
- HUBBELL S.P. & FOSTER R.B. 1986.** Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In : *Community Ecology.* Diamond J. & Case T.J. (Eds), Harper and Row, New-York, pp. 314-329.
- HURLBERT S.H. 1971.** The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology* 52 : 577-586.
- KAPPELLE M., GEUZE T., LEAL M.E. & CLEEF A.M. 1996.** Successional age and forest structure in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Journal of Tropical Ecology* 12 : 681-698.
- KNIGHT D.H. 1975.** A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* 45 : 259-284.

- KOCHUMEN K.M., LA FRANKIE J.V. & MANOKARAN N. 1990. Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 3 : 1-13.
- LAMB D. 1994. Reforestation of degraded tropical forests lands in the Asia-Pacific region. *Journal of Tropical Forest Science* 7 : 1-7.
- LAMB D. & TOMLINSON M. 1994. Forest rehabilitation in the Asia-Pacific region : past lessons and present uncertainties. *Journal of Tropical Forest Science* 7 : 157-170.
- LANIER L. 1986. *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy, 468 p.
- LEBRON M.L. 1980. Physiological plant ecology : some contributions to the understanding of secondary succession in tropical lowland rainforest. *Biotropica* 12 (supplement) : 31-33.
- LECONTE (1905-1952). *Flore générale de l'Indochine*. 7 tomes, Masson, Paris.
- LEGRIS P. & BLASCO F. 1972. Carte internationale du tapis végétal à 1/1 000 000, Cambodge. Notice explicative. Travaux de la section scientifique et technique, Institut Français de Pondichéry, Hors série, numéro 11, Pondichery (Inde), 240 p.
- LEPART J. & ESCARRE J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'écologie* 14 : 133-178.
- MAI T. D. 1983. Le Viêt-Nam forestier. *Revue Forestière Française* 25 (3) : 227-243.
- MANGENOT G. 1955. Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la côte d'Ivoire. *IFAN, études eburnéennes* IV : 5-81.
- MANOKARAN N. & KOCHUMEN K.M. 1987. Recruitment, growth, and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3 : 315-330.
- MANOKARAN N. & LA FRANKIE J.V. 1990. Stand structure of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science* 3 : 14-24.
- MAURAND P. 1943. *L'Indochine forestière*. Institut des recherches agronomiques et forestières de l'Indochine, Hanoi, 252 p.
- MAURY-LECHON G. 1982. Régénération forestière en Guyane française : recrû sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide (Arbocel). *Bois et Forêts des Tropiques* 197 : 3-21.
- Mc COOK L.J. 1994. Understanding ecological community succession : causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110 : 115-147.

- MINISTERE DES FORETS. 1988.** *Viêt-nam forestry. Action plan toward 2000.* Ministère des Forêts, Hanoi, 25 p.
- MOORMAN F.R. 1961.** *Les sols de la république du Viêt-nam.* Secrétariat à l'agriculture, Saigon, 1 carte + 1 fascicule.
- MYSTER R.W. & WALKER L.R. 1997.** Plant successional pathways on Puerto Rican landslides. *Journal of Tropical Ecology* 13 : 165-173.
- NEWBERY D. M., CAMPBELL E.J.F., LEE Y.F., RIDSDALE C.E. & STILL M.J. 1992.** Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia: structure, relative abundance and family composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 335 : 341-356.
- NORMAN C. 1974.** Academy reports on Viêt-nam herbicides damage. *Nature* 248 : 186-188.
- OLDEMAN R.A.A. 1974.** *L'architecture de la forêt guyanaise.* Mémoires de l'ORSTOM, N° 73, 204 p.
- OLDEMAN R.A.A. 1990.** *Forest : elements of silvology.* Springer-Verlag, Germany, 565 p.
- OLDEMAN R.A.A. & VAN DIJK J. 1988.** Tree characteristics, sylvigeneis and architectural diversity. In : *Rain forest regeneration and management.* Hadley M. (Ed). Biol. Int., Spec. Vol. 18, pp 18-22.
- OLDEMAN R.A.A. & VAN DIJK J. 1991.** Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In : *Rain forest regeneration and management.* Gomez-Pompa A., Whitmore T.C. & Hadley M. (Eds), Man And Biosphere series, pp 21-65.
- OPLER P.A., BAKER H.G. & FRANKIE G.W. 1980.** Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica* 12 (supplement) : 40-46.
- ORIANIS G.H. & PFEIFFER E.W. 1970.** Ecological effects of the war in Viêt-nam. *Science* 168 : 544-554.
- PASCAL J.-P. 1995.** Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. In : *Actes du séminaire de modélisation de la forêt tropicale - échelles, usages, biodiversité, 19-23 juillet 1993, Kourou.* *Revue d'écologie (Terre et Vie)* 50 : 237-249.
- PASCAL J.P. & PELISSIER R. 1995.** Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *Journal of Tropical Ecology* 12 : 191-214.

- PELISSIER R.** 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente, forêt d'Uppangala-Ghâts occidentaux de l'Inde.* Thèse de doctorat, Université de Lyon 1, Lyon, 237 p.
- PICKETT S.T.A., COLLINS S.L. & ARMESTO J.J.** 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69 : 109-114.
- PROCTOR J., ANDERSON J.M., CHAI P. & VALLACK H.W.** 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. I - Forest environment structure and floristics. *Journal of Ecology* 71: 237-260.
- QUY V.** 1997. *Viêt-nam : environmental challenges and solutions.* Euroviet conference, Amsterdam, 2-4 juillet 1997.
- RIERA B., PUIG H. & LESCURE J-P.** 1990. La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et Forêts des Tropiques* 219 : 69-78.
- RISWAN S. & ABDULHADI R.** 1992. Succession after disturbance of lowland mixed dipterocarp forestry shifting agriculture in East Kalimantan, Indonesia. In : *Tropical forests in transition.* Goldammer (Ed.), Birkhauser Verlag Basel, Switzerland, pp 77-84.
- RISWAN S., KENWORTHY J.B. & KARTAWINATA K.** 1985. The estimation of temporal processes in tropical rain forest : a study of primary mixed dipterocarp forest in Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 1 : 171-182.
- ROBSON C.R., EAMES J.C., NEWMAN M., N'GUYEN CU & LA T.V.** 1994. *Forest bird surveys in Viêt-nam, 1989/90.* Report, International council for bird conservation.
- ROLLET B.** 1952. *Les forêts claires du sud-Indochinois « Cambodge, Sud-Laos, Sud-Viêt-nam ».* Centre de Recherches Scientifiques et Techniques du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. 120 p.
- ROLLET B.** 1960. *Note sur la végétation du Viêt-nam au sud du 17^{ème} parallèle Nord. Commentaire sur la carte au 1/1 000 000.* Institut de Recherche Agronomique de Saigon, 53 p.
- 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.** 1972. La végétation du Cambodge (article en trois parties). *Bois et Forêts des Tropiques* 144 : 3-15, 145 : 23-38, 146 : 3-20.
- ROLLET B.** 1978. Description, functioning and evolution of tropical forest ecosystems. 5. Organization. In : *Tropical forest ecosystems.* UNESCO (Eds), Paris, pp 112-142.

- ROLLET B.** 1983. La régénération naturelle dans les trouées. Un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides (1). *Bois et Forêts des Tropiques* 202 : 19-32.
- RUANGPANIT N.** 1995. Tropical seasonal forests in monsoon Asia : with emphasis on continental southeast Asia. *Vegetatio* 121 : 31-40.
- 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, Montpellier, 238 p.
- SCHERRER B.** 1983. Techniques de sondage en écologie. In : *Stratégies d'échantillonnage en écologie.* Frontier S. (Ed), Masson, pp 63-162.
- SCHMID M.** 1974. *Végétation du Viet-Nam. Le massif sud-annamitique et les régions limitrophes.* Publications de l'ORSTOM, Paris, 243 p.
- SCHMITT L. & BARITEAU M.** 1990. Gestion de l'écosystème forestier Guyanais. Etude de la croissance et de la régénération naturelle. Dispositif de Paracou. *Bois et Forêts des Tropiques* 220 (spécial Guyane) : 3-24.
- SHEPERD A.** 1994. The christmas Island rehabilitation programme. *Journal of Tropical Forest Science* 7 : 18-27.
- SIM J.W.S., TAN H.T.W. & TURNER I.M.** 1992. Adinandra belukar : an anthropogenic heath forest in Singapore. *Vegetatio* 102 : 125-137.
- SMITINAND T., VIDAL J.E. & HO P.H.** 1990. *Flore de Cambodge du Laos et du Viêt-nam.* Vol. 25 : Diptérocarpacées. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- SNEDAKER S.C.** 1980. Successional immobilization of nutrients and biologically mediated recycling in tropical forests. *Biotropica* 12 (supplement) : 16-22.
- SRV STATE COMMITTEE FOR SCIENCES, UNDP, SIDA, UNEP & IUCN.** 1991. *Viêt-nam, national plan for environment and sustainable development, 1991-2000.* Project Document (Project VIE/89/021), 129 p.
- SUNG C. V.** 1995. The system of protected areas in Viêt-nam. In : *Environment and bioresources of Viêt-nam, present situation and solutions,* Cao Van Sung (Ed.), The Gioi Publishers, Hanoi, pp. 57-128.
- SWAINE M.D. & WHITMORE T.C.** 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75 : 81-86.
- TECHNICAL AND SCIENTIFIC COMMISSION OF SONG BE PROVINCE.** 1995. *Song Be: natural condition, natural resources, socio-economy.* Set of maps, Song Be Province, Viêt-nam.

- THIOULOUSE J. & CHESSEL D. 1992. A method of reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology* 73 : 670-680.
- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLEDEC S. & OLIVIER J.M. 1997. ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7 : 75-83.
- TOMASSONE R., DERVIN C. & MASSON J.P. 1993. *Biométrie. Modélisation de phénomènes biologiques*. Masson, Paris, 553 p.
- TRUNG T. V. 1966. Phytogénèse et classification de la végétation forestière au Viêt-nam. *Acta scientiarum Vietnamicarum Sect. Bio. Geogr. et Géol.* 1 : 88-100.
- TRUNG T. V. & PHONG N. T. 1990. Trials for the restoration of dipterocarp forest on land affected by chemical warfare at the Ben Dinh tunnels (Cu Chi) following a « bionics » model of lowland tropical rain forest. *Garrulax* 7 : 2-5.
- TSCHIRLEY F.H. 1969. Defoliation in Viêt-nam. *Science* 163 : 779-786.
- UNESCO. 1973. *Classification internationale et cartographie de la végétation*. Série Ecologie et Conservation, numéro 6, 92 p.
- VAN ANDEL J., BAKKER J.P. & GROOTJANS A.P. 1993. Mechanisms of vegetation succession : a review of concepts and perspectives. *Acta Bot. Neerl.* 42 : 413-433.
- VAN DER MAAREL E. 1996. Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Bot. Neerl.* 45 : 421-442.
- VAN STEENIS C.G.J. 1956. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types - the biological nomad theory. In : *Proceedings of the Symposium on humid tropics vegetation, Kuching*. UNESCO, Paris, pp 212-215
- VANDEKERKHOVE K., DE WULF R. & CHIN N.N. 1993. Dendrological composition and forest structure in Nam Bai Cat Tien National Park, Viêt-nam. *Silva Gandavensis* 58 : 41-83.
- VIDAL J. 1960. *La végétation du Laos : groupements végétaux et flore* (2^{ème} partie). Thèse, Faculté des Sciences de Toulouse, 582 p.
- WALKER L.R., ZIMMERMAN J.K., LODGE D.J. & GUZMAN-GRAJALES S. 1996. An altitudinal comparison of growth and species composition in hurricane-damaged forests in Puerto Rico. *Journal of Ecology* 84 : 877-889.
- YOUNG S.S. & HERWITZ S.R. 1995. Floristic diversity and co-occurrences in a subtropical broad-leaved forest and two contrasting regrowth stands in central-west Yunnan Province, China. *Vegetatio* 119 : 1-13.

- YU Z.Y., WANG Z.H. & HE S.Y. 1994.** Rehabilitation of eroded tropical coastal land in Guangdong, China. *Journal of Tropical Forest Science*. 7 : 28-38.
- ZHUANG X.Y. & CORLETT R.T. 1997.** Forest and forest succession in Hong Kong, China. *Journal of Tropical Ecology* 14 : 857-866.
- ZIMMERMAN J.K., EVERHAM E.M., WAIDE R.B. , LODGE D.J. , TAYLOR C.M. & BROKAW N.V.L. 1994.** Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology* 82 : 911-922.
- ZOU X., ZUCCA C.P., WAIDE R.B. & McDOWELL W.H. 1995.** Long-term influence of deforestation on tree species composition and litter dynamics of a tropical rain forest in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 78 : 147-157.

ANNEXES

ANNEXE 3.1

Cartographie des formations forestières du Parc National de Cat Tien établie par De Cauwer et De Wulf (1994).

Voir page suivante.

