

Université de Kisangani

Faculté des Sciences

*Département d'Ecologie et Gestion des
Ressources Végétales*



B.P. 2012 Kisangani

Organisation spatiale de la diversité spécifique d'arbres en forêt tropicale dans le bassin nord-est de la Cuvette Centrale Congolaise.

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

Spécialité: Biodiversité et Ecologie forestière

Par

Janvier Lisingo wa Lisingo

Promoteur : **Pr Dr Léopold Ndjele M-B.** (Université de Kisangani)
Co-promoteur : **Pr Dr Olivier J. Hardy** (Université Libre de Bruxelles)

Année académique 2015-2016

Remerciements

Je n'aurais jamais pu écrire cette thèse sans le soutien exceptionnel d'un certain nombre de personnes que je remercie vivement.

J'exprime toute ma gratitude au Professeur Emérite Jean Lejoly et au Professeur Ordinaire Léopold Ndjele Mianda-Bungi qui sont à l'origine de ce thème de recherche et pour la lourde responsabilité du Promoteur que le Professeur Ndjele a acceptée volontiers. Je ne vous remercierai jamais assez pour m'avoir fait confiance et pour toutes les facilités administratives que vous avez entreprises pour rendre possible cette thèse. Je remercie le Professeur Olivier Hardy de l'Université Libre de Bruxelles pour son rôle déterminant dans la réalisation de cette thèse. Olivier Hardy est la personne avec qui j'ai beaucoup échangé dans le cadre de ce travail. Il a souvent compris avant moi ce que j'essayais de réaliser et m'a fermement mais doucement et amicalement remis sur les bons rails chaque fois que je m'en écartais. Merci, Olivier pour votre implication personnelle qui a permis à mon projet de thèse d'aller jusqu'à son terme et pour m'avoir accueilli volontiers deux fois en stage dans votre laboratoire à l'ULB.

Cette thèse repose en grande partie sur l'analyse des données multivariées. L'aide précieuse de mes amis : Dr Jason Vleminckx, Dr Gilles Dauby de l'ULB, Dr Maxime Réjou-Méchain du French Institute of Pondicherry et Professeur Christian Amani du CIFOR a été déterminante dans le choix des méthodes employées ainsi que dans l'usage des scripts avec le logiciel R. Jason Vleminckx mérite une mention spéciale pour son extraordinaire générosité : alors qu'il écrivait lui-même sa thèse, il a revu chacune de mes analyses statistiques aussi attentivement comme s'il s'était agi des siens. Merci infiniment pour ces longues journées au labo devant l'ordinateur et qui se terminaient le plus souvent tard autours *d'un verre dans les intestins de Bruxelles*.

Le Professeur Thomas Drouet du Laboratoire d'Ecologie Végétale et Biogéochimie (EVB) de l'Université Libre de Bruxelles m'a accompagné dans le fatidique travail d'analyses de mes échantillons des sols financées, encore généreusement par Olivier Hardy. Merci Thomas pour avoir supporté les caprices et les plaintes d'un *apprenti-pédologue*.

Je suis très reconnaissant envers les membres du Comité d'Accompagnement Pédagogique et Scientifique « CAPS » : les Professeurs Faustin Boyemba, Jean-Marie Kahindo, Jean-Rémy Makana, Jean-Pierre Mukandama et le Docteur Jan Kennis dont les sages conseils et remarques ont permis de recadrer, d'orienter et d'enrichir certains aspects de cette thèse. Merci particulier à Faustin Boyemba et Jean-Rémy Makana pour m'avoir fourni une bonne partie des données d'inventaires botaniques de la région de l'Ituri.

Je remercie également les Professeurs Benoît Dhed'a, Jean-Pierre Mate, Hippolyte Nshimba, Honorine Ntahobavuka, Jean-Louis Juakaly, Christophe Lomba, Guy-Crispin Gembu, Franck Bapeamoni, Valentin Kamabu et le Conservateur John Mabay pour leurs conseil et encouragement ainsi que tous les corps académique, scientifique, administratif et ouvrier de la Faculté des Sciences de l'UNIKIS.

La réalisation de cette thèse a été rendue logistiquement possible grâce aux ressources financières de la Commission de l'Union Européenne au travers les projets REFORCO et FCCC pilotés par le CIFOR pour le renforcement des capacités des jeunes chercheurs Congolais en gestion de la biodiversité forestière. Merci au Docteur Quentin Ducenne, Directeur de ces projets pour avoir administré en bon père de famille notre bourse et pour toutes les facilités administratives m'accordées lors de mes différents séjours de stage en Belgique.

Le travail d'une thèse c'est aussi un environnement de travail, une collaboration mutuelle et amicale entre les chercheurs-doctorants. Je pense particulièrement aux Docteurs Roger Katusi, Dimanche Yenga, Prosper Sabongo ; aux Doctorants Cyrille Tshimpanga, Alide Kidimbu, Faustin Mbayu, Jérôme Ebuy, Léonard Makelele et Paluku Muvatsi pour ces moments de joie et du travail accablant dans la salle des doctorants.

Que mes compagnons de terrain, avec qui j'ai bravé la chaleur et l'humidité, au milieu d'insectes dans la forêt lors de différentes missions de terrain ; Ir. Pie Sindani et Pasteur Aston Mayani, excellents botanistes de terrain ainsi que tous les étudiants qui ont participé avec moi aux campagnes d'inventaires botaniques, retrouvent dans ce travail l'encre indélébile de leur collaboration.

Quelques bons amis, frères et connaissances, dont Alphonse Yangambi et épouse Wivinne, Julien Kasai, Bijou Lituka, Rosie Emeleme, Elie Bugentho, Papa Cyrille Adebu, Dr Sylvain Kumba, Maître Freddy Likombe, Bruno Likombe, Patience Bonginda, Diane Uwaca, Nicole Toke, Délice Bawa et Théophile Yaloso méritent d'être remerciés pour leur sympathie.

Je remercie chaleureusement ma famille, particulièrement mes parents Felix Lisingo et Pélagie Besendja, Rémy Lisingo et Claire-Marie Yabaombo ; mes sœurs Virginie et époux Prof Roger Ekongo, Hortense, Céline et époux Maître Pierre Saïle et Jeannette ; mes cousines et cousins Bébé Sawela et époux Jean-Claude Masangu, Jeanine, Lavime. Merci particulier à Franck Sawela et sa compagne, maman Julie Balou qui m'ont chaleureusement accueilli et hébergé à Paris en France.

Par-dessus tout je tiens à remercier ma femme, Françoise Yawike pour son soutien qui ne peut être pris en défaut et sa fidélité qui ne peut se tromper.

Je dédie avec toute mon affection ce travail à mon ami personnel, le Conseiller Principal du Chef de l'Etat Faustin Lokinda « *Leo Mwanga* » pour tout ce que tu sais ; à mes filles bien aimées Audrey-Clémentine, Emma et Christella.

Je garde une pensée pieuse envers ma défunte et bien aimée mère, Clémentine. Pour toujours et à jamais, tu es ma mère...

Résumé

Cette étude analyse les communautés d'arbres (en termes de richesse spécifique, abondance et diversité) et détermine les effets de la variation des facteurs environnementaux, notamment édaphiques sur la composition spécifique d'arbres dans quelques blocs forestiers au sein de la cuvette centrale congolaise.

Pour cela nous avons fait usage des données botaniques et édaphiques provenant d'inventaires réalisés sur quatre sites dans la partie nord-est de la cuvette centrale congolaise qui constitue le District phytogéographique centro-oriental de la Maïko (Ndjele, 1988). Les données recueillies nous ont permis de documenter la variation de la richesse en arbres et de mettre en évidence un impact significatif de quelques propriétés physico-chimiques du sol sur la composition en espèces d'arbres dans la forêt tropicale de la cuvette centrale congolaise.

Le **chapitre 3** a caractérisé et comparé la richesse spécifique, les indices de diversité locale, beta et régionale dans les quatre sites d'étude. Dans l'ensemble nous avons quantifié 13371 individus d'arbres, représentant 382 espèces, 194 genres et 50 familles. Le nombre moyen d'espèces par surface d'inventaire (0,25 ha) était de 43 espèces pour le site de Yoko, 38 espèces pour Uma, 27 espèces pour RFO et 23 espèces pour Rubi-tele. Les sites les plus riches localement sont ceux de Yoko et Uma qui sont en même temps similaires en termes de la composition floristique.

Au **chapitre 4** nous avons analysé la variabilité des caractéristiques structurales, floristiques et de diversité spécifique entre les forêts hétérogène et monodominante à *Gilbertiodendron dewevrei* sur les quatre sites d'étude. A l'échelle de chaque site tout comme à l'échelle globale, la forêt hétérogène est plus riche que la forêt monodominante. Le cortège floristique de la forêt monodominante varie cependant entre les sites ; ce qui suggère que ce type forestier entretient des relations floristiques avec les formations hétérogènes adjacentes et seule la dominance de *G. dewevrei* influence la structure et la richesse spécifique dans ce peuplement.

Dans le **chapitre 5** nous avons pu démontrer une différence floristique très marquée entre les peuplements forestiers spatialement proches mais établis sur un substrat contrasté (sol sableux vs. sol argileux), cela à une échelle locale dans une forêt semi-caducifoliée de la réserve forestière de Yoko.

Dans le **chapitre 6** nous avons examiné la situation dans trois zones forestières le long d'un gradient altitudinal et édaphique allant de la vallée de la rivière Tshopo au pied d'inselbergs dans le paysage forestier d'Uma. Les caractéristiques édaphiques et floristiques propres à chaque zone sont définies. La texture, le pH du sol, la conductivité et l'altitude varient considérablement entre les trois zones et semblent influencer la distribution des abondances des espèces d'arbres.

En fin, dans le **chapitre 7**, nous avons analysé l'impact conjugué de la distance géographique et du type de sol sur la composition floristique des forêts de Yoko et Uma, deux sites distants d'environ 100 Km et séparés par le fleuve Congo. La statistique de Mantel a montré une corrélation plus grande avec la distance spatiale qu'avec les facteurs édaphiques. Ceci suggère donc à cette échelle, un impact significatif de l'effet « spatiale » sur le turnover spécifique.

Mots-clés : Ecologie des communautés, diversité spécifique, peuplement d'arbres, échelle spatiale, sol, Cuvette centrale congolaise, District centro-oriental de la Maïko.

Abstract

This study analyzes tree assemblage (in terms of specific richness, abundance and diversity) and determines variation of environmental effects, especially edaphic on the specific composition of trees in some forest blocks within the Congolese central basin.

We used botanical and edaphic data collected in four sites in the Northwestern part of the central Congolese basin that constitutes the central-oriental phytogeographic District of Maïko (Ndjele, 1988). The data permitted us to document variation of tree richness and to underline a significant impact of some physic-chemical properties of the soil on the composition of tree species in the tropical forest of the Congolese central basin.