Annexe

Carte

ANNEXE 3.2

Liste des espèces d'oiseaux rares ou menacées rencontrées dans le Parc National de Cat Tien. Cette liste a été établie à partir des travaux de Robson *et al.* (1990).

Les espèces endémiques sont repérées par un astérisque.

Espèces

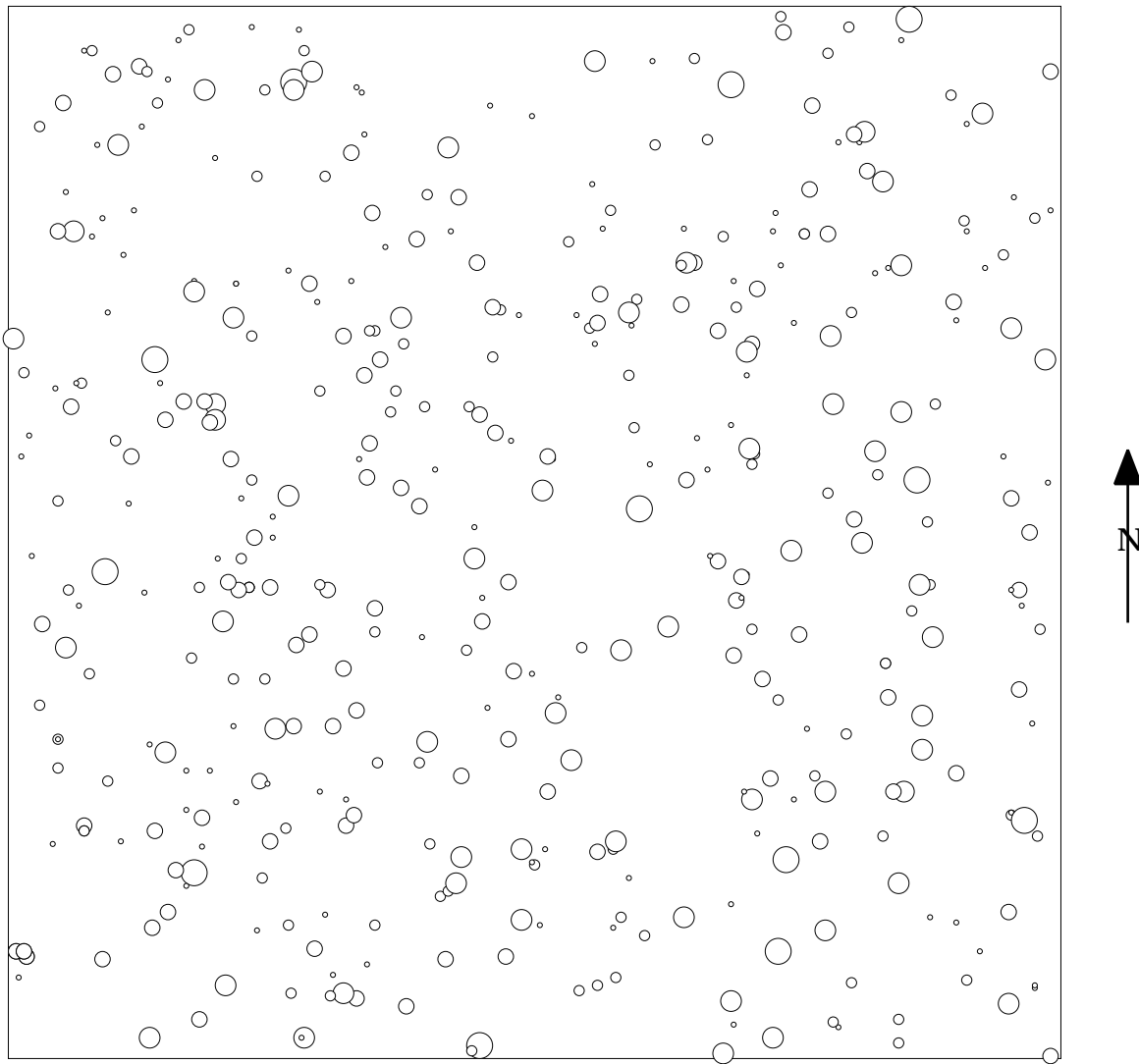
Lesser adjutant (*Leptoptilos javanicus*)*
Painted stork (*Mycteria leucocephala*)*
Woolly necked stork (*Ciconia episcopus*)*
White-winged duck (*Cairina scutulata*)*
Grey-headed fish-eagle (*Ichthyophaga ichthyaetus*)*
Rufous-bellied eagle (*Hieraaetus keinerii*)*
Pompadour pigeon (*Treron pompadoura*)
Green imperial Pigeon (*Ducula aenea*)
Tawny fish-owl (*Ketupa flavipes*)
Great hornbill (*Buceros bicornis*)
Wreathed hornbill (*Rhyticeros undulatus*)
Red-vented Barbet (*Megalaima lagrandieri*)
White-bellied woodpecker (*Dryocopus javanicus*)
Black-and-red broadbill (*Cymbirhynchus macrohynchus*)
Blue-rumped Pitta (*Pitta soror*)
Bar-bellied Pitta (*Pitta ellioti*)
Grey-faced Tit-Babbler (*Macronous kelleyi*)*
Germain's peacock pheasant (*Polyplectron germaini*)*
Siamese fireback (*Lophura diardi*)
Greater adjutant stork (*Leptoptilos dubius*)*
Green peafowl (*Pavo muticus*)*
Crested argus pheasant (*Rheinardia ocellata*)
White-shouldered ibis (*Pseudibis davisoni*)
Scaly-breasted partridge (*Arborophila chloropus cognaqui*)

ANNEXE 5.1

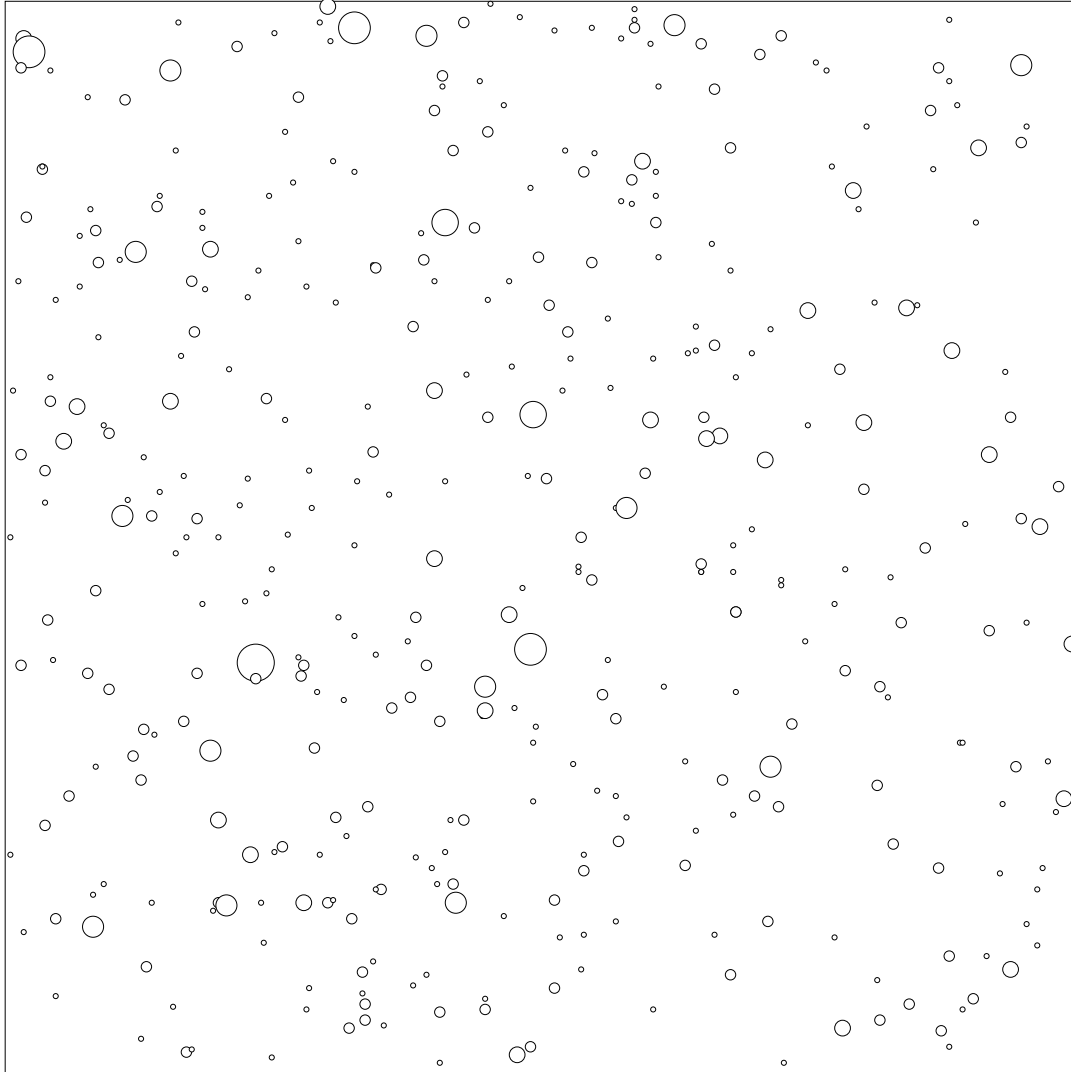
Carte de la répartition spatiale de tous les arbres (diamètre 10 cm) pour chaque parcelle (A, B, C, D et E).

La taille des cercles est proportionnelle au diamètre des arbres.