Chapter 3 characterized and analyzed the specific richness, the local, beta and regional diversity indexes in the four study sites. On the whole, we inventoried 13,371 tree individuals, corresponding to 382 species, 194 genera and 50 families. The average number of species per inventory surface (0.25 ha) was 43 species for Yoko site, 38 species for Uma, 27 species for RFO, and 23 species for Rubi-Tele. The local richest sites are Yoko and Uma that are similar in terms of floristic composition.

In **chapter 4**, we analyzed variability of structural, floristic characteristics and of specific diversity among the heterogeneous and monodominant forests with *Gilbertiodendron dewevrei* in the four study sites. At the scale of each site and at the global scale, heterogeneous forest is richer than the monodominant forest. However, the floristic composition of the monodominant forest varies among the sites, which shows that there are floristic relationships between this type of forest and contiguous heterogeneous formations and only dominance of *G. dewevrei* influences the structure and specific richness in this population.

In **chapter 5**, we showed a distinct floristic difference among spatially near forest populations, but settled on contrasted substrate (sandy soil vs. clayey soil) at a local scale in a semi-deciduous forest of the Yoko Forest Reserve.

In **chapter 6**, we examined the situation in three forest zones along an altitudinal and edaphic gradient from the Valley of Tshopo River to the feet of inselbergs in the landscape of Uma forest. Edaphic and floristic characteristics specific to each zone are defined. The texture, pH of the soil, conductivity and altitude vary considerably among three zones and appear to influence distribution of abundances of the tree species.

Finally, in **chapter 7**, we analyzed the joint impact of geographic distance and the type of the soil on the floristic composition of Yoko and Uma forests 100 km away from each other and separated by the Congo River. Mantel's statistics showed a greater correlation with the special distance than with edaphic factors. Thus, at this scale it shows a significant impact of the "special" effect on the specific turnover.

Key words: Community ecology, specific diversity, tree population, spatial scale, soil, Congolese central basin, central-oriental District of Maïko.

Table des matières

Remerciements	i
Résumé	iii
Abstract.....	v
Table des matières	vii
Liste des figures.....	xiii
Introduction générale.....	1
0.1. Contexte scientifique de l'étude	1
0.2. Problématique	2
0.3. Hypothèses.....	4
0.4. Objectifs.....	5
0.5. Intérêts	5
0.6. Organisation de la thèse.....	6
Chapitre I. Etat de l'art	7
I.1. Les forêts tropicales humides : organisation et fonctionnement	7
I.2. Les forêts d'Afrique centrale.....	8
I.2.1. Phytogéographie et formations végétales	8
I.2.2. Principaux traits Hydro-géomorphologiques.....	11
I.2.3. Impact des fluctuations climatiques du passé sur le couvert forestier et la composition floristique des forêts tropicales d'Afrique centrale	12
I.2.4. Enjeux écologiques et socio-économiques	14
I.3. Coexistence et assemblage des espèces	15
I.3.1. Niveau d'organisation et échelle spatiale de la diversité biologique.....	15

I.3.2. Théories d'assemblage des communautés et structuration de la biodiversité	16
I.4. Les facteurs édaphiques et leur rôle dans l'organisation spatiale des communautés	21
Chapitre II. Cadre de l'étude et aspects méthodologiques.....	26
II.1. Cadre géographique : le Secteur Forestier Central	26
II.1.1. Localisation, limites et subdivisions phytogéographiques	26
II.1.2. Géologie, géomorphologie et climat	27
II.1.3. Végétation	30
II.2. Généralités à propos de matériel et méthodes.....	31
II.2.1. Localisation des sites d'étude et choix de protocole	31
II.2.2. Méthodes de collecte des données	33
II.2.3. Outils d'analyses statistiques	38
Chapitre III. Structure spatiale de la richesse spécifique d'arbres dans quelques blocs forestiers du nord-est du bassin congolais.....	41
III.1. Introduction	41
III.2. Matériel et Méthodes	42
III.2.1. Sites de l'étude	42
III.2.2. Collecte des données et identification botanique.....	42
III.2.3. Analyse des données	43
III.3. Résultats.....	46
III.3.1. Diversité taxonomique	46
III.3.2. Richesse spécifique totale par site et similarité floristique entre sites.....	47
III.3.3. Caractéristiques floristiques et structurales des peuplements.....	48
III.4. Discussion.....	57

III.4.1. Affinités floristiques et phytogéographiques entre blocs forestiers.....	57
III.4.2. Diversité des peuplements forestiers de la cuvette centrale congolaise dans le contexte de l’Afrique centrale.	58
Conclusion partielle.....	61
Chapitre IV. Variabilité structurale et floristique des forêts mixtes et monodominantes dans quelques blocs forestiers du nord-est du bassin congolais.....	62
IV.1. Introduction	62
IV.2. Méthodes	64
IV.2.1. Sites de l’étude.....	64
IV.2.2. Protocole de collecte des données	64
IV.2.3. Analyse des données.....	65
IV.3. Résultats	67
IV.3.1. Structure des peuplements forestiers	67
IV.3.2. Caractéristiques floristiques des peuplements	71
IV.3.3. Influence de la densité de <i>G. dewevrei</i> sur la diversité locale.....	81
IV.3.4. Tempéraments des espèces dans les peuplements	82
IV.4. Discussion	86
IV.4.1. Caractéristiques structurales	86
IV.4.2. Caractéristiques floristiques.....	89
IV.4.3. Traits fonctionnels et structure des peuplements.....	91
Conclusion partielle.....	92
Chapitre V. Analyse floristique et impact du déterminisme édaphique sur l’organisation de la strate arborescente supérieure à une échelle locale dans la forêt de la Réserve forestière de Yoko (R. D. Congo).....	93

V.1. Introduction.....	93
V.2. Matériel et méthodes.....	94
V.3. Résultats.....	96
V.3.1. Floristique globale.....	96
V.3.2. Principaux patrons de distribution des espèces.....	97
V.3.3. Structure floristique des peuplements.....	99
V.3.4. Déterminisme édaphique sur les groupements.....	103
V.4. Discussion.....	104
Conclusion partielle.....	107
Chapitre VI. Variation à l'échelle méso-locale de la composition floristique dans une forêt dense humide: rôle des facteurs édaphiques et topographiques.	108
VI.1. Introduction.....	108
VI.2. Matériel et méthodes.....	110
VI.2.1. Site de l'étude.....	110
VI.2.2. Protocole de collecte des données.....	111
VI.2.3. Analyse des données.....	112
VI.3. Résultats.....	113
VI.3.1. Caractéristiques floristiques des peuplements forestiers étudiés.....	113
VI.3.2. Structure spatiale des variables édaphiques.....	115
VI.3.3. Déterminisme de l'hétérogénéité édaphique sur la composition floristique.....	118
VI.4. Discussion.....	119
VI.4.1. Variance du gradient édaphique.....	119

VI.4.2. Les facteurs édaphiques affectent la diversité et la composition spécifique	120
Conclusion partielle	122
Chapitre VII. Effet de l'hétérogénéité édaphique et de la distance géographique sur la composition floristique des forêts de basse altitude des environs de Kisangani.....	123
VII.1. Introduction	123
VII.2. Matériel et méthodes	124
VII.2.1. Sites de l'étude et méthodes de collecte des données.....	124
VII.2.2. Analyse des données	125
VII.3. Résultats	126
VII.3.1. Abondance des espèces et variabilité floristique dans les peuplements.....	126
VII.3.2. Ordination des variables édaphiques	129
VII.3.3. Déterminisme édaphique sur la composition floristique.....	130
VII.3.4. Importance relative de la distance spatiale vs variation édaphique sur la composition floristique.....	131
VII.4. Discussion	132
VII.4.1. Composition et similarité floristique.....	133
VII.4.2. Variation floristique : rôle relatif des variables environnementales.....	134
VII.4.3. Distance géographique et différenciation de niche: une mesure du turnover spécifique	135
Conclusion partielle	137
Chapitre VIII. Discussion générale.....	138
VIII.1. Analyse rétrospective des méthodes utilisées.....	138
VIII.1.1. Protocole d'inventaire et échantillonnage.....	138

VIII.1.2. Identification et nomenclature.....	138
VIII.1.3. Analyse de la diversité	139
VIII.1.4. Variation de la composition floristique.....	139
VIII.2. Retour sur les résultats obtenus	141
VIII.2.1. Affinités floristiques entre les sites et les peuplements forestiers.....	141
VIII.2.2. Déterminisme environnemental des patrons de compositions spécifiques	143
VIII.2.3. La texture du sol : un déterminant majeur de la composition des espèces	144
Conclusion générale et perspectives	146
1. Conclusion	146
2. Perspectives	147
Références bibliographiques	149
Annexes I	

Liste des figures

Figure 1. <i>Les centres d'endémismes régionaux d'Afrique (White, 1983).....</i>	10
Figure 2. <i>Les trois domaines ou sous-centres d'endémisme de la Région guinéo-congolaise.....</i>	12
Figure 3. <i>Principaux cours d'eau et reliefs du massif forestier d'Afrique centrale.</i>	12
Figure 4. <i>Localisation des potentiels refuges forestiers au sein de la région guinéo-congolaise d'après la distribution des richesses spécifiques.</i>	14
Figure 5. <i>Illustration des trois échelles spatiales de la diversité, alpha, beta et gamma.</i>	16
Figure 6. <i>Illustration du modèle neutre de Hubbell (2001).</i>	18
Figure 7. <i>Représentation schématique des niches écologiques sous forme d'un hypervolume.</i>	19
Figure 8 . <i>Illustration schématique d'assemblage local des espèces à partir d'un pool régional résultant du mécanisme de filtre environnemental.</i>	21
Figure 9 . <i>Secteur Forestier Central avec les 4 districts.</i>	27
Figure 10 . <i>Carte de distribution des sols récents et ferrallitiques de la RDC.....</i>	29
Figure 11 . <i>Carte montrant les 4 sites où les récoltes ont eu lieu.....</i>	33
Figure 12 . <i>Parcelle de 0,25 ha subdivisée en 4 quadrats de 25 x 25 m.....</i>	34
Figure 13 . <i>Répartition de la diversité spécifique des familles dans les 4 sites.....</i>	47
Figure 14 . <i>Richesse spécifique totale raréfiée en fonction de la surface d'inventaire pour les quatre sites </i>	48
Figure 15 . <i>Diversité alpha moyenne exprimée par l'indice $S_{(50)}$ dans les quatre sites.....</i>	49
Figure 16 . <i>Courbe de raréfaction de la richesse spécifique standardisée au niveau local pour chacun des sites étudiés.....</i>	49
Figure 17 . <i>Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Yoko.</i>	50
Figure 18 . <i>Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Uma.</i>	51
Figure 19 . <i>Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Rubi-tele.</i>	51
Figure 20 . <i>Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Ituri.....</i>	52
Figure 21 . <i>Spectres brutes de tempéraments et de l'indice pionnier par site.....</i>	56
Figure 22 . <i>Relation entre la diversité spécifique et la taille de la parcelle d'inventaire dans les différentes forêts d'Afrique centrale.</i>	59
Figure 23 . <i>Comparaison de l'indice alpha de Fisher dans les forêts tropicales de cinq pays d'Afrique centrale... ..</i>	60
Figure 24 . <i>Dispersion des valeurs de la densité (a) et de la surface terrière (b) dans les peuplements mixtes et monodominants pour l'ensemble des données.....</i>	67
Figure 25 . <i>Dispersion des valeurs de la densité (a) et de la surface terrière (b) dans les peuplements monodominants.....</i>	69
Figure 26 . <i>Dispersion des valeurs de la densité (à gauche) et de la surface terrière (à droite) dans les peuplements mixtes.. ..</i>	69

Figure 27 . Structures diamétriques comparées des deux peuplements dans les quatre sites.....	71
Figure 28 . Structures diamétriques comparées inter-peuplements (A et B) et de <i>G. dewevrei</i> (C) dans les quatre sites.....	71
Figure 29 . Dispersion des valeurs de la richesse spécifique (a) et de $S_{(50)}$ (b) dans les deux peuplements pour l'ensemble des données.	72
Figure 30 . Courbe de raréfaction pour les deux types de peuplements dans l'ensemble.....	74
Figure 31 . Courbes de raréfaction des peuplements mixtes (trait vert) et à <i>G. dewevrei</i> (trait bleu) dans chaque site.	75
Figure 32 . Courbes de raréfaction des peuplements mixtes (en haut) et monodominants (en bas). ...	76
Figure 33 . Projection des parcelles sur les deux premiers axes de l'AFC sur base des données floristiques.....	77
Figure 34 . Projection des parcelles sur les deux premiers axes de l'AFC sur base des données floristiques ; cette fois-ci en excluant tous les individus de Limbali.....	79
Figure 35 . Régression de la richesse spécifique en fonction de la densité de <i>G. dewevrei</i> . En considérant tous les individus du peuplement	81
Figure 36 . Régression de la richesse spécifique en fonction de peuplement de <i>G. dewevrei</i> . En excluant tous les individus de <i>G. dewevrei</i>	82
Figure 37 . Variation de types de tempéraments entre les deux peuplements..	83
Figure 38 . Distribution des tempéraments en fonction des classes de diamètres dans la forêt monodominante.....	83
Figure 39 . Distribution des tempéraments en fonction des classes de diamètres dans la forêt mixte..	84
Figure 40 . CCA réalisée avec toutes les placettes et les tempéraments des espèces.....	85
Figure 41 . Relation Densité-surface terrière dans les peuplements mixtes.....	87
Figure 42 . Ordination par l'AFC suivant les axes I et II sur base des données d'abondances de 123 espèces.	98
Figure 43 . Résumé du dendrogramme présentant les deux types forestiers.....	99
Figure 44 . Espèces importantes dans la forêt sur sol sableux.....	101
Figure 45 . Espèces importantes dans la forêt sur sol argileux.....	101
Figure 46 . Courbe aire-espèces de deux types forestiers	103
Figure 47 . CCA réalisée avec tous les relevés et les variables édaphiques significatives	104
Figure 48 . Abondance relative comparée de quinze espèces les plus abondantes dans les deux types de forêt de Yoko.	106
Figure 49 . Schémas des dispositifs d'échantillonnage des arbres (A), Zone I et (B) Zones II et III.	111
Figure 50 . Ordination des placettes d'inventaire par l'AFC.	113
Figure 51 . Dispersion des valeurs de l'indice de Fisher alpha (a) et de $S_{(50)}$ (b) pour les trois zones.	114
Figure 52 . Courbes de raréfaction pour les trois zones	115

Figure 53 . <i>Ordination des parcelles x variables édaphiques par l'ACP</i>	117
Figure 54 . <i>Plan factoriel 1-2 de l'ordination directe par l'Analyse canonique des correspondances</i> ..	118
Figure 55 . <i>Plan factoriel 1-2 de l'ordination directe par l'Analyse canonique des correspondances</i> ..	121
Figure 56 . <i>Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) . ordination des parcelles sur les axes 1 et 2 (horizontal-vertical) avec les données d'abondance des espèces</i>	128
Figure 57 . <i>Ordination des parcelles x variables édaphiques par l'ACP</i>	130
Figure 58 . <i>Plan factoriel 1-2 de l'ordination directe par l'Analyse canonique des correspondances</i> ..	130
Figure 59 . <i>Variation de la similarité floristique en fonction de la distance géographique</i>	131
Figure 60 . <i>Exemple de l'isolement par la distance dans les forêts de terre ferme des pays du bassin amazonien</i>	136
Figure 61 . <i>Exemple de l'effet de l'hétérogénéité d'habitat sur la similarité spécifique dans la forêt tropicale d'Afrique centrale</i>	136

Liste des tableaux

Tableau 1 . <i>Synthèse bibliographique de quelques travaux traitant des relations entre les facteurs édaphiques et la végétation en forêt tropicale</i>	24
Tableau 2 . <i>Les types chorologiques reconnus</i>	37
Tableau 3 . <i>Nombre des placettes et superficie totale inventoriés dans les quatre stations d'étude</i>	42
Tableau 4 . <i>Liste des familles les plus diversifiées dans les quatre sites</i>	46
Tableau 5 . <i>Diversité régionale basée sur l'estimateur ACE (en diagonal) et similarité floristique intersite</i>	47
Tableau 6 . <i>Diversité floristique locale par site (moyenne ± écart-type) en nombre d'espèces (S), de genres (G), de familles (F) et de l'indice de diversité de Fisher alpha</i>	49
Tableau 7 . <i>les espèces les plus prépondérantes dans la florule globale selon leurs valeurs d'importance</i>	53
Tableau 8 . <i>Les espèces caractéristiques des peuplements de 4 sites étudiés</i>	54
Tableau 9 . <i>Spectre de distribution phytogéographique brut</i>	55
Tableau 10 . <i>Densité (D^{-ha}) et surface terrière en m^2/ha (G) moyennes au sein de N parcelles de 0,25 ha</i>	56
Tableau 11 . <i>Nombre des placettes et d'hectares (valeur entre parenthèses) inventoriés par type forestier dans les quatre stations d'étude</i>	64
Tableau 12 . <i>Synthèse des caractéristiques structurales</i>	68

Tableau 13 . Valeurs moyennes de diversité des forêts monodominantes et mixtes dans les quatre sites..	72
Tableau 14 . Cinq espèces les plus communes dans chaque type de forêt et dans chaque site.....	80
Tableau 15 . Corrélation entre la densité de <i>G. dewevrei</i> et la richesse spécifique....	81
Tableau 16 . Corrélation entre la densité de <i>G. dewevrei</i> et les tempéraments des espèces .	85
Tableau 17 . Valeurs de densité et de surface terrière de quelques forêts tropicales humides.....	88
Tableau 18 . Comparaison de la diversité spécifique dans quelques forêts en Afrique centrale.....	91
Tableau 19 . Diversité relative globale des familles en genres et espèces dans la florule étudiée.	97
Tableau 20 . Espèces abondantes avec leurs valeurs de la densité relative (DR) et de la dominance relative (DoR) dans les deux types forestiers.....	100
Tableau 21 . Valeurs de D_{130} moyen, de la surface terrière (G), de nombre de pieds et de nombre d'espèces pour la strate A dans les 8 relevés réalisés sur sol sableux.	102
Tableau 22 . Valeurs de D_{130} moyen, de la surface terrière, de nombre de pieds et de nombre d'espèces pour la strate A dans les 8 relevés réalisés sur sol argileux.....	102
Tableau 23 . Caractéristiques écologiques et structurales de trois zones d'étude.....	111
Tableau 24 . Synthèse des caractéristiques floristiques des peuplements forestiers étudiés avec k, le nombre d'arbres ré-échantillonnés à partir du peuplement à N individus.....	114
Tableau 25 . Similarité floristique interzones évaluée par l'indice de Morisita-Horn (diagonale inférieure) et l'indice NNESS (diagonale supérieure).....	115
Tableau 26 . Valeurs moyennes et écart-types des différentes variables édaphiques dans les trois types de sols des forêts étudiées.....	116
Tableau 27 . Pourcentage de variance (R^2) expliqué par les trois premiers axes de l'ACP entre les propriétés du sol.	117
Tableau 28 . Les quinze espèces les plus abondantes dans les deux sites.....	127
Tableau 29 . Variance expliquée par les quatre premiers axes de l'AFC sur la matrice de 62 parcelles x 259 espèces.....	128
Tableau 30 . Valeurs moyennes et écart-types des différentes variables édaphiques dans les deux sites étudiés.....	129
Tableau 31 . Résultats de test de Mantel pour évaluer l'impact de variables écologiques et de la distance géographique..	132

Sigles et Acronymes

ACA	: Afrique Centrale Atlantique
ACE	: Abundance-Based Coverage
ACP	: Analyse en Composante Principale
AFC	: Analyse Factorielle des Correspondances
AFCNS	: Analyse Factorielle des Correspondances Non Symétrique
ANOVA	: Analyse of Variance
APG	: Angiosperm Phylogeny Group
BG	: Bas-Guinéen
BP	: Before Present (à partir de 1950 par convention)
C	: Congolais
CAPS	: Comité d'Accompagnement Pédagogique et Scientifique
CCA/ACC	: Analyse Canonique des Correspondances
CCC	: Cuvette Centrale Congolaise
CDB	: Convention des Nations Unies sur la Diversité Biologique
CIFOR	: Center for International Foresterie Research / Centre International pour la Recherche Forestière
DBH	: Diamètre à hauteur de poitrine ou diamètre à 1m 30 du sol ou diamètre de référence
DCOM	: District Centro-Oriental de la Maïko
DR	: densité relative
EVB	: Ecologie Végétale et Biogéochimie
FAO	: Organisation des nations unies pour l'agriculture et l'alimentation
FCCC	: Forêts et Changement Climatique au Congo
G	: Surface terrière
GC	: Guinéo-Congolais
GPS	: Global Positioning System
GR ou DoR	: surface terrière relative
HG	: Haut-Guinéen
IndVal	: Indicator Value
IV	: valeur indicatrice
IVI	: Indice de Valeur d'Importance

LEGEBIV : Laboratoire d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité Végétale
MH : Morisita-Horn
NP ou NPLD : Non Pionnière
P : Pionnière
PFNL : Produit Forestier Non Ligneux
PI : Indice Pionnier
RBTL : Rubi-Tele
RCA : République Centrafricaine
RDC : République Démocratique du Congo
REAFOR : Relance pour la recherche agricole et forestière
REDD+ : Réduction des Emissions liées à la Déforestation et à la Dégradation des forêts
REFORCO : relance pour la recherche forestière en République Démocratique du Congo
RFO : Réserve de Faune à Okapi
RFY : Réserve forestière de Yoko
SB : Shade-Bearer
SFC : Secteur Forestier Central
ULB : Université Libre de Bruxelles
UNIKIS : Université de Kisangani

Introduction générale

0.1. Contexte scientifique de l'étude

Les forêts tropicales humides regorgent plus de la moitié de la diversité biologique de la planète terre (Orme et *al.*, 2005). Cette biodiversité est actuellement au centre des préoccupations scientifiques pour comprendre son origine, son organisation spatiale et les facteurs qui contribuent à sa maintenance (Chave, 2004 ; Mittelbach et *al.*, 2007).