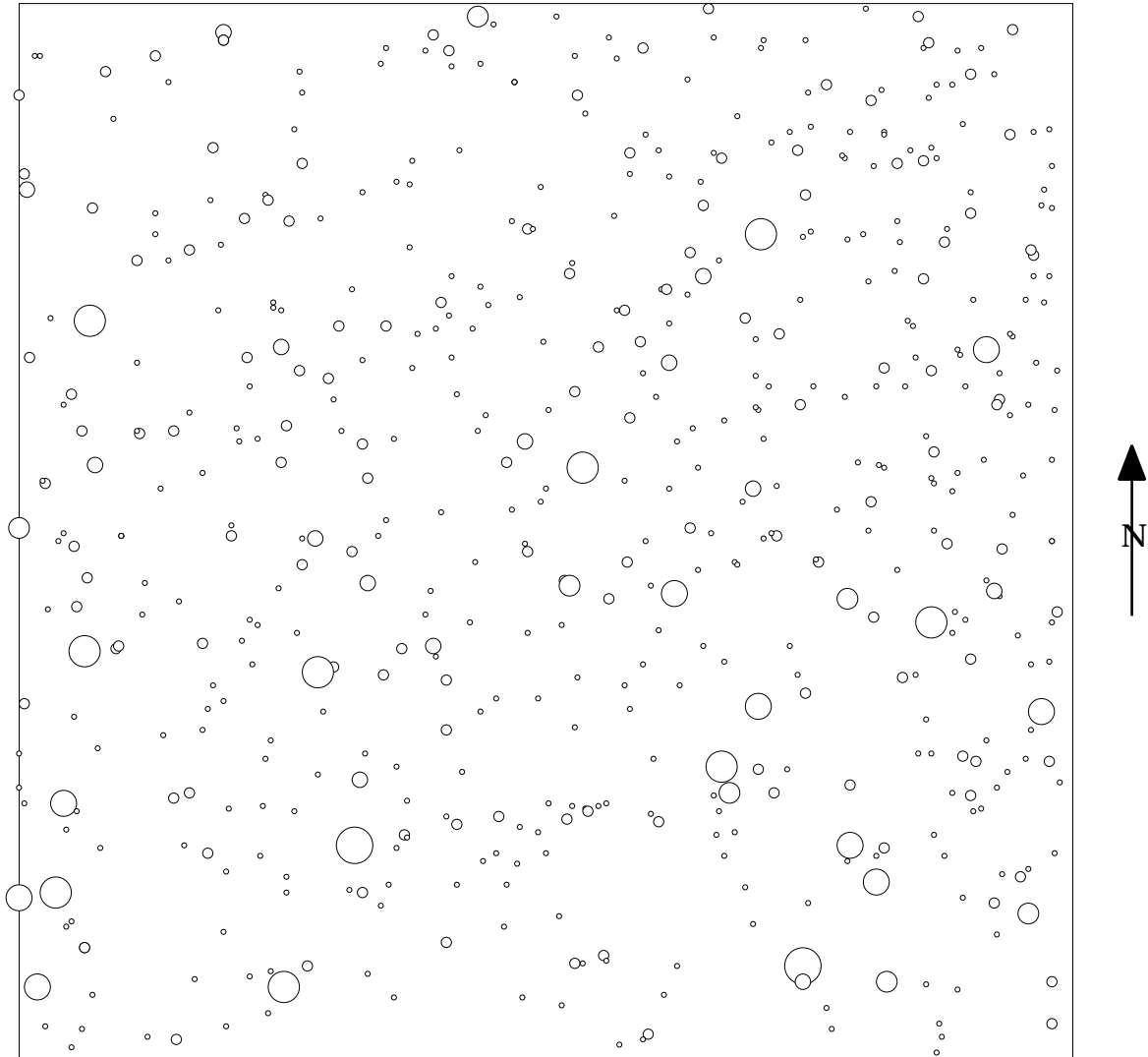
Parcelle A



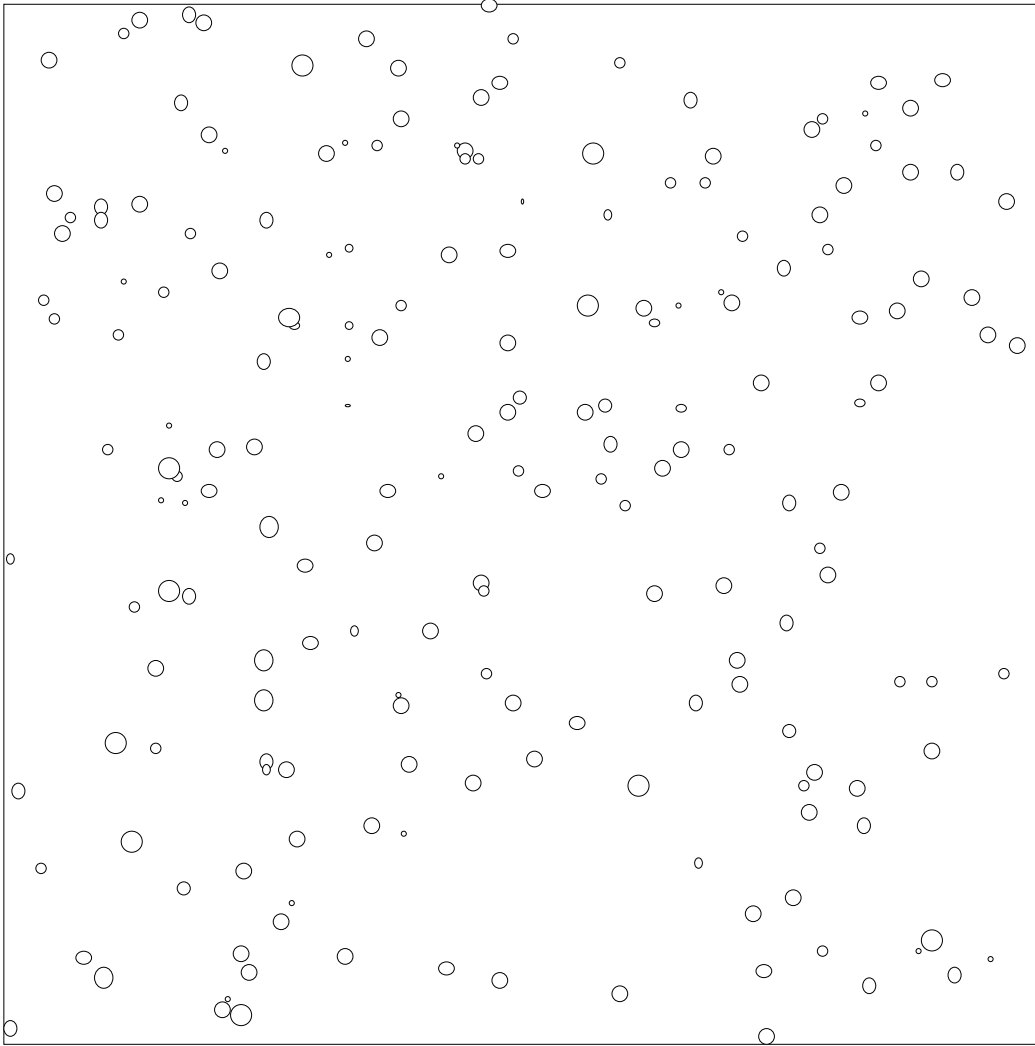
Parcelle B



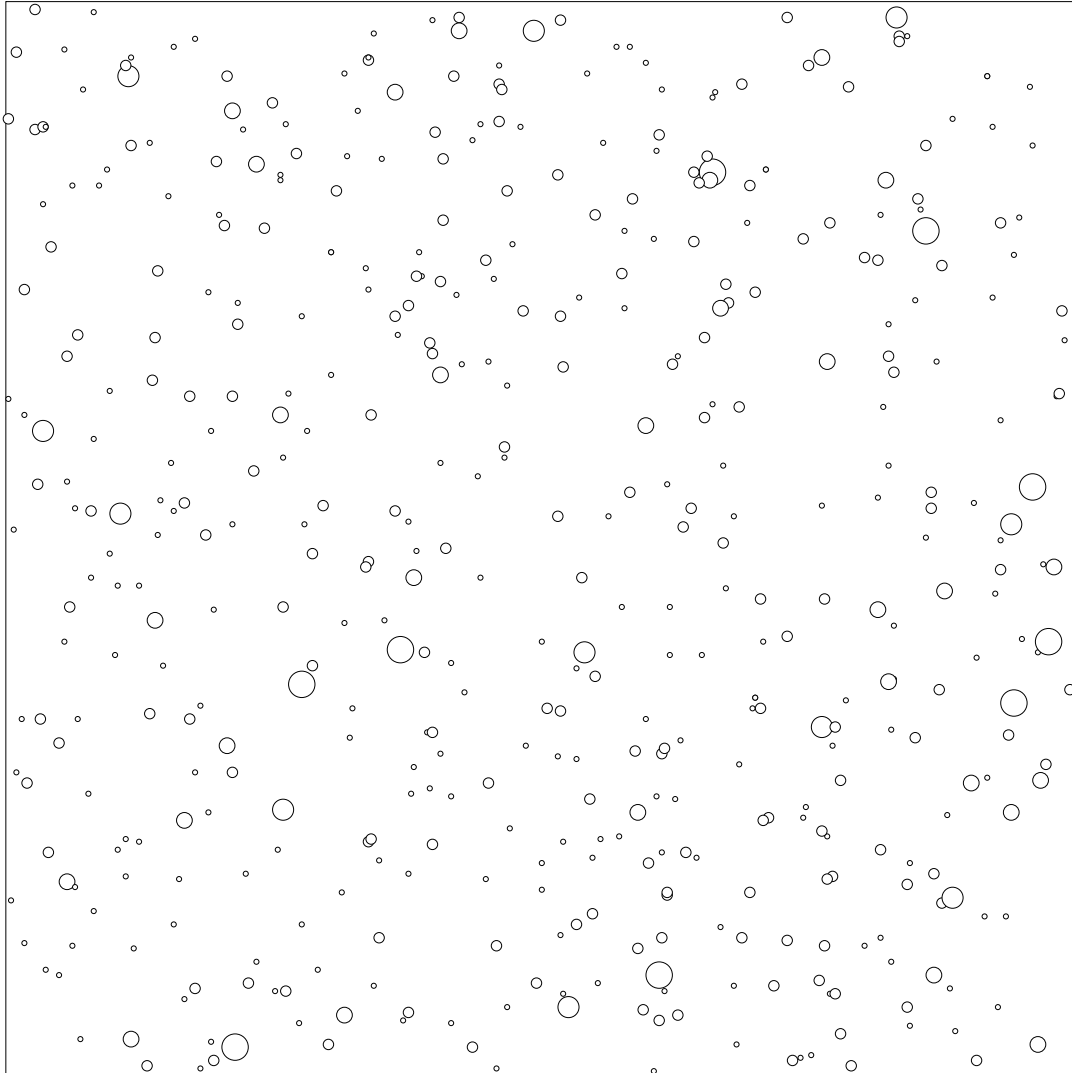
Parcelle C



Parcelle D



Parcelle E



ANNEXE 5.2

Liste des espèces d'arbres (diamètre 10 cm) et Indices de Valeur d'Importance (surface terrière relative et densité relative) calculés sur chaque parcelle.

Les espèces sont classées par famille et sont repérées par un code. Elles sont réparties en deux ensembles selon la hauteur maximale atteinte par les arbres adultes : G1 pour les espèces de plus de 25 m (espèces émergentes et de la canopée) et G2 pour les espèces atteignant une hauteur inférieure.

Les espèces non identifiées sont codées par leur numéro d'herbier HCTxxx (Herbier Cat Tien).

Famille	Espèces	Code	G	PARCELLES				
				A	B	C	D	E
Anacardiaceae	<i>Allopondias lakonensis</i> (Pierre) Stapf.	Allak	2	0,34	1,52	0,36		
	<i>Bouea poilanei</i> Evr.	Boupoi	1					0,97
	HCT575 <i>Mangifera</i>	Hct575	2					0,27
	<i>Mangifera dongnaiensis</i> Pierre	Mandon	1	0,53				
	<i>Mangifera duperreana</i> Pierre	Mandup	1					1,15
	<i>Mangifera foetida</i> Lour.	Manfoe	1		0,59			3,41
	<i>Mangifera ovalifolia</i>	Manova	1			0,42		
	<i>Melanorrhoea usitata</i> Wall.	Melusi	1	0,26				0,25
	<i>Semecarpus graciliflora</i> Evr. & Tard.	Semgra	2	0,25				
	<i>Semecarpus reticulata</i> Lec.	Semret	2			0,23		
<i>Spondias pinnata</i> (Koenig & L. f.) Kurz	Spopin	1		2,03				
Annonaceae	<i>Alphonsea philastreana</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	Alpphi	2	4,83	7,09	3,63		2,60
	<i>Cananga latifolia</i> (Hook.f. & Thoms.) Fin. & Gagn.	Canlat	1		0,41			3,48
	HCT821 <i>Polyalthia</i>	Hct821	2			0,41		
	HCT899 <i>Polyalthia</i>	Hct899	2		0,91	0,20		
	<i>Mitrephora thorelii</i> Pierre	Mittho	2	0,25	0,45	1,51		3,26
	<i>Polyalthia corticosa</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	Polcor	2			1,66		
	<i>Polyalthia luensis</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	Pollue	2	0,54	0,69	0,25		0,53
	<i>Sageraea elliptica</i> (A. DC.) Hook. & Thoms.	Sagell	2	0,25		4,60		1,08
<i>Xylopia vielana</i> Pierre ex Fin. & Gagn.	Xylvie	2	0,57					

Annexe

Apocynaceae	<i>Alstonia scholaris</i> (L.) R. Br.	Alssch	1	0,79	2,04	0,24
	<i>Kibatalia laurifolia</i> (Ridl.) Woods	Kiblau	2		1,26	0,24
	<i>Kopsia</i> sp.	Kopssp	2			0,36
Aquifoliaceae	<i>Ilex cochinchinensis</i> (Lour.) Loesen.	Ilecoc	2	0,25	7,60	2,73
Bignoniaceae	<i>Markhamia stipulata</i> var. <i>pierrei</i> (Dop) Sant.	Marsti	1	0,45	0,40	
	<i>Stereospermum colais</i> (Dillw.) Mabb.	Stecol	1	2,02	1,31	

Annexe

Famille	Espèces	Code	G	PARCELLES					
				A	B	C	D	E	
Bombacaceae	<i>Bombax insignis</i> Wall.	Bomins	2					0,32	
	<i>Bursera serrata</i> Wall. ex Colebr.	Burser	1	5,31				2,77	
Celastraceae	<i>Lophopetalum wightianum</i> Arn.	Lopwig	1				14,80		
Clusiaceae	<i>Callophyllum calaba</i> var. <i>bracteatum</i> (Wight) Stevens	Calcal	1				1,96		
	<i>Garcinia benthami</i> Pierre	Garben	1				2,78		
	<i>Garcinia ferrea</i> Pierre	Garfer	1	0,28					
	<i>Garcinia nigrolineata</i> Pl. ex T. And.	Garnig	2	2,10	1,04	0,40		2,13	
	<i>Garcinia vilersiana</i> Pierre	Garvil	2	0,78				0,79	
	HCT397 <i>Garcinia</i>	Hct397	2	0,51					
	HCT535 <i>Garcinia</i>	Hct535	2					0,55	
	<i>Ochrocarpus siamensis</i> T. Anders.	Ochsia	2	17,13	3,26	2,22		4,55	
	Combretaceae	<i>Anogeissus acuminata</i> (DC.) Guill. & Perr.	Anoacu	1		9,94			
		<i>Terminalia calamansanai</i> (Bl.) Rolfe	Tercal	1	0,57	4,23			
<i>Terminalia corticosa</i> Pierre ex Lan.		Tercor	1			1,45		1,39	
<i>Terminalia pierrei</i> Gagn.		Terpie	1		1,48				
Crypteroniaceae	<i>Crypteronia paniculata</i> Bl. var. <i>affinis</i> (Pl.) Beus.	Crypan	1				1,78		
Cycadaceae	<i>Cycas circinalis</i> L.	Cyccir	2	0,25		0,61		3,11	
Datisceae	<i>Tetrameles nudiflora</i> R. Br.	Tetnud	1	2,19	1,27	0,43			
Dilleniaceae	<i>Dillenia hookeri</i> Pierre	Dilhoo	2			0,20			
Dipterocarpaceae	<i>Anisoptera costata</i> Korth.	Anicos	1				2,14		
	<i>Dipterocarpus alatus</i> Roxb.	Dipala	1				150,2	6,83	
	<i>Dipterocarpus turbinatus</i> Gaertn. f.	Diptur	1					10,70	
	<i>Hopea odorata</i> Roxb.	Hopodo	1		0,43		1,64	2,16	
	<i>Vatica odorata</i> (Griff.) Sym. subsp. <i>odorata</i>	Vatodo	1		2,60		0,59		
Ebenaceae	<i>Diospyros castanea</i> (Craib.) Fletcher	Diocas	2		0,30	1,88			
	<i>Diospyros filipendula</i> Pierre ex Lec.	Diofil	2	0,28		2,34			
	<i>Diospyros frutescens</i> Bl.	Diofru	2			7,92			
	<i>Diospyros hasseltii</i> Zoll.	Diohas	2	2,09		0,20			
	<i>Diospyros longibracteata</i> Lec.	Diolon	2	6,54	25,50	1,19		20,11	
	<i>Diospyros longipedicellata</i> Lec.	Diolog	2	0,59				2,98	
	<i>Diospyros maritima</i> Bl.	Diamar	2			2,90		0,52	
	<i>Diospyros nitida</i> Merr.	Dionit	2		3,96	6,59			
	<i>Diospyros rubra</i> Lec.	Diorub	2			0,41		6,17	
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus petiolatus</i> (Jack.) Wall ex Kurz.	Elapet	2			0,22			

Annexe

	<i>Elaeocarpus stipularis</i> Bl.	Elasti	2	1,15	
A	0,50	0,47	0,01	0,50	
A	0,05		0,01	0,01	
A	0,05		0,01	0,01	
A	0,05		0,01	0,01	
B			0,10	1,50	
C	0,05	0,10		11,51	
E		0,70	0,01		
F			0,00	1,00	
FF			0,01		
FF		0,00	1,15	0,51	
G	0,05	0,01		0,51	

Annexe

Famille	Espèces	Code	G	PARCELLES				
				A	B	C	D	E
Fabaceae	<i>Adenanthera pavonina</i> L.	Adepav	2	0,25		0,25		
	<i>Azelia xylocarpa</i> (Kurz.) Craib.	Afzxyl	1	6,68	19,69	1,55		5,53
	<i>Albizia lucidior</i> (Steud.) J. Niels.	Albluc	1			1,15		
	<i>Albizia vialenea</i> Pierre	Albvia	2				0,55	
	<i>Dalbergia mammosa</i> Pierre	Dalmam	1	1,65	8,59			
	<i>Milletia diptera</i> Gagn.	Mildip	2	0,50				
	<i>Milletia nigrescens</i> Gagn.	Milnig	2		2,26			
	<i>Ormosia tonkinensis</i> Gagn.	Ornton	2		0,57			
	<i>Peltophorum dasyrrachis</i> var. <i>tonkinensis</i> (Pierre)K. & S. S. Larsen	Peldas	2	0,26				
	<i>Pterocarpus macrocarpus</i> Kurz.	Ptemac	2	0,25				
	<i>Scolopia spinosa</i> (Roxb.) Warb.	Scospi	2					0,24
	<i>Sindora siamensis</i> Teysm. ex Miq. var <i>siamensis</i>	Sinsia	1		1,76			
	<i>Xylia xylocarpa</i> (Roxb.) Taubert	Xylxyl	1		0,90			
	Hypericaceae	<i>Cratoxylon cochinchinensis</i> (Lour.) Bl.	Cracoc	2		0,87	0,21	
Icacynaceae	<i>Gonocaryum lobbianum</i> (Miers.) Kurz.	Gonlob	2			0,42	0,25	
Irvingiaceae	<i>Irvingia malayana</i> Oliv. ex Benn.	Irvmal	1				1,55	
Lauraceae	<i>Beilschmiedia foveolata</i> Kost.	Beifov	2			0,50		
	<i>Beilschmiedia laotica</i> Kost.	Beilao	2				1,38	
	<i>Beilschmiedia micranthopsis</i> Kost.	Beimic	1	0,93	4,58		0,80	
	<i>Cinnamomum iners</i> Reinw.	Cinine	2	0,77			0,50	
	<i>Cryptocarya ferrea</i> Bl.	Cryfer	1			0,30		
	<i>Cryptocarya obovata</i> R. Br.	Cryobo	2			0,21	1,28	
	<i>Cryptocarya ochracea</i> Lec.	Cryoch	1			0,71		
	<i>Dehaasia caesia</i> Bl.	Dehae	2	1,63			1,17	
	<i>Dehaasia poilanei</i> Liouhe.	Dehpoi	2			0,82		
	HCT093	Hct093	2	0,27				
	HCT439 <i>Dehaasia</i>	Hct439	2		0,95			
	HCT846	Hct846	2			0,44		
	HCT879	Hct879	2			0,20	0,24	
	<i>Persea mollis</i> (W.W. Sm.) Kost.	Permol	1			1,58		
	<i>Phoebe pallida</i> Nees.	Phopal	2			0,43		
	Lecythidaceae	<i>Barringtonia acutangula</i> (L.) Gaertn.	Baracu	2	0,27			
		<i>Barringtonia pauciflora</i> King.	Barpau	2	0,25			
<i>Careya arborea</i> Roxb.		Cararb	1		0,67			

Annexe

Lythraceae	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> Kurz.	Lagcal	1	106,1	30,30	79,86	14,22
	<i>Lagerstrœmia duperreana</i> Pierre ex Gagn.	Lagdup	1	0,40			
	<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i> Teijsin. & Binn.	Lagova	1	0,94	7,56	1,32	2,81
Malvaceae	<i>Hibiscus macrophyllus</i> Roxb. ex Hornem	Hibmac	1			1,96	

Annexe

Famille	Espèces	Code	G	PARCELLES				
				A	B	C	D	E
Meliaceae	<i>Aglaiia hoaensis</i> Pierre	Aglhoa	2			0,43		0,29
	<i>Aglaiia pirifera</i>	Aglpir	2			0,22		
	<i>Aphanamixis polystachia</i> J. N. Parker	Aphpol	1			2,13		
	<i>Disoxylum arborescens</i> Miq.	Disarb	1			0,21		
	<i>Disoxylum binectariferum</i> Hook.f.	Disbin	2	0,79	0,64			
	<i>Disoxylum cauliflorum</i> Hiern	Discau	1			0,22		0,76
	<i>Disoxylum loureirii</i> Pierre	Dislou	1	0,25	0,68			
	HCT097 <i>Disoxylum</i>	Hct097	2			0,20		0,29
	<i>Disoxylum tpongense</i> Pierre	Distpo	2			1,26		
	HCT569	Hct569	2					9,39
	<i>Walsura robusta</i> Roxb.	Walrob	2	0,25		0,42		1,06
Moraceae	<i>Artocarpus nitida</i> subsp. <i>lignanensis</i> (Merr.) Jarr.	Artnit	2			0,48		
	<i>Artocarpus rigida</i> subsp. <i>asperulus</i> (Gagn.) Jarr.	Artrig	2	0,52		0,21		
	<i>Ficus</i> sp.	Fidusp	1	0,60	0,32	0,46		
	<i>Streblus taxoides</i> (Heyne) Kurz	Strtax	2	0,25	2,58	0,21		1,02
	<i>Knema lenta</i> Warb.	Knelen	2			7,21		0,51
Myrtaceae	<i>Cleistocalyx nigrans</i> Gagn. Merr. & Perry.	Clenig	2		0,81			
	HCT211 <i>Syzygium</i>	Hct211	2				2,00	
	<i>Syzygium grandis</i> Wight	Syzgra	1					0,37
	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston.	Syzjam	2			1,23		2,54
	<i>Syzygium</i> sp.3	Syzsp3	2				1,15	
	<i>Syzygium zeylanicum</i> (L.) DC.	Syzzey	2				3,75	
Oleaceae	<i>Linociera microstigma</i> Gagn.	Linmic	2	0,27	0,31			
	<i>Linociera pierrei</i> Gagn.	Linpie	2	2,61	0,58	0,85		2,90
	HCT551 <i>Linociera</i>	Hct551	2			0,41		7,50
Oleaceae	<i>Olea macrophylla</i> Gagn.	Olemac	2			0,40		
Proteaceae	<i>Heliciopsis terminalis</i> (Kurz) Sleumer	Helter	2					0,24
Rhizophoraceae	<i>Carallia brachiata</i> (Lour.) Merr.	Carbra	2				0,55	1,22
Rosaceae	<i>Parinari annamensis</i> Hance	Parann	1				12,51	2,77
Rubiaceae	<i>Aidia pycnantha</i> (Drake) Tirv.	Aidpyc	2	0,29				
	<i>Haldina cordifolia</i> (Roxb.) Ridsd.	Halcor	1	10,64				
	HCT436	Hct436	2		0,28			0,57
	HCT525	Hct525	2	0,25		0,41		
	HCT543	Hct543	2		0,31			0,25

Annexe

HCT572	Hct572	2				0,28
HCT814 <i>Randia</i>	Hct814	2			0,20	
HCT860	Hct860	2	0,26			
<i>Hymenodictyon orixense</i> (Roxb.) Malb.	Hymori	2		0,62		
<i>Neolamarckia cadamba</i> (Roxb.) Bosser.	Neocad	1	0,25			1,33
HCT924 <i>Randia</i>	Hct924	2			0,23	
<i>Rothmania encodon</i> (K. Schum.) Brem.	Rotenc	2	0,27	0,41	0,42	3,49
<i>Rothmania vietnamensis</i> Tirv.	Rotvie	1		2,70	0,34	
<i>Tarenna disperma</i> (Hook. f.) Pit.	Tardis	2			0,21	0,51
HCT391 <i>Tarenna</i>	Hct391	2	0,25			0,26