Etant le second plus grand écosystème forestier tropical après l'Amazonie, les forêts d'Afrique centrale encore appelées « forêts du bassin du Congo » jouent un rôle important dans le système climatique global (Desclée et *al.*, 2014). Cependant, ces forêts sont fortement menacées et s'amenuisent assez rapidement, conséquences des activités humaines et des changements climatiques globaux (Laurance et *al.*, 2006). La conservation de ce vaste ensemble floristique et de sa biodiversité fait de ce dernier un objectif hautement prioritaire pour les Etats d'Afrique centrale et la communauté internationale (Myers et *al.*, 2000 ; Laurance et *al.*, 2006). Dans ce sens, plusieurs initiatives régionales et internationales ont été prises, soutenant la mise en œuvre d'une gestion durable des forêts du Bassin du Congo (Born, 2007). C'est dans ce cadre que les Etats d'Afrique centrale se sont engagés à augmenter de 15 % la superficie nationale des aires protégées pour la conservation suivant les recommandations de la Convention des Nations unies sur la Diversité Biologique (CDB).

Aussi, les révisions actuelles des législations forestières de la majorité des pays du bassin du Congo exigent à tous les exploitants forestiers d'intégrer dans leurs plans d'aménagement, les besoins des communautés locales riveraines et les objectifs de la conservation par la réduction des impacts négatifs du prélèvement du capital forestier (Angu et *al.*, 2014).

Pour rendre ces efforts efficaces, la communauté scientifique est appelée à jouer un rôle-clé puisque la mise en place et le suivi des politiques environnementales et socio-économiques ainsi que des stratégies de conservation de la biodiversité et du prélèvement des ressources d'une forêt reposent sur la connaissance précise de sa composition floristique, de sa dynamique et la compréhension des lois qui gouvernent l'organisation spatiale de sa biodiversité. Ainsi, la compréhension des processus historiques, évolutifs et écologiques liés au maintien et à l'organisation spatiale de la diversité biologique est cruciale puisque la conservation des espèces et de leur diversité intrinsèque dépend de ces mécanismes (Born, 2007).

Etant donné que le peuplement arborescent constitue la composante la plus dominante des forêts en Afrique centrale en termes de biomasse et de capacité d'influencer la structure de l'écosystème (Sonké, 1998 ; Tchouto, 2004 ; Lomba, 2011), il est nécessaire de documenter la richesse et la structuration spatiale de sa diversité, la distribution des traits fonctionnels et l'implication des facteurs environnementaux dans l'organisation des populations d'espèces d'arbres.

Dans ce sens, la connaissance des patrons écologiques et des mécanismes régissant l'organisation et la distribution spatiale des arbres revêt un intérêt scientifique fondamental pour la gestion des écosystèmes. Maréchal et *al.*, (2014) soulignent l'importance d'une bonne intégration des connaissances écologiques dans les décisions de gestion et dans la définition des stratégies d'inventaire des ressources naturelles et de la conservation de la biodiversité des forêts tropicales humides du bassin du Congo.

Ainsi, dans le cadre de l'aménagement durable et de gestion rationnelle des écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique centrale en général et de la Cuvette Centrale Congolaise (CCC) en particulier, il nous a paru opportun par une approche typologique descriptive et explicative, d'apporter les éléments de base quant en ce qui concerne les corrélations entre la composition floristique et les facteurs environnementaux, s'inscrivant ainsi dans la vision d'une gestion rationnelle définie par les projets REFORCO (Appui à la Recherche Forestière au Congo) et FCCC (Forêts et Changement Climatique au Congo) dans lesquels l'Université de Kisangani et le CIFOR (Centre de Recherche Forestière International) sont impliqués grâce au financement de l'Union Européenne.

0.2. Problématique

En Afrique, les forêts denses humides sont confinées dans le centre régional d'endémisme Guinéo-Congolais qui constitue l'un des cinq centres régionaux d'endémisme en Afrique subsaharienne avec une distribution plus ou moins continue. Ce centre comprend le second bloc des forêts tropicales humides dans le monde après l'Amazonie. Il est réparti en trois Domaines phytogéographiques définis sur base de l'endémisme des espèces à savoir le Haut-Guinéen, le Bas-Guinéen et le Congolais (White, 1979). De ces trois Domaines phytogéographiques, le Haut-Guinéen et le Bas-Guinéen sont les plus riches et les plus étudiés floristiquement (White, 1979 ; Parmentier et *al.*, 2011 ; Fayolle et *al.*, 2014).

Le Domaine Congolais qui en République Démocratique du Congo (RDC), s'étend dans la plaine de la cuvette centrale et les plateaux qui l'entourent (Aubreville, 1970) est aussi assez connu floristiquement (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Pierlot, 1966 ; Evrard, 1968). Parmi les contributions importantes relatives à la phytogéographie de la RDC, nous pouvons citer celle de Ndjele (1988) qui sur base des éléments endémiques de la flore vasculaire, a divisé la RDC en 13 Secteurs phytogéographiques dont le Secteur Forestier Central (SFC) lui-même subdivisé en quatre Districts à savoir l'Itimbiri, la Tshuapa, la Lukenie et la Maïko.

Dans ce Secteur caractérisé par des endémiques spécifiques en l'absence de particularités climatiques (Ndjele, 1988), plusieurs études botaniques menées font état des variations floristiques entre groupements forestiers (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Germain et Evrard, 1956 ; Gérard, 1960). Ces études, bien que limitées à des approches descriptives des peuplements ont permis de mieux connaître la composition floristique de la végétation. Cependant, la question de leur quantification, qui puisse ressortir les abondances spécifiques des populations et leurs variations entre peuplements dans les différents blocs forestiers à l'échelle régionale impliquant les facteurs environnementaux n'a été que très rarement abordée.

Aussi, contrairement aux forêts inondables et sur sols hydromorphes dont l'impact du substrat sur les regroupements des espèces végétales est connu (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Evrard, 1968 ; Nshimba, 2005), nous concédons avec Réjou-Méchain et *al.*, (2008) et Amani (2011) pour dire que l'impact du substrat édaphique sur l'organisation spatiale des espèces végétales dans les peuplements forestiers de terre ferme reste encore moins documenté dans le bassin du Congo en général et dans le Secteur Forestier Central en particulier.

C'est aussi le cas pour le District Centro-Oriental de la Maïko (DCOM) qui couvre notre zone d'étude où depuis trois décennies, des travaux en phytoécologie forestière sont effectués par les chercheurs de la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani (Mandango, 1982 ; Mosango, 1990 ; Nshimba, 2008). Toutefois, ces travaux sont presque tous exclusivement focalisés dans un seul site et n'intègrent que sommairement l'impact de l'édaphologie sur la structuration spatiale des espèces végétales.

Cependant, dans le cadre de la collaboration entre le « Laboratoire d'Ecologie et Gestion de la Biodiversité Végétale » (LEGEBIV) de la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani et le Laboratoire « Evolutionary Biology and Ecology » de l'Université Libre de Bruxelles,

certain aspects du rôle de l'hétérogénéité édaphique sur l'organisation des communautés végétales ont été abordés à une échelle locale très fine (Vleminckx et *al.*, 2015).

Le présent travail s'insère dans la continuation de cette collaboration. Nous proposons d'approfondir les analyses phytoécologiques sur l'étude de la variation spatiale de la diversité spécifique des peuplements d'arbres dans quelques blocs forestiers du District Centro-Oriental de la Maïko (Ndjele, 1988) et de l'impact des facteurs environnementaux sur cette variation. Ces blocs forestiers n'ont jamais fait l'objet d'études floristiques quantitatives et comparatives détaillées.

Pour mieux cerner notre problématique de variation spatiale de la diversité en arbres dans le District Centro-Oriental de la Maïko, cette étude va s'articuler autour des principales questions suivantes :

1. Comment varient la richesse et la composition spécifique locale dans les différents blocs forestiers?
2. Dans les forêts matures de terre ferme on retrouve le plus souvent les peuplements hétérogènes, riches en espèces et des peuplements adjacents monodominants moins riches. Existe-il une variabilité structurale et floristique de ces deux types de peuplements dans les différents sites de notre étude ?
3. Dans quelle mesure, les facteurs environnementaux et la distance géographique entre les entités forestières induisent le regroupement et la distribution d'arbres dans les forêts matures de terre ferme?

0.3. Hypothèses

Le DCOM est un vaste ensemble floristique physionomiquement homogène abritant une grande diversité spécifique avec un taux d'endémisme Guinéo-congolais élevé (Ndjele, 1988). Mais le réseau hydrographique constitué par le fleuve Congo et ses principaux affluents fragmente cette zone en plusieurs blocs forestiers à géomorphologie contrastée. Cette configuration phytogéographique nous pousse à formuler les hypothèses suivantes :

1. La richesse et la composition floristique locale varient fortement entre les différents blocs forestiers ;
2. Il existe une grande variabilité structurale et floristique entre les peuplements mixtes et monodominants à *G. dewevrei* au sein et entre les différents blocs forestiers ; le fonds

floristique du peuplement à *G. dewevrei* n'est pas similaire dans les blocs forestiers du DCOM ; des échanges floristiques existent entre ces deux types de peuplements ;

3. Dans les blocs forestiers présentant une forte hétérogénéité édaphique, comme les sites de Yoko et Uma, le regroupement des espèces d'arbres est surtout déterminé par les variations édaphiques ; Néanmoins, à une échelle spatiale plus grande, c'est la distance géographique qui joue un rôle prédominant sur le turnover d'espèces.

0.4. Objectifs

Cette étude vise à caractériser la richesse et la composition floristique et structurale des peuplements d'arbres, avec une attention particulière portée sur l'analyse des facteurs environnementaux à la base de la variance floristique dans les différents blocs des forêts de terre ferme du DCOM.

Pour atteindre cet objectif global, cette étude vise à :

1. Evaluer la diversité floristique des arbres et comparer la richesse spécifique des peuplements dans quelques blocs forestiers du DCOM.
2. Etudier les liens et la variabilité floristiques de deux types forestiers (monodominants et mixtes) par l'analyse de leurs cortèges floristiques dans quelques blocs forestiers du DCOM.
3. Evaluer l'impact de l'hétérogénéité environnementale (principalement les propriétés du sol) et des effets purement spatiaux sur la composition floristique et le turnover d'espèces aux échelles locale, méso-locale et régionale.