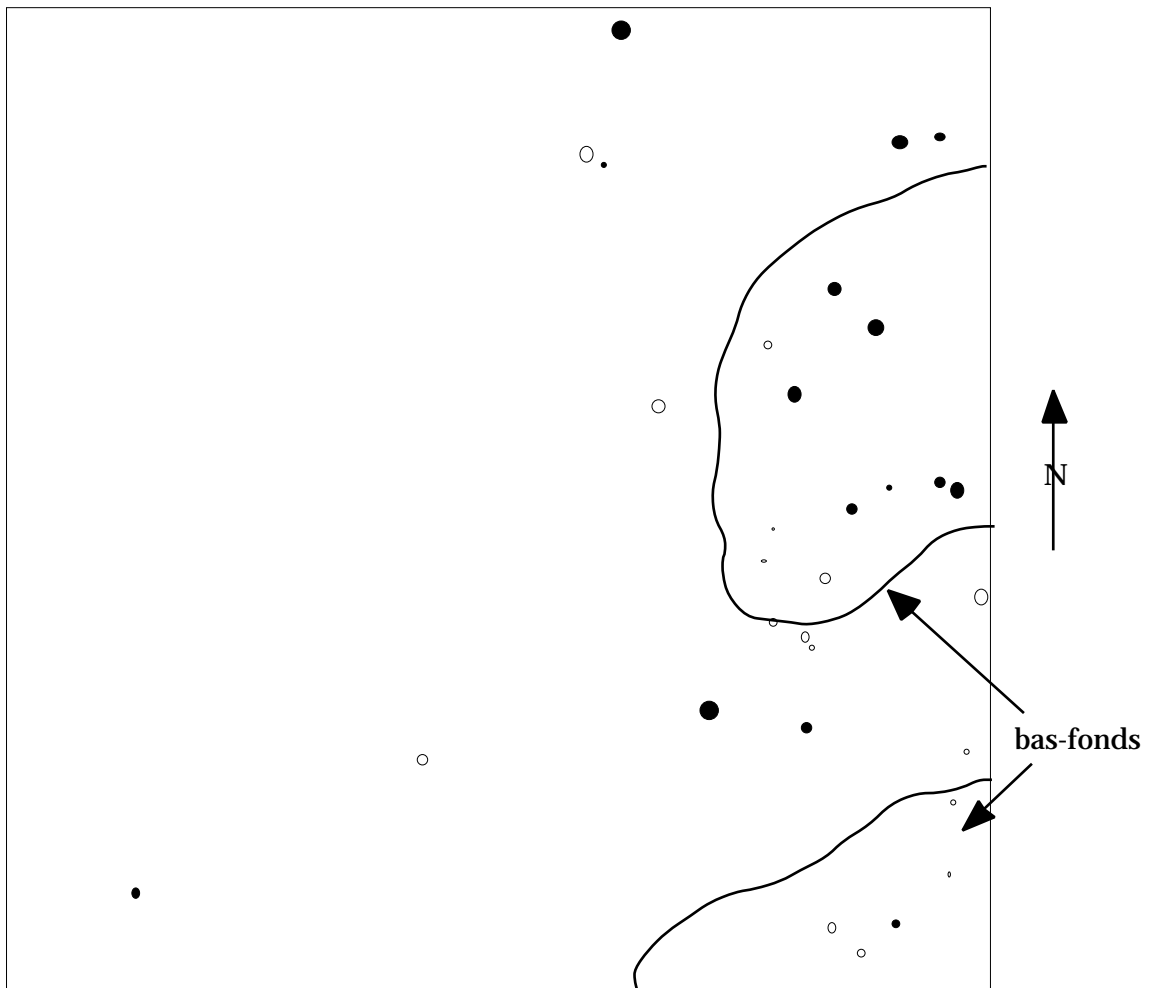
Annexe

Famille	Espèces	Code	G	PARCELLES				
				A	B	C	D	E
Rutaceae	<i>Acronychia pedunculata</i> (L.) Miq.	Acrped	2			4,22		
	<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jack.	Murpan	2	1,58	0,30			
Sapindaceae	<i>Arytera littoralis</i> Bl.	Arylit	2			1,27		0,24
	<i>Nephelium melliferum</i> Gagn.	Nepmel	2	1,28	3,15			0,98
	<i>Xerospermum noronhianum</i> (Bl.) Bl.	Xernor	2	0,25	1,92	1,49		10,70
Sapotaceae	<i>Madhuca pierrei</i> (Williams) H. J. Lam.	Madpie	2	1,01	1,76	0,91		1,04
	<i>Palaquium obovatum</i> (Griff.) Engleter var. <i>obovatum</i>	Palobo	1					3,41
	<i>Xantolis dongnaiensis</i> (Dub.) Aubr.	Xandon	2	1,88	0,36			1,05
Staphyleaceae	<i>Turpinia</i> sp.	Turpsp	2			0,20		
Sterculiaceae	<i>Pterospermum diversifolium</i> Bl.	Ptediv	1	1,27	3,19	1,20		3,06
	<i>Pterospermum grewiaefolium</i> Pierre	Ptegre	2			0,79		
	<i>Sterculia foetida</i> L.	Stefoe	1	1,46				
	<i>Sterculia lanceolata</i> Cav.	Stelan	2	0,37	1,83			0,64
	<i>Sterculia tonkinensis</i> A. DC.	Steton	2			0,22		
Symplocaceae	<i>Symplocos longifolia</i> Fletcher	Symlon	2	0,52		0,36		
Theaceae	<i>Camelia fleuryi</i> (Chev.) Sealy.	Camfle	2			0,62		
Tiliaceae	<i>Grewia paniculata</i> Roxb. ex DC.	Grepan	2		0,61	1,58		1,08
Verbenaceae	HCT617 <i>Vitex</i>	Hct617	2					0,24
	<i>Vitex pinnata</i> L.	Vitpin	1		0,93			5,10
	<i>Vitex quinata</i> Williams	Vitqui	1	0,25	0,93			0,36
	HCT925 <i>Vitex</i>	Hct925	2				0,71	
	<i>Vitex tripinnata</i> (Lour.) Merr.	Vittri	2			9,95		2,45

ANNEXE 5.3

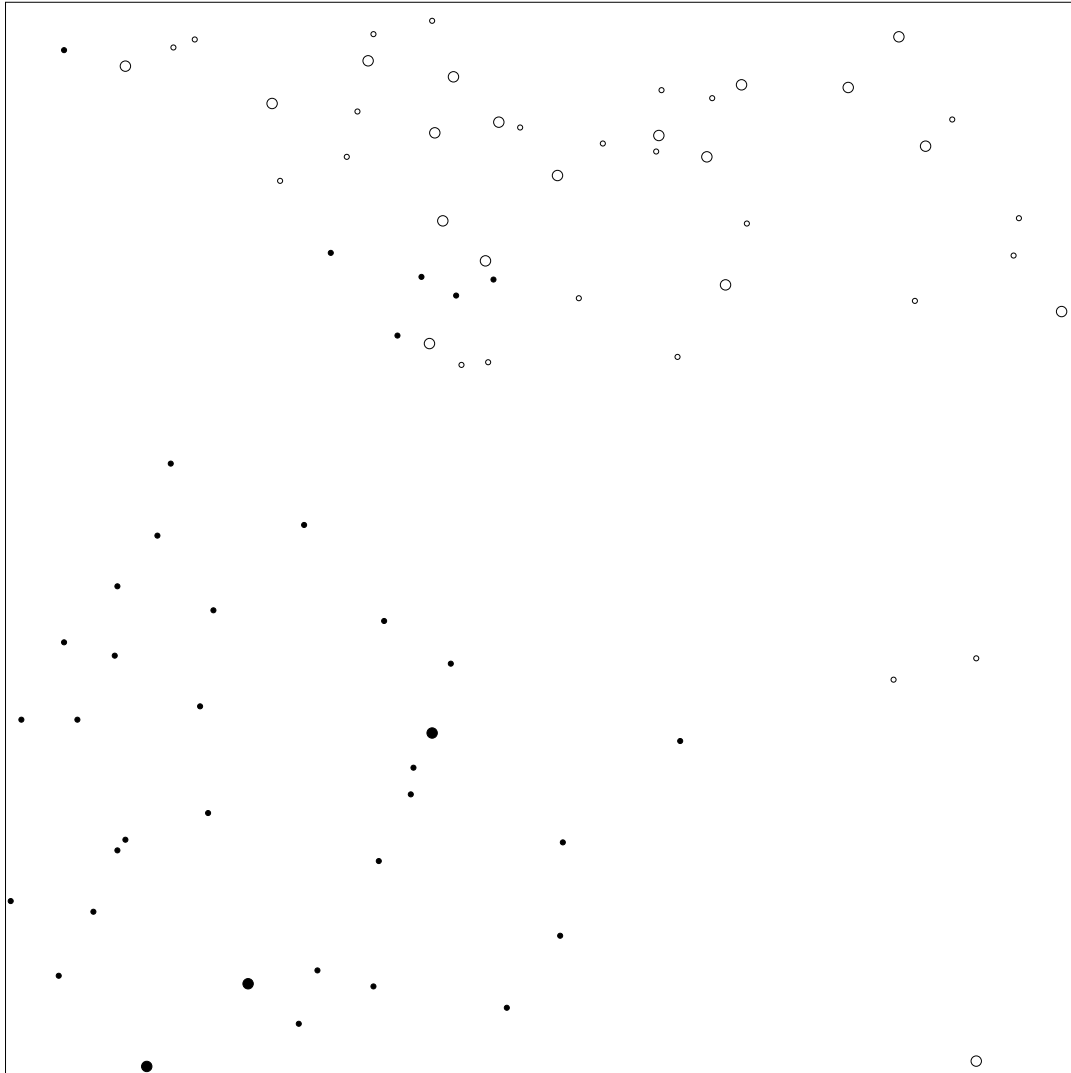
Carte des espèces montrant une forte hétérogénéité spatiale (mesurée à partir de l'indice de Geary).

Parcelle B



- *Anogeissus acuminata*
- *Lagerstroemia ovalifolia*

Parcelle E



- HCT569
- *Cleistanthus sumatranus*

ANNEXE 5.4

Liste des espèces de tiges (hauteur 2 m. et diamètre < 10 cm) et densité sur chaque parcelle.

Les espèces sont classées par famille et sont repérées par un code. Elles sont réparties en trois ensembles selon la hauteur maximale atteinte par les individus adultes : G1 pour les espèces émergentes et de la canopée, G2 pour les espèces d'arbres de sous-bois et G3 pour les espèces n'atteignant pas un diamètre de 10 cm.

Les espèces non identifiées sont codées par leur numéro d'herbier HCTxxx (Herbier Cat Tien).

Famille	G	Espèces	Parcelles				
			A	B	C	D	E
Anacardiaceae	1	<i>Mangifera foetida</i> Lour.		1			
	1	<i>Melanorrhoea usitata</i> Wall.					1
	2	HCT575 <i>Mangifera</i>					1
	2	<i>Semecarpus caudata</i> Pierre			1		
	2	<i>Semecarpus reticulata</i> Lec.			1		
	?	HCT017	2				
	Annonaceae	2	<i>Alphonsea philastreana</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	7	19	5	
2		HCT013			3		
2		HCT475					1
2		HCT899 <i>Polyalthia</i>			4		
2		<i>Mitrephora thorelii</i> Pierre	1	1	8		1
2		<i>Polyalthia cerasoides</i> (Roxb.) Benth. & Hook.			2		
2		<i>Polyalthia corticosa</i> (Pierre) Fin. & Gagn.			6		
2		<i>Polyalthia luensis</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	27	1			1
2		<i>Sageraea elliptica</i> (A. DC.) Hook. & Thoms.			21		5
3		Annonaceae sp1	1				
3		Annonaceae sp2	1				
3		Annonaceae sp3					1
3		<i>Dasymaschalon macrocalyx</i> Fin. & Gagn	3	12	44		10
3		HCT014					1
3		HCT015					1
3		HCT019			1		
3		HCT041			1		
3		HCT206 <i>Mallotus</i>					1
3		<i>Polyalthia intermedia</i> (Pierre) Bân.	7				
3		<i>Polyalthia</i> sp1			2		8
3	<i>Polyalthia</i> sp2		1	3			

Annexe

Famille	G	Espèces	Parcelles				
			A	B	C	D	E
Apocynaceae	3	HCT073 Wrightia		1			
Aquifoliaceae	2	<i>Ilex cochinchinensis</i> (Lour.) Loesen	1		26		16
Capparaceae	3	HCT022	1				
Combretaceae	1	<i>Terminalia calamansanai</i> (Bl.) Rolfe		1			
	2	HCT020			2		
Crypteroniaceae	1	<i>Crypteronia paniculata</i> Bl. var <i>affinis</i> (Pl.) Beus.					4
Dipterocarpaceae	1	<i>Anisoptera costata</i> Korth.					1
	1	<i>Dipterocarpus alatus</i> Roxb.					2
	1	<i>Dipterocarpus turbinatus</i> Gaertn. f.					2
	1	<i>Vatica odorata</i> (Griff.) Sym. subsp. <i>odorata</i>		2			
Ebenaceae	2	<i>Diospyros castanea</i> (Craib.) Fletcher	3		10		13
	2	<i>Diospyros filipendula</i> Pierre ex Lec.	2		31		1
	2	<i>Diospyros frutescens</i> Bl.			14		
	2	<i>Diospyros longebracteata</i> Lec.	2	55	17		11
	2	<i>Diospyros maritima</i> Bl.			23		
	2	<i>Diospyros nitida</i> Merr.		1	3		
	2	<i>Diospyros rubra</i> Lec.			2		2
	2	HCT044 <i>Diospyros</i>			3		
Elaeocarpaceae	2	HCT021 <i>Elaeocarpus</i>			2		
Euphorbiaceae	1	HCT822	1		1		
	2	<i>Antidesma velutinsum</i> Bl.			2		15
	2	<i>Aporusa dioica</i> (Roxb.) Muell.-Arg.	2		1	3	
	2	<i>Aporusa planchoniana</i> H. Baill. ex Muell.	4		19		3
	2	<i>Aporusa yunnanensis</i> (Pax. & Hoffm.) Metc.					1
	2	<i>Baccaurea ramiflora</i> Lour.	4		20		6
	2	<i>Cleistanthus sumatranus</i> (Miq.) Muell.-Arg.	10	139	0	0	25
	2	<i>Erismanthus sinensis</i> Oliv.			1		
	2	<i>Excœcaria oppositifolia</i> Griff.					1
	2	HCT773					2
	2	<i>Macaranga</i> sp1			2		
	2	<i>Macaranga tanarius</i> (L.) Muell.-Arg.	3				
	2	<i>Mallotus philippensis</i> (Lamk.) Muell.-Arg.			1		
	2	<i>Suregada multiflora</i> (Juss.) H. Baill.		2	1		1
	3	<i>Cleistanthus pierrei</i> (Gagn.) Croiz.					138
	3	<i>Cleistanthus</i> sp.	100	7			
	3	<i>Croton</i> sp.	25	33	12		14
	3	<i>Drypetes</i> sp.	1				
	3	<i>Glochidion</i> sp.					1
	3	HCT034	1		1		
3	HCT049			1			
3	HCT075		1				
3	HCT196			6			
3	HCT206 <i>Mallotus</i>	1	1	2		3	
3	HCT368	1		4			
3	HCT405					4	
3	HCT406					5	

Annexe

Famille	G	Espèces	Parcelles				
			A	B	C	D	E
Euphorbiaceae (suite)	3	<i>Phyllanthus</i> sp.	2	29	2		
	3	<i>Sauropus</i> sp.	12	16	28		12
	?	HCT076	1				
	?	HCT371					1
	?	HCT399				2	
	?	HCT409				2	
	?	HCT452				1	
	?	HCT834	1				
	?	HCT836					1
	1	<i>Callophyllum calaba</i> var. <i>bracteatum</i> (Wight) Stevens				1	
Guttifereae	1	<i>Garcinia benthami</i> Pierre	4	1		1	
	1	<i>Garcinia ferrea</i> Pierre		5	2		1
	2	<i>Garcinia merguensis</i>			3		
	2	<i>Garcinia nigrolineata</i> Pl. ex T. And.	4		11		9
	2	<i>Garcinia vilersiana</i> Pierre					2
	2	<i>Ochrocarpus siamensis</i> T. Anders.	1	2	3		1
	3	<i>Callophyllum pisiferum</i> Pl. ex Triana				2	
	2	HCT610	2				
	3	HCT025			2		9
	3	HCT040	1				
3	HCT043			1			
?	HCT150		1				
?	HCT410				1		
Lauraceae	1	<i>Beilschmiedia micranthopsis</i> Kost.					1
	1	<i>Cryptocarya ferrea</i> Bl.			1		
	2	<i>Cinnamomum iners</i> Reinw.	1		4		1
	2	<i>Dehaasia caesia</i> Bl.	1	1			1
	2	<i>Dehaasia poilanei</i> Liouhe.			1		
	2	HCT088			1		
	2	HCT205 <i>Cryptocarya</i>			1		
	2	<i>Machilus bonii</i> Lec.			7		
	2	<i>Phoebe pallida</i> Nees.			1		1
	?	HCT089			1		
?	HCT402				7		
Lecythidaceae	2	<i>Barringtonia pauciflora</i> King.	7				
	?	HCT835 <i>Barringtonia</i>	2		1	1	
Leeaceae	3	<i>Leea aequata</i> L.	9				
Liliaceae	3	<i>Smilax</i> sp.	1				
Lythraceae	1	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> Kurz.	2	2	1		
	1	<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i> Teijsin. & Binn.		2			1
	2	<i>Lagerstrœmia speciosa</i> (L.) Pers.				2	
Melastomataceae	3	<i>Melastoma saigonense</i> (Kuntze) Merr.				3	
	3	<i>Memecylon caeruleum</i> Jack.		6	10		22
	3	<i>Memecylon edule</i> var. <i>ovatum</i> (J. J. Sm.) C.B. Cl.	1	7	26		4

Annexe

Famille	G	Espèces	Parcelles				
			A	B	C	D	E
Meliaceae	1	<i>Disoxylum cauliflorum</i> Hiern			1		
	1	<i>Disoxylum loureirii</i> Pierre		3			2
	2	<i>Aglaia hoaensis</i> Pierre	2	1	1		2
	2	<i>Aglaia pirifera</i>			1		
	2	<i>Aglaia repoeuensis</i> Pierre		10			
	2	<i>Disoxylum tpongense</i> Pierre			8		
	2	HCT569			3		26
	2	<i>Walsura cochinchinensis</i> Harns.		6	3		3
	2	<i>Walsura robusta</i> Roxb.			6		2
	?	<i>Chisocheton</i> sp.	3		18		1
	?	HCT241		1			
	?	HCT832					1
Mimosaceae	1	<i>Xylia xylocarpa</i> (Roxb.) Taubert		1			
Moraceae	2	<i>Streblus taxoides</i> (Heyne) Kurz	1	18	23		17
	(vide)	<i>Ficus</i> sp.	1		1		
Myristicaceae	2	<i>Knema lenta</i> Warb.			10		
Myrsinaceae	3	<i>Ardisia</i> sp1		1	4		
	3	<i>Ardisia</i> sp2			6	1	3
Myrtaceae	2	HCT072 <i>Syzygium</i>		1			
	2	HCT211 <i>Syzygium</i>				1	
	2	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston.	5	2	6		3
	3	HCT408				1	
	3	<i>Syzygium</i> sp2				1	
	?	HCT457				1	
	?	<i>Syzygium</i> sp1				2	
Ochnaceae	3	<i>Ochna</i> sp1		1			
Oleaceae	2	<i>Linociera microstigma</i> Gagn.		2	5		1
	2	<i>Linociera pierrei</i> Gagn.			3		1
	2	<i>Linociera</i> sp1					3
Oleaceae	2	<i>Olea macrophylla</i> Gagn.			3		
Papilionaceae	1	<i>Dalbergia mammosa</i> Pierre		2			
	2	<i>Millettia diptera</i> Gagn.	21		3		
Proteaceae	2	<i>Heliciopsis terminalis</i> (Kurz) Sleumer			1		
Rhamnaceae	2	HCT028					1
	3	<i>Capparis pyrifolia</i> Lamk.	3	4	9		2
Rosaceae	2	<i>Prunus arborea</i> (Bl.) Kalm.			1		

Annexe

Famille	G	Espèces	Parcelles				
			A	B	C	D	E
Rubiaceae	1	<i>Neolamarckia cadamba</i> (Roxb.) Bosser.			1		2
	2	HCT525			3		
	2	<i>Rothmania encodon</i> (K. Schum.) Brem.		3	8		9
	2	<i>Tarenna disperma</i> (Hook. f.) Pit.			1		1
	2	<i>Tarenna</i> sp1			1		1
	3	HCT135		1	2		3
	3	HCT137			1		
	3	HCT138 <i>Randia</i>	2	8	6		2
	3	HCT139 <i>Randia</i>		1	1		
	3	HCT144	1		1		
	3	HCT151			2		4
	3	HCT153			1		
	3	HCT155			1		
	3	HCT181		1	5		4
	3	HCT762 <i>Ixora</i>		1			1
	3	<i>Hypobathrum hoaensis</i> Pierre ex Pit.	6	1	16		2
	3	<i>Lasianthus dinhensis</i> Pierre			5		13
	3	<i>Pavetta indica</i> L.	4		3		1
	3	<i>Psychotria montana</i> Bl.	1	72			4
	Rutaceae	2	<i>Acronychia pedunculata</i> (L.) Miq.			18	
2		<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jack.	5	4	1		1
2		<i>Xantolis dongnaiensis</i> (Dub.) Aubr.	2				2
3		<i>Glycosmis crassifolia</i> Ridl.	3	1			
Sapindaceae	3	<i>Glycosmis</i> sp.			1		
	2	<i>Arytera littoralis</i> Bl.	6		9		
	2	<i>Xerospermum noronhianum</i> (Bl.) Bl.		2	14		7
	3	<i>Crossonephelis thorelii</i> (Pierre) Leenh.	7				4
Sapotaceae	3	<i>Lepisanthes rubiginosa</i> (Roxb.) Bl.	1		4		1
	2	<i>Madhuca pierrei</i> (Williams) H. J. Lam.					2
Staphyleaceae	2	<i>Turpinia</i> sp.			1		

Annexe

Famille	G	Espèces	Parcelles				
			A	B	C	D	E
Sterculiaceae	1	<i>Firmania simplex</i> (L.) W. F. Wight		1			
	1	<i>Pterospermum diversifolium</i> Bl.					1
	2	<i>Pterospermum grewiaefolium</i> Pierre			1		
	2	<i>Sterculia lanceolata</i> Cav.		3			
Theaceae	2	<i>Camelia fleuryi</i> (Chev.) Sealy.			1		
Tiliaceae	2	<i>Grewia paniculata</i> Roxb. ex DC.	2	1		2	1
	3	<i>Colona auriculata</i> (H. Baill.) Craib.				160	
Verbenaceae	1	<i>Vitex pinnata</i> L.		4			2
	1	<i>Vitex quinata</i> Williams	1				1
	2	HCT035			1		
	2	HCT617 <i>Vitex</i>					1
	2	<i>Vitex annamensis</i>			5		
	2	<i>Vitex tripinnata</i> (Lour.) Merr.			5		1
	3	HCT033			1		
	3	<i>Vitex pinnata</i> var. <i>ptilota</i> (Dop.)	2				

ANNEXE 5.5

Analyse Factorielle des Correspondances du nombre d'arbres par espèces dans les 11 classes de diamètre.

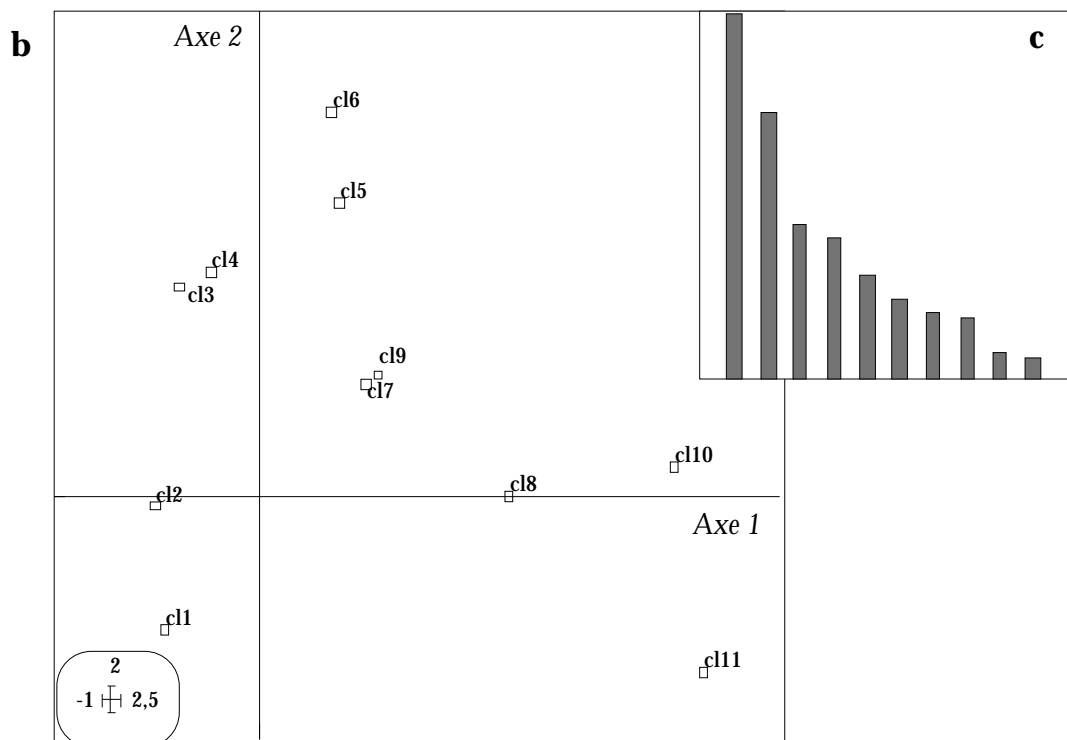
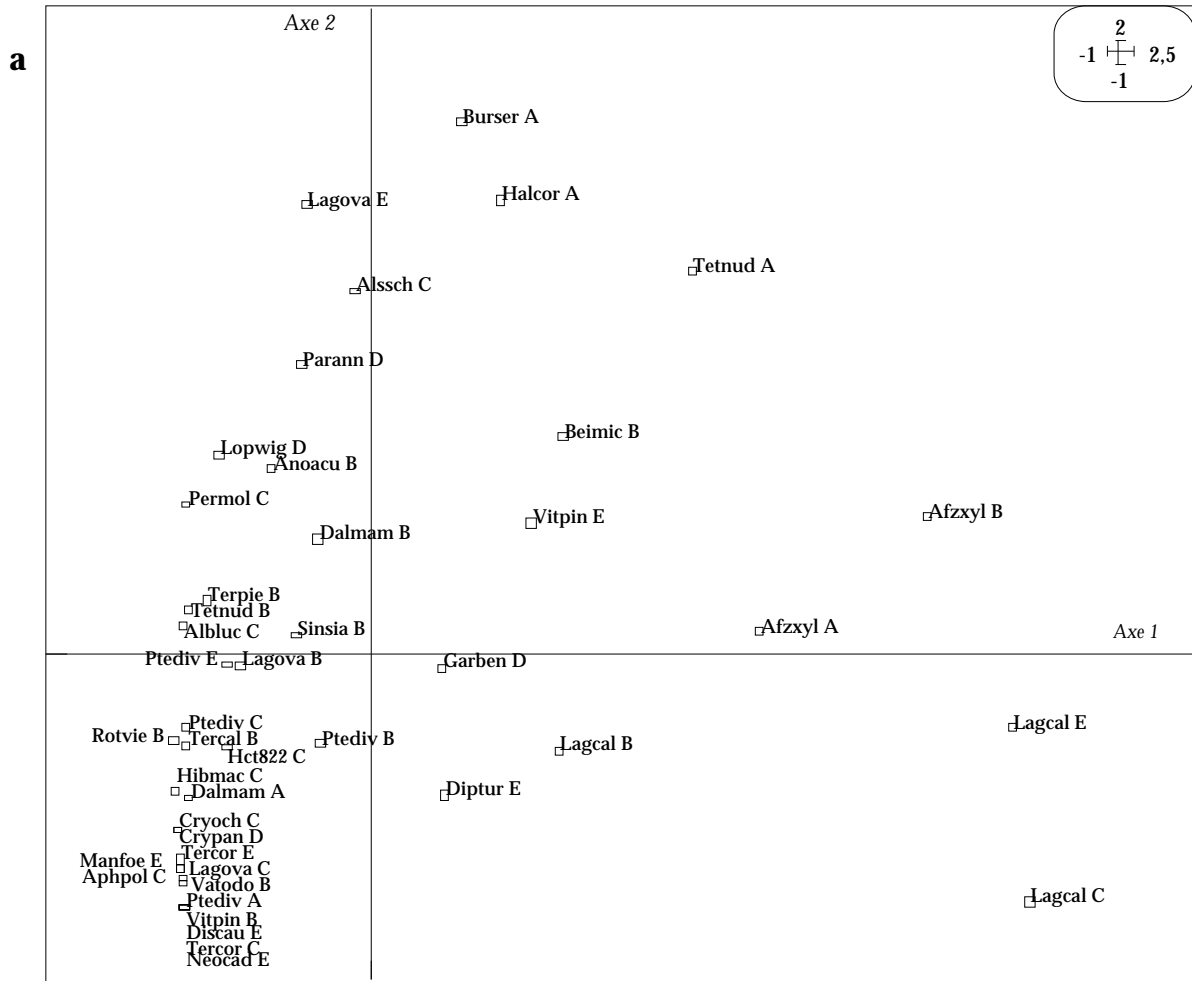
a : carte factorielle des espèces. Les espèces sont repérées par leur code et la lettre de la parcelle.

b : carte factorielle des classes de diamètre classées de 1 (10 diamètre < 20 cm) à 11 (diamètre 110 cm).

c : graphe des valeurs propres.