0.5. Intérêts

Cette thèse s'inscrit dans le débat sur l'organisation spatiale des peuplements d'arbres à l'échelle locale et régionale. Basée sur les données quantitatives d'inventaires, elle se focalise autour de l'importance relative des facteurs environnementaux sur cette organisation. Les patrons de l'organisation biologique des peuplements d'arbres ainsi connus, permettront de définir des stratégies d'inventaire floristique dans les écosystèmes forestiers de la cuvette centrale congolaise. La connaissance des patrons écologiques gouvernant la distribution et l'organisation spatiale de la phytodiversité de ces forêts permettra également de définir et de mettre en place des règles de gestion appropriées pour la protection et la conservation de la phytodiversité des écosystèmes forestiers du DCOM faisant l'objet de la présente étude.

0.6. Organisation de la thèse

A part l'introduction et la conclusion générale, cette dissertation est composée de huit chapitres organisés de la manière suivante :

- le chapitre I expose l'état de l'art, c'est-à-dire l'état de nos connaissances actuelles sur l'organisation spatiale et l'écologie des communautés en milieu forestier tropical.
- le chapitre II présente le cadre phytogéographique, décrit les sites de l'étude et expose les démarches entreprises pour la collecte et les analyses statistiques des données.

Les chapitres concernant les Résultats sont regroupés en deux grandes parties :

La première partie est dédiée à la comparaison de la richesse spécifique d'arbres et de la structure du peuplement dans quelques blocs forestiers du District Centro-Oriental de Maïko et comprend :

- le chapitre III qui caractérise la variation spatiale de la richesse et de la composition spécifique dans les différents blocs forestiers.
- le chapitre IV présente la variabilité structurale et floristique des peuplements hétérogènes et monodominants à *Gilbertiodendron dewevrei*.

La deuxième partie concerne l'influence des facteurs environnementaux sur la composition d'espèces d'arbres aux différentes échelles spatiales et comprend :

- le Chapitre V qui analyse la réponse de la composition d'espèces d'arbres de la strate arborescente supérieure au changement des conditions édaphiques (sol sableux *versus* sol argileux) à une échelle locale dans la réserve forestière de Yoko.
- le chapitre VI traite de la variation à l'échelle méso-locale de la composition floristique dans trois habitats différents du point de vue topographique et édaphique dans le paysage forestier d'Uma.
- le chapitre VII analyse le rôle de la distance géographique sur la similarité floristique entre deux entités floristique (Yoko et Uma) séparées par le fleuve Congo en fonction de types de sol à une échelle spatiale large.

En fin, le chapitre VIII présente une discussion rétrospective du choix et de la pertinence des principales méthodes utilisées et des principaux résultats obtenus dans les chapitres précédents.

Chapitre I. Etat de l'art

I.1. Les forêts tropicales humides : organisation et fonctionnement

Les forêts tropicales humides, autrement appelées *Zonobiome I* selon la définition de Walter et Box (1976) se répartissent entre le tropique du cancer et le tropique du capricorne, dans une bande de plus ou moins 23,5° autour de l'équateur (Chave, 2000). Connues pour abriter la biodiversité la plus élevée au monde (Leigh et al., 2004), on les retrouve en Amérique (forêt néotropicale), en Afrique, en Asie et en Océanie (forêt paléotropicale). Ces forêts sont définies comme des formations végétales fermées où les houppiers des arbres se touchent (Aubreville, 1957).

L'existence de ce type de végétation est étroitement liée aux climats humides et chauds, caractérisés par une moyenne de température comprise entre 20° et 27° C (Alexandre, 1998). Ces formations végétales comportent 2 variantes qui sont dictées par le régime pluviométrique : d'une part, les forêts denses sempervirentes dont la majorité des arbres restent feuillies pendant toute l'année et d'autre part, les forêts denses semi-décidues, où une partie des arbres perdent plus ou moins totalement leurs feuilles durant les périodes les plus sèches de l'année (4-6 mois).

Loin d'être une simple juxtaposition d'arbres, ces forêts sont une combinaison des composantes végétales, animales, édaphiques et climatiques en perpétuelles interactions (Guillaumet et Kahn, 1979). Ce qui fait leur singularité et qui est l'objet de bien des recherches scientifiques, c'est l'extraordinaire complexité et diversité des moyens par lesquels les plantes accomplissent leurs fonctions vitales. Complexité, non seulement dans leur composition spécifique (Richards 1952), mais aussi par la présence d'une variété de niches écologiques et d'habitats. Ce qui se traduit par une hétérogénéité qui caractérise cet écosystème, expression des multiples interactions entre les espèces et leur environnement.

Les formes des végétaux supérieurs au sein d'une forêt tropicale humide varient des petites plantes herbacées aux grands arbres ligneux. Cette variabilité de forme de vie végétale est inégalement répartie dans les différents compartiments verticaux et horizontaux des écosystèmes forestiers (Gillet, 2000 ; Senterre, 2005). Bien de recherches empiriques renseignent que la variabilité des formes biologiques chez les végétaux au sein d'une forêt est la résultante d'une série d'interactions et d'adaptations entre les différentes espèces et leur milieu (Favrichon et al., 1998).

Ces adaptations se traduisent par une organisation structurale hétérogène dont la présence de plusieurs formations forestières justifie ainsi les aptitudes de tolérance et la coexistence des certaines espèces dans le milieu (Hardy et Sonké, 2004).

La grande hétérogénéité des forêts tropicales humides permet d'analyser le changement de la composition floristique (abondance et richesse en espèces) et de déterminer les différents facteurs environnementaux responsables des variations ou du maintien de la structure d'une végétation. Par ailleurs, la détermination des communautés écologiquement apparentées constitue un outil indispensable pour la typologie de la végétation et l'analyse de la variabilité biologique des forêts (Senterre, 2005).

En termes de biodiversité, les forêts denses tropicales, disposent d'une phytodiversité exceptionnellement riche et recèlent la plus large diversité spécifique des plantes à fleur (Puig, 2001). Elles présentent près des deux tiers de l'ensemble des espèces des plantes à fleur, soit environ 180000 espèces sur les 250000 espèces connues (Poncy et Labat, 1995 in Puig, 2001). La diversité des forêts tropicales denses est répartie sur plusieurs étages de végétation, caractérisées par un grand nombre d'espèces d'arbres (Tchouto, 2004). Cette grande diversité d'espèces d'arbres constitue une source importante de devises pour les Etats et une ressource non négligeable pour les communautés locales riveraines des forêts tropicales.

I.2. Les forêts d'Afrique centrale

I.2.1. Phytogéographie et formations végétales

A l'intérieur des trois grands biomes, définis principalement par les conditions éco-climatiques, la végétation varie d'une région à l'autre en fonction de son histoire et de la distribution de ses espèces (Vande Weghe, 2004). Les régions phytogéographiques partagent en grande partie les mêmes conditions écologiques et possèdent un certain nombre d'espèces communes. Mais elles se distinguent par le fait que chacune d'elles possède aussi ses propres espèces endémiques.

Ainsi, White (1979) a pu découper l'Afrique en vingt entités régionales ou phytochories en fonction de la distribution des espèces endémiques (Figure 1) parmi lesquelles, le centre d'endémisme Guinéo-Congolais (GC) avec ses 288 espèces endémiques dont font partie les forêts d'Afrique centrale appelées autrement, forêts du bassin du Congo.

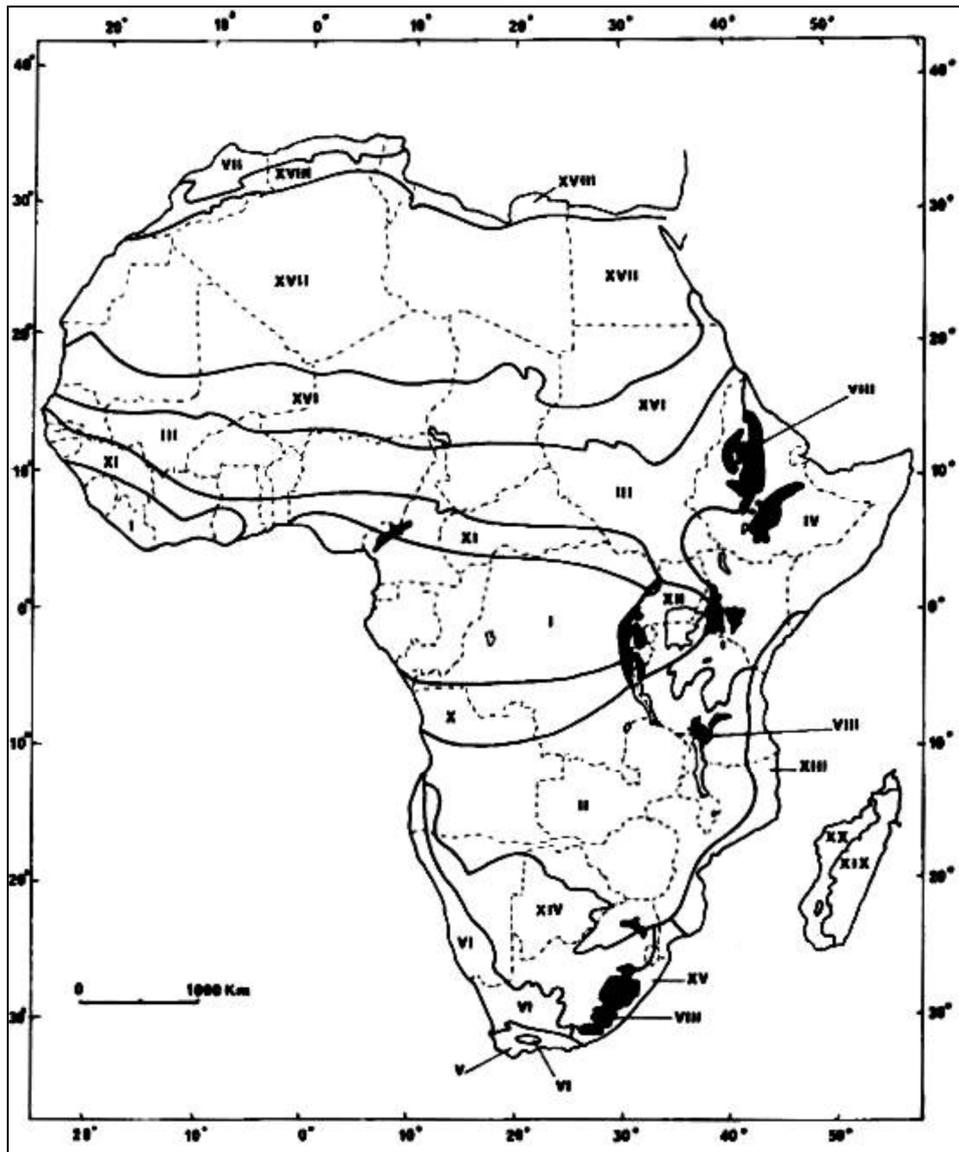


Figure 1. Les centres d'endémismes régionaux d'Afrique (White, 1983). I. Centre régional d'endémisme guinéo-congolais. II. Centre régional d'endémisme zambézien. III. Centre régional d'endémisme soudanien. IV. Centre régional d'endémisme de la Somalie et du pays Masai. V. Centre régional du Cap. VI. Centre régional d'endémisme du Karoo-Namib. VII. Centre régional d'endémisme méditerranéen. VIII. Centre régional d'endémisme morcelé afro-montagnard incluant IX, la région morcelée afroalpine d'appauvrissement floristique extrême (non figurée séparément). X. Zone de transition régionale guinéo-congolaise/zambézienne. XI. Zone de transition régionale guinéo-congolaise/soudanienne. XII. Mosaïque régionale du lac Victoria. XIII. Mosaïque régionale de Zanzibar-Inhambane. XIV. Zone de transition régionale Kalahari-Highveld. XV. Mosaïque régionale du Tongaland-Pondoland. XVI. Zone de transition régionale du Sahel. XVII. Zone de transition régionale du Sahara. XVIII. Zone de transition régionale méditerranéo-saharienne. XIX. Centre régional d'endémisme malgache oriental. XX. Centre régional d'endémisme malgache occidental.