Voir page suivante.

Annexe



ANNEXE 6.1**Liste des espèces d'arbres adultes (diamètre 20 cm) classées selon leur code.**

Le code des espèces est formé des trois premières lettres du genre et des trois premières de l'espèce. Les espèces non identifiées sont codées par leur numéro d'herbier HCTxxx (Herbier Cat Tien).

Le numéro correspond au code des espèces dans l'orination réciproque.

Code	Espèces	N°
ACRPED	<i>Acronychia pedunculata</i> (L.) Miq.	140
ADEPAV	<i>Adenantha pavonina</i> L.	49
AFZXYL	<i>Azelia xylocarpa</i> (Kurz.) Craib.	128
AGLHOA	<i>Aglaia hoaensis</i> Pierre	71
AGLPIR	<i>Aglaia pirifera</i>	1
ALBLUC	<i>Albizia lucidior</i> (Steud.) J. Niels.	72
ALLLAK	<i>Allopondias lakonensis</i> (Pierre) Stapf.	85
ALPPhi	<i>Alphonsea philastreana</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	154
ALSSCH	<i>Alstonia scholaris</i> (L.) R. Br.	86
ANOACU	<i>Anogeissus acuminata</i> (DC.) Guill. & Perr.	126
ANTVEL	<i>Antidesma velutinosum</i> Bl.	100
APHPOL	<i>Aphanamixis polystachia</i> J. N. Parker	2
APODIO	<i>Aporusa dioica</i> (Roxb.) Muell.-Arg.	3
APOPLA	<i>Aporusa planchoniana</i> H. Baill. ex Muell.	116
ARTNIT	<i>Artocarpus nitida</i> subsp. <i>lignanensis</i> (Merr.) Jarr.	50
ARTRIG	<i>Artocarpus rigida</i> subsp. <i>asperulus</i> (Gagn.) Jarr.	73
ARYLIT	<i>Arytera littoralis</i> Bl.	101
BACRAM	<i>Baccaurea ramiflora</i> Lour.	137
BARACU	<i>Barringtonia acutangula</i> (L.) Gaertn.	4
BARPAU	<i>Barringtonia pauciflora</i> King.	5
BEIFOV	<i>Beilschmiedia foveolata</i> Kost.	51
BEILAO	<i>Beilschmiedia laotica</i> Kost.	6
BEIMIC	<i>Beilschmiedia micranthopsis</i> Kost.	106
BOMINS	<i>Bombax insignis</i> Wall.	7
BOUPOI	<i>Bouea poilanei</i> Evr.	8
BURSER	<i>Bursera serrata</i> Wall. ex Colebr.	121
CAMFLE	<i>Camelia fleuryi</i> (Chev.) Sealy.	74
CANLAT	<i>Cananga latifolia</i> (Hook.f. & Thoms.)	75
CARARB	<i>Careya arborea</i> Roxb.	9
CARBRA	<i>Carallia brachiata</i> (Lour.) Merr.	87
CININE	<i>Cinnamomum iners</i> Reinw.	93
CLENIG	<i>Cleistocalyx nigrans</i> Gagn. Merr. & Perry.	52
CLESUM	<i>Cleistanthus sumatranus</i> (Miq.) Muell.-Arg.	156

Code	Espèces	N°
CRACOC	<i>Cratoxylon cochinchinensis</i> (Lour.) Bl.	88
CRYFER	<i>Cryptocarya ferrea</i> Bl.	10
CRYOBO	<i>Cryptocarya obovata</i> R. Br.	94
CRYOCH	<i>Cryptocarya ochracea</i> Lec.	11
CYCCIR	<i>Cycas circinalis</i> L.	130
DALMAM	<i>Dalbergia mammosa</i> Pierre	117
DEHCAE	<i>Dehaasia caesia</i> Bl.	118
DEHPOI	<i>Dehaasia poilanei</i> Liouhe.	89
DILHOO	<i>Dillenia hookeri</i> Pierre	12
DIOCAS	<i>Diospyros castanea</i> (Craib.) Fletcher	122
DIOFIL	<i>Diospyros filipendula</i> Pierre ex Lec.	127
DIOFRU	<i>Diospyros frutescens</i> Bl.	148
DIOHAS	<i>Diospyros hasseltii</i> Zoll.	107
DIOLONG	<i>Diospyros longipedicellata</i> Lec.	125
DIOLON	<i>Diospyros longebracteata</i> Lec.	157
DIOMAR	<i>Diospyros maritima</i> Bl.	129
DIONIT	<i>Diospyros nitida</i> Merr.	149
DIORUB	<i>Diospyros rubra</i> Lec.	141
DIPALA	<i>Dipterocarpus alatus</i> Roxb.	53
DIPTUR	<i>Dipterocarpus turbinatus</i> Gaertn. f.	90
DISBIN	<i>Disoxylum binectariferum</i> Hook.f.	95
DISLOU	<i>Disoxylum loureirii</i> Pierre	13
DISSP1	<i>Disoxylum</i> sp1	54
DISTPO	<i>Disoxylum tpongense</i> Pierre	102
ELAPET	<i>Elaeocarpus petiolatus</i> (Jack.) Wall ex Kurz.	14
ELASTI	<i>Elaeocarpus stipularis</i> Bl.	96
ERISIN	<i>Erismanthus sinensis</i> Oliv.	145
EXCOPP	<i>Excœcaria oppositifolia</i> Griff.	119
FICUSP	<i>Ficus</i> sp.	15
GARNIG	<i>Garcinia nigrolineata</i> Pl. ex T. And.	142
GARVIL	<i>Garcinia vilersiana</i> Pierre	103
GONLOB	<i>Gonocaryum lobbianum</i> (Miers.) Kurz.	76
GREPAN	<i>Grewia paniculata</i> Roxb. ex DC.	123
HALCOR	<i>Haldina cordifolia</i> i	131
HCT093	HCT093	16
HCT397	HCT397 <i>Garcinia</i>	55
HCT436	HCT436	77
HCT439	HCT439 <i>Dehaasia</i>	17
HCT525	HCT525	78
HCT535	HCT535 <i>Garcinia</i>	18
HCT543	HCT543	56
HCT569	HCT569	150
HCT572	HCT572	19
HCT575	HCT575 <i>Mangifera</i>	20
HCT617	HCT617 <i>Vitex</i>	21
HCT814	HCT814 <i>Randia</i>	22
HCT821	HCT821 <i>Polyalthia</i>	57
HCT822	HCT822	108
HCT846	HCT846	58
HCT860	HCT860	23
HCT879	HCT879	59
HCT899	HCT899 <i>Polyalthia</i>	91
HELTER	<i>Heliciopsis terminalis</i> (Kurz) Sleumer	24
HIBMAC	<i>Hibiscus macrophyllus</i> Roxb. ex Hornem	92
HOPODO	<i>Hopea odorata</i> Roxb.	60
HYMORI	<i>Hymenodictyon orixense</i> (Roxb.) Malb.	25
ILECOC	<i>Ilex cochinchinensis</i> (Lour.) Loesen.	152
KIBLAU	<i>Kibatalia laurifolia</i> (Ridl.) Woods	109
KNELEN	<i>Knema lenta</i> Warb.	147

Annexe

Code	Espèces	N°
KOPSSP	<i>Kopsia</i> sp.	26
LAGCAL	<i>Lagerstrœmia calyculata</i> Kurz.	158
LAGDUP	<i>Lagerstrœmia duperreana</i> Pierre ex Gagn.	27
LAGOVA	<i>Lagerstrœmia ovalifolia</i> Teijsin. & Binn.	133
LINMIC	<i>Linociera microstigma</i> Gagn.	61
LINPIE	<i>Linociera pierrei</i> Gagn.	143
LINSP1	<i>Linociera</i> sp1	144
MADPIE	<i>Madhuca pierrei</i> (Williams) H. J. Lam.	134
MANDON	<i>Mangifera dongnaiensis</i> Pierre	28
MANDUP	<i>Mangifera duperreana</i> Pierre	62
MANFOE	<i>Mangifera fœtida</i> Lour.	79
MANOVA	<i>Mangifera ovalifolia</i>	29
MARSTI	<i>Markhamia stipulata</i> var. <i>pierrei</i> (Dop) Sant.	30
MILDIP	<i>Milletia diptera</i> Gagn.	63
MILNIG	<i>Milletia nigrescens</i> Gagn.	97
MITTHO	<i>Mitrephora thorelii</i> Pierre	138
MURPAN	<i>Murraya paniculata</i> (L.) Jack.	110
NEPMEL	<i>Nephelium melliferum</i> Gagn.	139
OCHSIA	<i>Ochrocarpus siamensis</i> T. Anders.	155
OLEMAC	<i>Olea macrophylla</i> Gagn.	64
ORMTON	<i>Ormosia tonkinensis</i> Gagn.	31
PALOBO	<i>Palaquium obovatum</i> (Griff.) Engleter var. <i>obovatum</i>	32
PARANN	<i>Parinari annamensis</i> Hance	33
PELDAS	<i>Peltophorum dasyrrachis</i> var. <i>tonkinensis</i> (Pierre)K. & S. S. Larsen	34
PERMOL	<i>Persea mollisi</i>	98
PHOPAL	<i>Phoebe pallida</i> Nees.	65
POLCOR	<i>Polyalthia corticosa</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	111
POLLUE	<i>Polyalthia luensis</i> (Pierre) Fin. & Gagn.	112
PTEDIV	<i>Pterospermum diversifolium</i> Bl.	113
PTEGRE	<i>Pterospermum grewiaefolium</i> Pierre	80
PTEMAC	<i>Pterocarpus macrocarpus</i> i	35
RANPYC	<i>Randia pycnantha</i>	36
RANSP1	<i>Randia</i> sp1	37
ROTENC	<i>Rothmania encodon</i> (K. Schum.) Brem.	135
ROTVIE	<i>Rothmania vietnamensis</i> Tirv.	104
SAGELL	<i>Sageraea elliptica</i> (A. DC.) Hook. & Thoms.	146
SCOSPI	<i>Scolopia spinosa</i> (Roxb.) Warb.	38
SEMGRA	<i>Semecarpus graciliflora</i> i	39
SEMRET	<i>Semecarpus reticulata</i> Lec.	40
SINSIA	<i>Sindora siamensis</i> Teysm. ex Miq. var <i>siamensis</i>	41
SOPIN	<i>Spondias pinnata</i> (Koenig & L. f.) Kurz	42
STECOL	<i>Stereospermum colais</i> (Dillw.) Mabb.	81
STEOF	<i>Sterculia foetida</i> L.	43
STELAN	<i>Sterculia lanceolata</i> Cav.	120
STETON	<i>Sterculia tonkinensis</i> A. DC.	44
STRTAX	<i>Streblus taxoides</i> (Heyne) Kurz	132
SURMUL	<i>Suregada multiflora</i> (Juss.) H. Baill.	114
SYMLON	<i>Symplocos longifolia</i> Fletcher	82
SYZGRA	<i>Syzygium grandis</i> Wight	45
SYZJAM	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston.	136
TARDIS	<i>Syzygium zeylanicum</i> (L.) DC.	83
TARSP1	<i>Tarenna disperma</i> (Hook. f.) Pit.	66