Avec environ 200 millions d'hectares, soit 91 % des forêts denses humides d'Afrique, les forêts du Bassin du Congo forment comme celles d'Amazonie et à la différence des forêts d'Afrique de l'ouest et du sud-est asiatique un bloc continu s'étirant sur 2000 km depuis la côte atlantique du golfe de Guinée jusqu'aux plateaux du rift Albertin dans l'est de la RDC (Aveling, 2010). Sur la base des plantes endémiques, White (1979 ; 1983) a délimité le massif forestier d'Afrique centrale en deux grands domaines phytogéographiques : le domaine *Bas-Guinéen* et le domaine *Congolais*. Si l'on y ajoute le domaine *Haut-Guinéen* (correspondant aux forêts d'Afrique occidentale), on obtient la grande région phytogéographique Guinéo-Congolaise (Figure 2).

Tout en restant inférieure à celles d'Amazonie et d'Asie du sud-est (Parmentier et *al.*, 2007), la diversité globale des forêts d'Afrique centrale est aussi élevée comme le témoigne le taux élevé d'endémisme de leur flore (White, 1979 ; Ndjele, 1988) et de leur faune (Hamilton, 1989 ; Colyn, 1991). La distribution actuelle des différentes formations forestières est fortement corrélée à la pluviométrie, et surtout à la durée et la sévérité de la saison sèche. Ainsi, les forêts les plus humides forment une bande de forêts sempervirentes le long de la côte atlantique et dans la cuvette centrale congolaise alors que vers le sud-est, à l'intérieur des terres, viennent des forêts progressivement plus sèches. A l'extrémité orientale du bloc, le relief s'élève vers les montagnes sud du rift Albertin. Au nord et au sud du bloc forestier, les forêts sempervirentes et semi-décidues laissent la place à une mosaïque plus sèche de forêts et de savanes (CARPE, 2005).

La plus grande partie de la région guinéo-congolaise est couverte d'une forêt ombrophile de terre ferme et d'une forêt marécageuse sur sol hydromorphe dans le centre de la cuvette centrale congolaise. On distingue à l'intérieur de cette forêt ombrophile, quatre principales variantes à composition floristique et à physiologie parfois variées qui sont:

- la forêt ombrophile sempervirente littorale et hygrophile, appelée aussi forêt Biafréenne qui couvre les plaines côtières en bordure immédiate du golfe de Guinée jusqu'au Gabon dans le Bas-guinéen. Cette forêt qualifiée d'hyperhumide (soumise à une pluviométrie d'au moins 3000 mm/an en moyenne) se distingue par la richesse en épiphytes notamment les Orchidées et par la présence d'abondantes mousses pendantes (Senterre, 2005 ; Droissart, 2009) ;

- la forêt ombrophile sempervirente humide mixte, bien répartie sur l'ensemble de la région Guinéo-Congolaise mais avec une prédominance dans le domaine congolais. On la retrouve également à l'intérieur de la Guinée-Equatoriale et au centre du Gabon, et dont les espèces de la canopée perdent leurs feuilles durant la courte période de saison sèche ;
- la forêt ombrophile sempervirente monodominante à *Caesalpinaceae* dont la plus importante et la plus spectaculaire est dominée par l'espèce *Gilbertiodendron dewevrei* (Limbali). Elle fût étudiée de manière détaillée au Congo par Gérard (1960) et Hart (1985). Elle est constituée au moins de 75 % d'arbres de Limbali et forme des associations vastes et étendues à l'intérieur ou dans le pourtours des forêts mixtes dans le domaine Congolais ;
- la forêt marécageuse sur sol hydromorphe dont le drainage est un facteur écologique important qui la différencie des autres variantes. Les arbres sont de moindre taille avec beaucoup des racines échasses (Evrard, 1968).

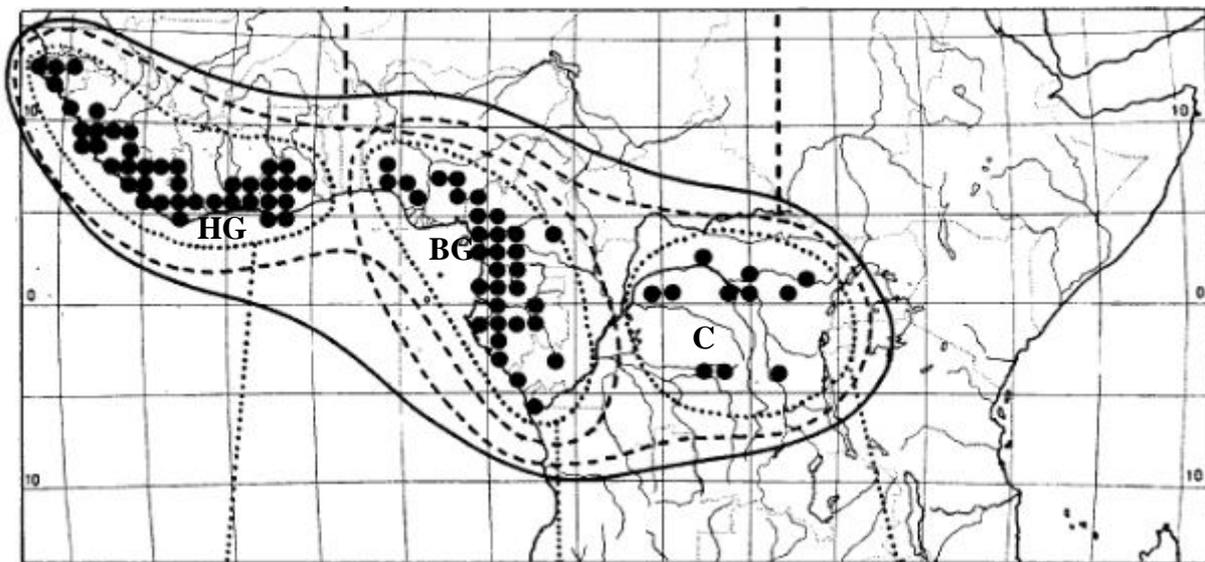


Figure 2. Les trois domaines ou sous-centres d'endémisme de la Région guinéo-congolaise (modifié d'après White, 1979). HG : Haute-guinée, BG : Basse-guinée et C : Congolais.

1.2.2. Principaux traits Hydro-géomorphologiques

Le massif forestier d'Afrique centrale est traversé par le fleuve Congo, qui avec son immense bassin versant forme la cuvette du Congo. Celle-ci occupe environ 3 millions de km², soit plus de 75 % des forêts d'Afrique centrale. Les 25 % restants se situent sur la côte ouest, en Afrique centrale atlantique, du Nigeria au Congo-Brazzaville où l'on retrouve plusieurs fleuves moins

importants, dont la Sanaga au Cameroun, l'Ogooué au Gabon et le Niger au Nigeria (Vande Weghe, 2004).

L'altitude moyenne dans la cuvette congolaise est de 400 m. Elle s'élève graduellement vers les hautes terres et les plateaux qui forment son pourtour. Deux grandes régions montagneuses se trouvent à la périphérie du massif forestier d'Afrique centrale. A l'est se trouve le rift Albertin et au nord-ouest, la ligne volcanique camerounaise. On retrouve également une chaîne morcelée de petites montagnes (atteignant rarement plus de 1000 m), le long de la côte atlantique, depuis la rivière Sanaga jusqu'en République du Congo dans le Mayombe. La figure 3 ci-dessous présente les caractéristiques hydro-géomorphologiques de la Région d'Afrique centrale.

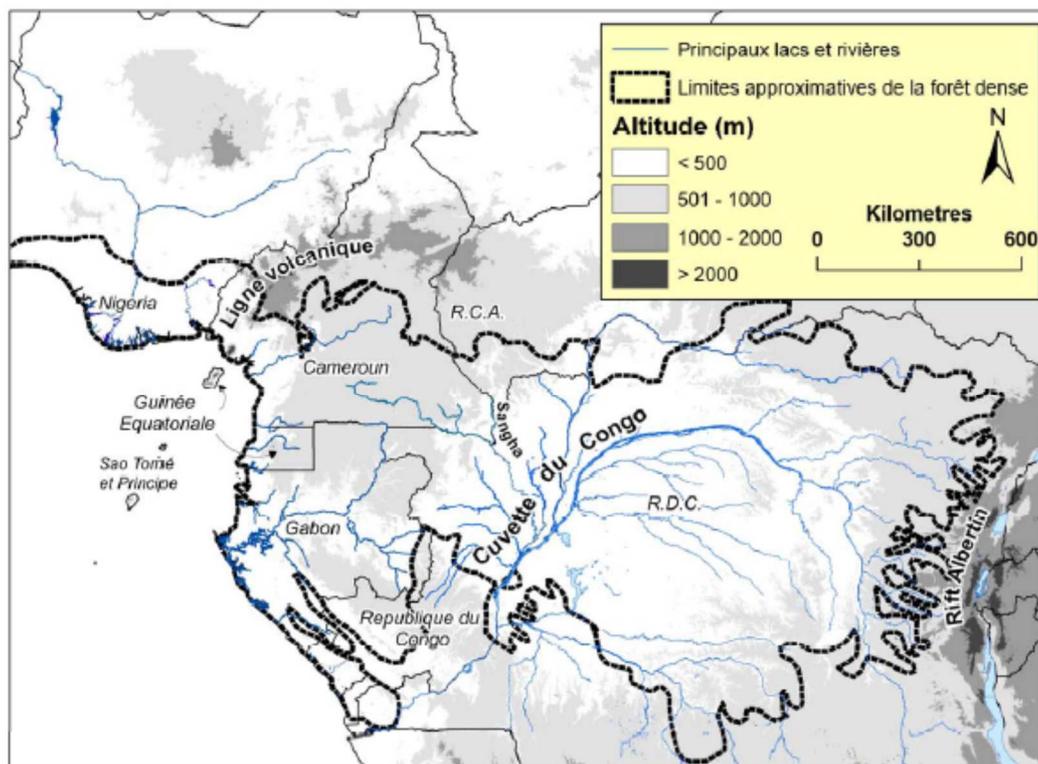


Figure 3. Principaux cours d'eau et reliefs du massif forestier d'Afrique centrale (Dauby, 2012).

1.2.3. Impact des fluctuations climatiques du passé sur le couvert forestier et la composition floristique des forêts tropicales d'Afrique centrale

L'Afrique centrale comprend le second bloc forestier continu des forêts denses humides après celui d'Amazonie. Bien que notablement trop affecté par endroit, ces forêts restent globalement les mieux préservées du monde. La déforestation annuelle moyenne est relativement faible de l'ordre de 0,17 % (Desclée et *al.*, 2014).

Comparativement aux forêts néotropicales du bassin amazonien, la richesse spécifique des forêts d’Afrique centrale reste faible (Gentry, 1988 ; Parmentier et *al.*, 2007). Par exemple, plus de 300 espèces d’arbres ont été dénombrées dans un hectare dans les forêts amazoniennes de l’Equateur (Valencia et *al.*, 1994) alors que pour une même surface, Beina (2011) en a dénombré une centaine dans les forêts tropicales centrafricaines.

Plusieurs études basées sur différentes approches disciplinaires mais complémentaires telles que la palynologie, la détermination des végétaux fossiles, la biogéochimie isotopique des matières organiques des sols et l’écologie végétale, notamment celles de Morley (2000) et Maley (1996, 2002, 2003) soutiennent que cette différence de la diversité floristique trouvent en partie son origine dans les différentes phases des crises climatiques du Miocène et du Pléistocène. Les vagues d’extinction qui en ont résulté seraient significativement responsables de ces différences continentales. Selon plusieurs analyses concordantes, ces variations auraient été moins fortes avec peu d’impact sur la forêt amazonienne que sur les forêts du bassin du Congo.

En effet, la dernière régression forestière du Pléistocène¹, vers 18.000 ans Before Present (BP), aurait eu davantage des conséquences sur la diversité des forêts d’Afrique centrale et qui auraient connues des vagues majeures d’extinctions d’espèces (Maley, 2002). A cette époque, les populations d’espèces restantes des forêts tropicales africaines de basse altitude auraient été isolées dans les refuges forestiers qui auraient fait l’objet de processus de diversification et spéciation nettement plus accentués que les zones environnantes (Plana, 2004). Après le retour de conditions climatiques favorables, ces îlots forestiers auraient pu s’étendre à nouveau, réinstaurant le couvert forestier initial (Mayr et O’Hara, 1986 ; Maley, 2002).

En Afrique centrale, deux grands refuges forestiers du Pléistocène récent sont postulés : l’un serait localisé à l’ouest du Cameroun et du Gabon dans le Bas-Guinéen et l’autre à l’est de la République Démocratique du Congo dans le Forestier central (Figure 4).

¹ Le **Pléistocène** : du grec *pleistos*, “beaucoup” et *kainos*, “récent” est la 1^{ère} de deux époques du Quaternaire sur l’échelle des temps géologiques comprise entre le Pliocène (dernière époque du tertiaire) et l’Holocène couvrant l’intervalle de temps allant de 1,8 million d’années à 10 000 ans environ (Encyclopédie Microsoft Encarta, 2013).

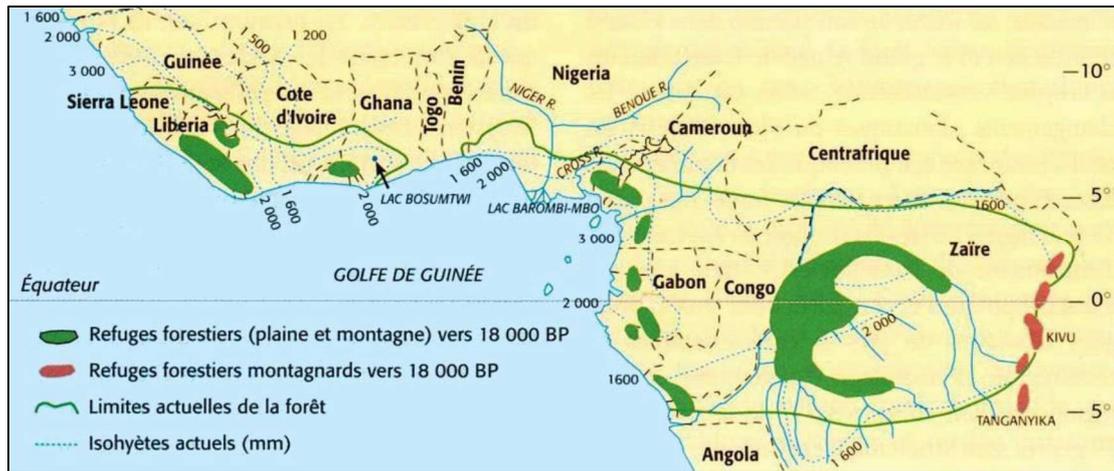


Figure 4. Localisation des potentiels refuges forestiers au sein de la région guinéo-congolaise d'après la distribution des richesses spécifiques, le taux d'endémisme des différents taxa et les indicateurs paléoclimatiques synthétisés par Maley (1996).

1.2.4. Enjeux écologiques et socio-économiques

Les forêts d'Afrique centrale offrent des biens et services écologiques et socio-économiques durables. En effet, rien que par leur taille et la richesse de leur composante ligneuse, elles constituent un stock de carbone d'importance mondiale pour la régulation des gaz à effet de serre. L'exploitation sélective formelle des essences commerciales constitue la principale source d'entrée des devises dans la plupart des pays de la région après le pétrole et les mines (de Wasseige et al., 2009) et dans une moindre mesure, les produits forestiers non ligneux (PFNL) et les plantes médicinales, produisent des sources de revenus et des soins aux communautés locales riveraines de la forêt (Biloso, 2008 ; Kahindo, 2011). Environ 3,4 millions de m³ de bois d'œuvre ont été produits par le secteur forestier formel en 2007 (Les forêts du bassin du Congo, 2009).

En Afrique centrale, de grandes zones (Centre et nord-ouest du Gabon, une grande partie du Nord de la République du Congo, et plusieurs grandes parties de la RDC) ont été mises en exergue comme faisant partie des 10% des zones les plus sauvages de la terre en utilisant l'approche « Human footprinting » (Sanderson et al., 2002). Ainsi, 8 sites naturels du bassin du Congo sont classés au Patrimoine mondial, dont « 5 parcs nationaux » en RDC, la « réserve de la faune dans la forêt du Dja » au Cameroun, le Parc National de « Manovo-Gounda » en RCA et enfin, « l'Ecosystème et paysage culturel relique de « Lopé-Okanda », au Gabon (UNESCO, 2010).

I.3. Coexistence et assemblage des espèces

I.3.1. Niveau d'organisation et échelle spatiale de la diversité biologique

Les modèles d'organisation d'espèces en écologie de communautés reposent de manière générale sur le concept fondamental du « *pool d'espèces* » qui désigne l'ensemble des espèces capables de cohabiter dans une communauté locale donnée et du « *pool régional* » contenant alors les espèces potentiellement disponibles dans une région géographique donnée (Zobel, 1997). Dans une communauté, mesurer la diversité revient d'abord à quantifier la richesse en espèces, leurs fréquences d'occurrence et la distribution de leurs abondances (Gonzalez, 2009). Cette quantification de la diversité est souvent partitionnée en trois échelles spatiales : l'échelle locale, l'échelle régionale et une échelle intermédiaire, correspondant respectivement aux notions de la diversité alpha (α), la diversité gamma (γ) et la diversité beta (β). La diversité alpha représente la diversité d'un habitat ou d'un site ou encore d'une communauté au sein dequel les espèces peuvent interagir localement. La diversité gamma représente la diversité totale d'une région ou la diversité de l'ensemble des sites et la diversité bêta exprime la variation de la diversité dans les communautés ou turnover d'un site à l'autre (Whittaker 1972) qui est encore peu documentée dans les forêts du bassin du Congo (Duivenvoorden et *al.*, 2002).

Plusieurs auteurs ont par ailleurs démontré que la diversité γ varie en fonction de la nature du paysage et conditionne non seulement la diversité locale intra-habitat, mais aussi la diversité inter-habitats ou diversité β (Ricklefs, 1987 ; Freestone et Harrison, 2006 ; Laurance et *al.*, 2006). Cet aspect de l'échelle spatiale demeure l'un des fondements de l'écologie des communautés pour mieux analyser les changements de la diversité et les causes de ces variations. La figure 5 ci-dessous représente les trois échelles spatiales de la diversité.

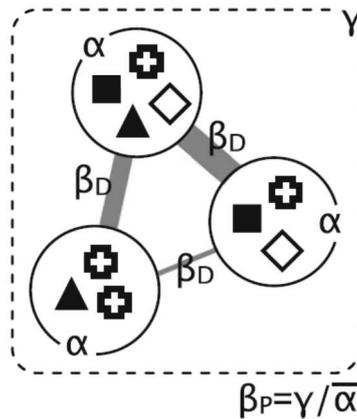


Figure 5. Illustration des trois échelles spatiales de la diversité, alpha, beta et gamma. La diversité alpha estime la diversité à l'échelle locale, la diversité gamma estime la diversité totale et la diversité beta estime la part de la diversité gamma due à la différenciation entre assemblages locaux. La diversité beta peut être estimée soit par le rapport de la diversité gamma sur la diversité alpha moyenne (β_p), soit par la similarité entre assemblages locaux (β_D). Tiré de Jurasinski et al. (2008).

Une des particularités majeures de la répartition de la diversité biologique est le fait que celle-ci s'accroît très rapidement lorsqu'on s'approche de la région équatoriale (Raven et al., 2007) et décroît lorsque la latitude augmente (Rahbek, 1995). Ce gradient latitudinal est très prononcé en ce qui concerne les espèces végétales et fait que la richesse spécifique dans les forêts tropicales humides soit plus élevée que dans tous les autres écosystèmes terrestres (Orme et al. 2005). Cette forte diversité d'espèces végétales observées en forêts tropicales représente à la fois une source permanente de questionnements scientifiques et une contrainte pour améliorer les connaissances du fonctionnement de l'écosystème forestier tropical (Blanc et al., 2003).