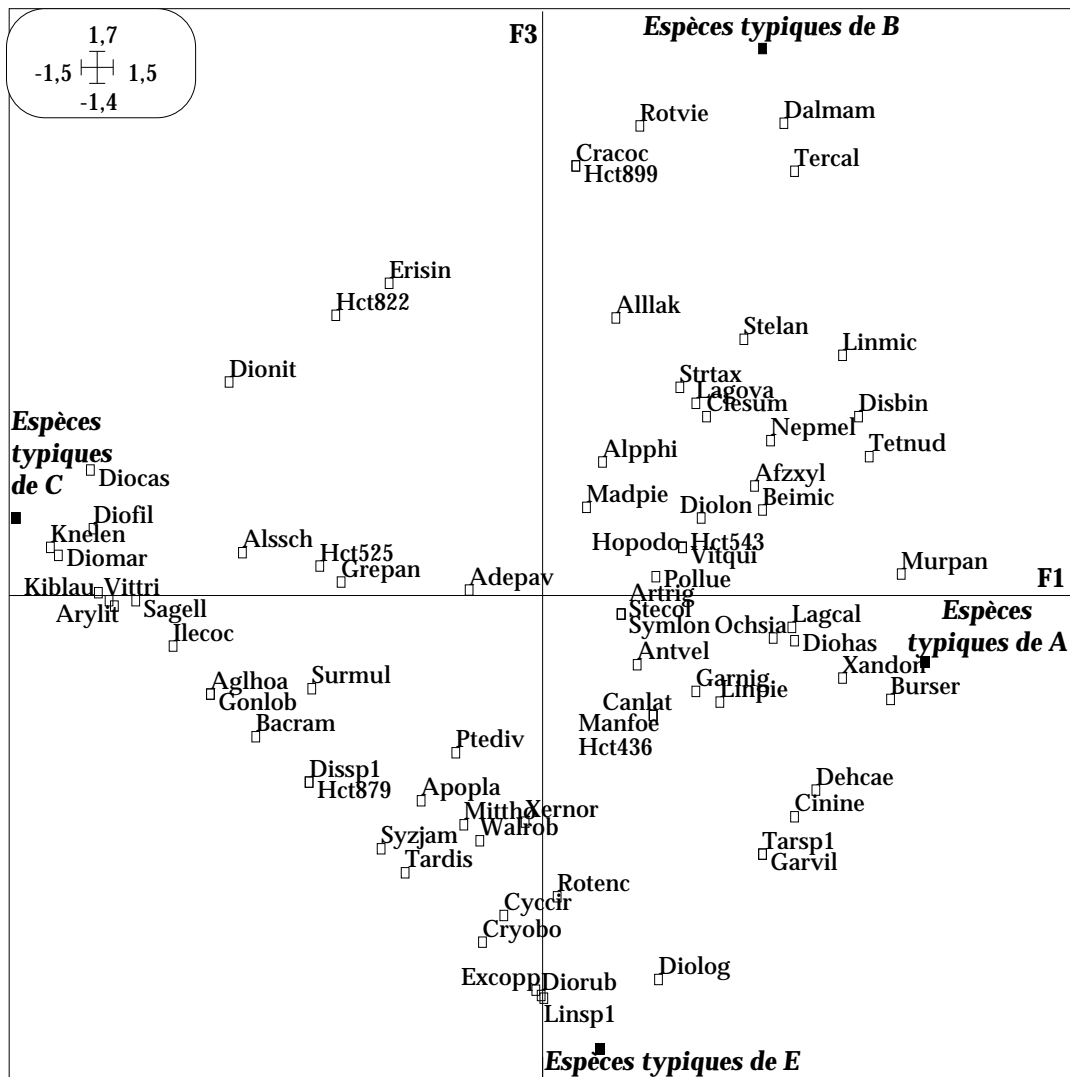
Annexe

Code	Espèces	N°
TERCAL	<i>Terminalia calamansanai</i> (Bl.) Rolfe	99
TERCOR	<i>Terminalia corticosa</i> Pierre ex Lan.	46
TERPIE	<i>Terminalia pierrei</i> Gagn.	67
TETNUD	<i>Tetrameles nudiflora</i> i	105
TURPSP	<i>Turpinia</i> sp.	47
VATODO	<i>Vatica odorata</i> (Griff.) Sym. subsp <i>odorata</i>	68
VITPIN	<i>Vitex pinnata</i> L.	84
VITQUI	<i>Vitex quinata</i> Williams	69
VITTRI	<i>Vitex tripinnata</i> (Lour.) Merr.	153
WALROB	<i>Walsura robusta</i> Roxb.	115
XANDON	<i>Xantolis dongnaiensis</i> (Dub.) Aubr.	124
XERNOR	<i>Xerospermum noronhianum</i> (Bl.) Bl.	151
XYLVIE	<i>Xylophia vielana</i> Pierre ex Fin. & Gagn.	70
XYLXYL	<i>Xylia xylocarpa</i> (Roxb.) Taubert	48

ANNEXE 6.2

Carte factorielle de toutes les espèces d'arbres adultes (158 au total) dans le plan F1/F3 après une analyse inter-parcelles.

Les axes dégagent 40,9% et 23,1% de l'inertie inter-parcelles. Les espèces sont repérées par un code (voir annexe 6.1).



ANNEXE 6.3

Effectifs d'arbres adultes et régénération naturelle des espèces G2 sur le transect 3.

Arbres Adultes	<i>Cycas circinalis</i>	3
	<i>Dehaasia triandra</i>	2
	<i>Xerospermum noronhianum</i>	2
	<i>Cleistanthus sumatranus</i>	1
	<i>Cratoxylon cochinchinensis</i>	1
	<i>Diospyros maritima</i>	1
	<i>Disoxylum binectiferum</i>	1
	<i>Grewia paniculata</i>	1
	HCT099	1
	HCT436	1
	<i>Ochrocarpus siamensis</i>	1
<i>Vitex tripinnata</i>	1	
Régénération naturelle	<i>Streblus taxoides</i>	40
	<i>Cleistanthus sumatranus</i>	26
	<i>Cratoxylon cochinchinensis</i>	17
	<i>Xerospermum noronhianum</i>	17
	HCT099	13
	<i>Aglaia repoeuensis</i>	12
	<i>Vitex tripinnata</i>	12
	<i>Diospyros maritima</i>	10
	<i>Ochrocarpus siamensis</i>	9
	<i>Aporusa planchoniana</i>	7
	<i>Dehaasia triandra</i>	6
	<i>Grewia paniculata</i>	4
	<i>Diospyros longebracteata</i>	1
	HCT436	1
	HCT899 <i>Polyalthia</i>	1
	<i>Linociera microstigma</i>	1
	<i>Nephelium melliferum</i>	1
<i>Suregada multiflora</i>	1	

ANNEXE 6.4**Liste des espèces G1 et G2 en régénération naturelle sur le transect 2.**

Les espèces sont classées par leur code. Les espèces G1 en régénération naturelle ont un diamètre < 20 cm et les espèces G2 un diamètre 10 cm.

Les espèces non identifiées sont codées par leur numéro d'herbier HCTxxx (Herbier Cat Tien).

Code	Espèces	G	Famille
AGLREP	<i>Aglaia repouensis</i>	G2	Meliaceae
APODIO	<i>Aporusa dioica</i>	G2	Euphorbiaceae
APOPLA	<i>Aporusa planchoniana</i>	G2	Euphorbiaceae
APOYUN	<i>Aporusa yunnanensis</i>	G2	Euphorbiaceae
ARYLIT	<i>Arytera littoralis</i>	G2	Sapindaceae
BACRAM	<i>Baccaurea ramiflora</i>	G2	Euphorbiaceae
CLESUM	<i>Cleistanthus sumatranus</i>	G2	Euphorbiaceae
CRACOC	<i>Cratoxylon cochinchinensis</i>	G2	Hypericaceae
CRYPAN	<i>Crypteronia paniculata</i>	G1	Crypteroniaceae
DALMAM	<i>Dalbergia mammosa</i>	G1	Mimosaceae
DILOVA	<i>Dillenia ovata</i>	G1	Dilleniaceae
DIOCAS	<i>Diospyros castaneata</i>	G2	Ebenaceae
DIOFIL	<i>Diospyros filipendula</i>	G2	Ebenaceae
DIOMAR	<i>Diospyros maritima</i>	G2	Ebenaceae
DIPALA	<i>Dipterocarpus alatus</i>	G1	Dipterocarpaceae
GREPAN	<i>Grewia paniculata</i>	G2	Tiliaceae
HOPODO	<i>Hopea odorata</i>	G1	Dipterocarpaceae
IRVMAL	<i>Irvingia malayana</i>	G1	Ixonanthaceae
LAGCAL	<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	G1	Lythraceae
LAGDUP	<i>Lagerstrœmia duperreana</i>	G1	Lythraceae
MILDIP	<i>Milletia diptera</i>	G2	Papilionaceae
PHOPAL	<i>Phoebe pallida</i>	G2	Lauraceae
POLCER	<i>Polyalthia cerasoides</i>	G2	Annonaceae
TERMYR	<i>Terminalia myriocarpa</i>	G1	Combretaceae
VITPIN	<i>Vitex pinnata</i>	G1	Verbenaceae
VITSP1	<i>Vitex sp1</i>	G2	Verbenaceae
WALCOC	<i>Walsura cochinchinensis</i>	G2	Meliaceae

ANNEXE 6.5**Liste des espèces G1 et G2 en régénération naturelle sur le transect 1A.**

Les espèces sont classées par leur code. Les espèces G1 en régénération naturelle ont un diamètre < 20 cm et les espèces G2 un diamètre 10 cm.

Les espèces non identifiées sont codées par leur numéro d'herbier HCTxxx (Herbier Cat Tien).

Code	Espèces	G	Famille
ANICOS	<i>Anisoptera costata</i>	G1	Dipterocarpaceae
APODIO	<i>Aporusa dioica</i>	G2	Euphorbiaceae
APOYUN	<i>Aporusa yunnanensis</i>	G2	Euphorbiaceae
BEIMIC	<i>Beilschmiedia micranthopsis</i>	G1	Lauraceae
CALPIS	<i>Calophyllum pisiferum</i>	G2	Guttifereae
CARLAN	<i>Carallia lancaefolia</i>	G2	Rhizophoraceae
DILOVA	<i>Dillenia ovata</i>	G1	Dilleniaceae
DIOCAS	<i>Diospyros castaneata</i>	G2	Ebenecaeae
DIPALA	<i>Dipterocarpus alatus</i>	G1	Dipterocarpaceae
GARBEN	<i>Garcinia benthami</i>	G1	Guttifereae
HCT211	HCT211 <i>Syzygium</i>	G2	Myrtaceae
HOPODO	<i>Hopea odorata</i>	G1	Dipterocarpaceae
LAGCAL	<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	G1	Lythraceae
LAGSPE	<i>Lagerstrœmia speciosa</i>	G2	Lythraceae
LOPWIG	<i>Lophopetalum wightianum</i>	G1	Celastraceae
SYZSP3	<i>Syzygium sp3</i>	G2	Myrtaceae
VITPIN	<i>Vitex pinnata</i>	G1	Verbenaceae

ANNEXE 6.6**Liste des espèces G1 et G2 en régénération naturelle sur le transect 1_B.**

Les espèces sont classées par leur code. Les espèces G1 en régénération naturelle ont un diamètre < 20 cm et les espèces G2 un diamètre 10 cm.

Les espèces non identifiées sont codées par leur numéro d'herbier HCTxxx (Herbier Cat Tien).

Code	Espèces	G	Famille
ALBISP	<i>Albizia sp.</i>	G1	Mimosaceae
APHPOL	<i>Aphanamixis polystachia</i>	G1	Meliaceae
APODIO	<i>Aporusa dioica</i>	G2	Euphorbiaceae
APOYUN	<i>Aporusa yunnanensis</i>	G2	Euphorbiaceae
ARYLIT	<i>Arytera littoralis</i>	G2	Sapindaceae
CARLAN	<i>Carallia lancaefolia</i>	G2	Rhizophoraceae
CRAFOR	<i>Cratoxylon formosum</i>	G2	Hypericaceae
DILOVA	<i>Dillenia ovata</i>	G1	Dilleniaceae
DIOCAS	<i>Diospyros castaneata</i>	G2	Ebenaceae
GARBEN	<i>Garcinia benthami</i>	G1	Guttifereae
GREPAN	<i>Grewia paniculata</i>	G2	Tiliaceae
HCT835	HCT835 <i>Barringtonia</i>	G2	Lecythidaceae
HOPODO	<i>Hopea odorata</i>	G1	Dipterocarpaceae
IRVMAL	<i>Irvingia malayana</i>	G1	Ixonanthaceae
LAGCAL	<i>Lagerstrœmia calyculata</i>	G1	Lythraceae
LAGSPE	<i>Lagerstrœmia speciosa</i>	G2	Lythraceae
MARSTI	<i>Markhamia stipulata</i>	G1	Bignoniaceae
PARANN	<i>Parinari annamensis</i>	G1	Rosaceae
PHOPAL	<i>Phoebe pallida</i>	G2	Lauraceae
POLLUE	<i>Polyalthia luensis</i>	G2	Annonaceae
SPOPIN	<i>Spondias pinnata</i>	G1	Anacardiaceae
THEPOP	<i>Thespesia populnea</i>	G2	Nepenthaceae
VITTRI	<i>Vitex tripinnata</i>	G2	Verbenaceae
XYLDOL	<i>Xylia dolabriformis</i>	G1	Mimosaceae
TERMYR	<i>Terminalia myriocarpa</i>	G1	Combretaceae
VITPIN	<i>Vitex pinnata</i>	G1	Verbenaceae
VITSP1	<i>Vitex sp1</i>	G2	Verbenaceae
WALCOC	<i>Walsura cochinchinensis</i>	G2	Meliaceae