1.3.2. Théories d'assemblage des communautés et structuration de la biodiversité

Deux théories majeures s'affrontent pour expliquer la coexistence de la grande biodiversité des forêts tropicales. La première est la **théorie de niche écologique**, théorie déterministe selon laquelle la structuration spatio-temporelle des espèces est principalement régie par les interactions entre elles et avec le milieu (Chase et Leibold, 2003). La seconde est la **théorie neutraliste** ou de la **dérive écologique**, théorie stochastique qui suppose que les espèces sont fonctionnellement équivalentes et que leur structuration spatiale n'est fonction que de leur abondance et des mécanismes limitant leur dispersion et leur recrutement (Hubbell, 2001).

I.3.2.1. Théorie neutre

La vision neutraliste de la biodiversité appelée encore modèle de la dérive écologique a été proposée par Hubbell (1979). Celui-ci explique le problème de la coexistence des espèces en postulant que toutes les espèces sont fonctionnellement équivalentes dans une communauté. Hubbell établit un modèle stochastique de la dynamique des communautés qui suppose que toutes les espèces dans une communauté ont des capacités identiques sur les plans fonctionnel et démographique : elles partagent le même taux de naissance, de recrutement, de mortalité et de dispersion, bref la même autoécologie, indépendamment des conditions environnementales (Hubbell, 2001 ; Leibold et *al.*, 2004). Les facteurs gouvernant la distribution des espèces d'après cette hypothèse sont uniquement la spéciation et la stochasticité démographique qui agissent à une échelle plus large et la dispersion, agissant à une échelle locale. En ce qui concerne particulièrement la limitation de dispersion ou « le processus d'isolement par la distance », elle conduit à une structuration spatiale agrégée des espèces abondantes et induit une très forte compétition interspécifique (Pitman et *al.*, 2001 ; Hardy et Sonké, 2004). D'après Janzen (1970), elle affecte également négativement par des effets de densité-dépendance la survie des individus au sein des populations. Selon la théorie neutre, les communautés sont structurées en fonction de la distance qui les sépare : deux communautés auront d'autant plus d'espèces communes qu'elles seront proches géographiquement. Cette théorie prévoit d'ailleurs que la similarité floristique devrait décroître linéairement avec le logarithme de la distance (Condit et *al.*, 2002).

Le cas des *Caesalpinioideae* grégaires des forêts denses tropicales, présents dans une grande variété d'habitats, et dont les diaspores généralement lourdes limitent la dispersion des graines (à moins de 60 m de la plante ; van der Burgt, 1997), est une illustration de la théorie neutre (Tchouto et *al.*, 2009). Ce modèle est en grande partie dérivé de la théorie neutre développée en génétique des populations (Kimura, 1968). Le modèle neutre de Hubbell (2001) est illustré dans la figure 6.

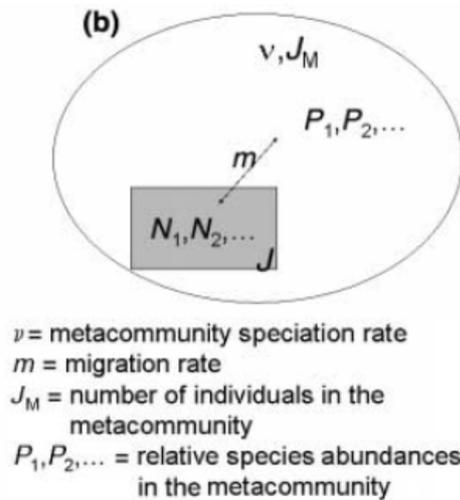


Figure 6. Illustration du modèle neutre de Hubbell (2001) d'après Chave (2004). J_M représente le nombre d'individus d'espèces dans le pool régional (métacommunauté), J le nombre d'individus d'espèces dans une communauté, P_1 et P_2 l'abondance relative des espèces dans le pool régional, N_1 et N_2 , l'abondance relative dans une communauté, v , le taux de spéciation et m le taux de migration.

Il existe une littérature ayant montré l'importance des processus stochastiques et de dispersion limitée dans l'assemblage des communautés (Hubbell, 1979 ; Hubbell, 2001 ; Condit et *al.*, 2002 ; Chase, 2003 ; Chave, 2004 ; Hardy et Sonké, 2004) mais, la théorie neutraliste reste sujette à controverse pour expliquer les processus ayant généré la forte diversité des écosystèmes riches (Dauby, 2012). Plusieurs hypothèses alternatives ou complémentaires ont été proposées pour expliquer l'origine de la grande diversité actuelle des forêts tropicales. Parmi celles-ci, celle des gradients environnementaux est l'une des plus appuyées, ayant fait aussi l'objet d'une quantité considérable d'études. Elle constitue le paradigme dominant visant à expliquer la coexistence des espèces dans les forêts tropicales.

1.3.2.2. Théorie de la niche écologique ou déterministe

La définition originelle de la niche se rapporte d'une part à l'habitat dans lequel une espèce vit et d'autre part aux ressources dont chaque espèce a besoin pour se maintenir dans son habitat (Grinnell, 1917, in Réjou-Méchain, 2009). Selon la conception classique de Hutchinson, la niche écologique peut être envisagée comme un hypervolume au sein d'un espace multidimensionnel et dont les axes représentent des gradients d'une variable abiotique ou de ressource (Figure 7). Cet espace multidimensionnel symbolise les limites au sein desquelles une espèce peut survivre. La niche écologique peut aussi être définie du point de vue « fonctionnel », par le rôle ou la fonction qu'exerce une espèce dans une communauté (Elton,

1927, in Réjou-Méchain, 2009) et qui se rapporte le plus souvent dans les relations du type « proie-prédateur » exploitée en écologie animale.

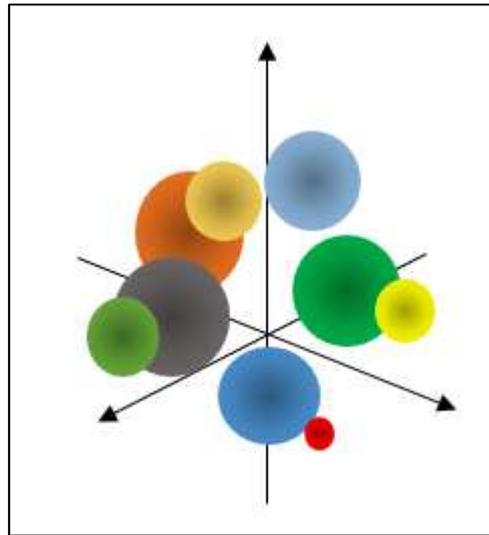


Figure 7. Représentation schématique des niches écologiques sous forme d'un hypervolume où chaque couleur représente la niche écologique d'une espèce (adapté d'après Jamoneau, 2010).

Dans le cadre de la théorie déterministe, les communautés sont des assemblages d'espèces différentes dans leur relation avec leur environnement : deux milieux semblables auront une composition floristique comparable (Morneau, 2007). En d'autres termes, la théorie de niches écologiques considère que les variations spécifiques sont la conséquence des variations environnementales. Sous cette contrainte, la biodiversité est donc liée à la diversité des ressources disponibles et à l'hétérogénéité d'habitats. Et pourtant, en forêt tropicale les espèces d'arbres sont en grand nombre et partagent spatialement les mêmes ressources disponibles. La coexistence d'un grand nombre d'espèces dans ces conditions paraît alors comme un paradoxe connu sous l'appellation du « paradoxe d'Hutchinson » (Hutchinson, 1961). D'après plusieurs auteurs deux idées majeures permettent d'expliquer ce paradoxe dans la théorie de niche. Premièrement, il est exclu pour une espèce d'être à la fois une bonne compétitrice et être présente partout. De ce fait il y a un compromis entre les fonctions biologiques d'une espèce ; c'est le compromis entre les capacités de compétition et de colonisation des espèces (Tilman, 1990 ; Greene et Johnson, 1994 ; Westoby 1998 ; Eriksson et Jakobsson, 2000).

Deuxièmement, il est reconnu que l'hétérogénéité environnementale procure des conditions variables favorables aux différentes espèces dans le temps et dans l'espace. Ainsi, un site hétérogène temporellement ou spatialement, du point de vue de ses conditions biotiques et abiotiques, constitue un ensemble de niches pour lesquelles différentes espèces seront adaptées

(Mac Arthur et Levins, 1967 ; Chesson et Warner, 1981). Sous l'hypothèse d'une structuration des communautés par ce mécanisme, la richesse spécifique dans une région donnée est déterminée par la variabilité environnementale (Figure 8). C'est dans ce contexte que s'est développé le concept de diversité beta, introduit par Whittaker (1972) qui stipule que les espèces ne se distribuent pas de manière aléatoire le long d'un gradient environnemental. Le long d'un gradient particulier, chaque population d'espèces présente un optimum d'abondance, se recouvrant partiellement et formant alors un continuum dans la composition des communautés.

Parmi les déterminants de l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'habitat, les perturbations et les variables édaphiques sont les plus importantes en forêt tropicale. Les perturbations (hétérogénéité temporelle) créent un mélange spatial dans le paysage : la mosaïque forestière et des éco-unités dues aux compartiments structuraux de différents âges de reconstitution forestière (Hallé et Oldeman, 1970 ; Oldeman, 1990 ; Flores, 2005 ; Senterre, 2005). A cette hétérogénéité temporelle s'ajoute également les causes de variation d'ordre édaphique qui caractérisent les peuplements forestiers tropicaux en plusieurs microhabitats structurés spatialement. La répartition spatiale des espèces montre pour certaines d'entre elles une association nette et marquée avec certaines propriétés du sol. Ainsi par exemple, l'originalité floristique des forêts marécageuses et périodiquement inondées en lien avec le substrat particulier de ces milieux dans la cuvette centrale congolaise n'est plus à démontrer (Evrard, 1968 ; Nshimba, 2005). En Guyane française Sabatier et *al.*, (1997) ; Pélissier et *al.*, (2002) et au Costa Rica Clark et *al.*, (1998) ont mis en évidence un lien, certes relativement tenu, mais statistiquement valide, entre la composition floristique du peuplement arborescent et les propriétés physico-chimiques du sol.

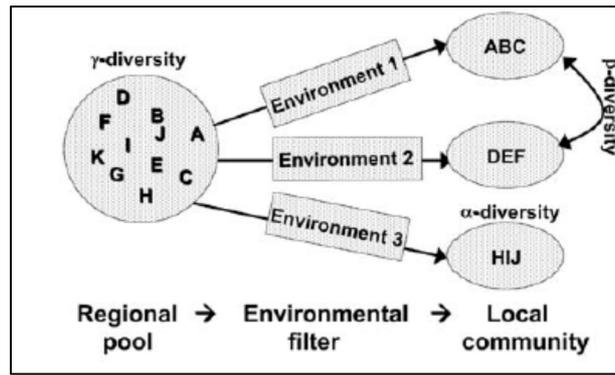


Figure 8. Illustration schématique d'assemblage local des espèces à partir d'un pool régional résultant du mécanisme de filtre environnemental. L'assemblage des espèces selon cette figure résulte de mécanismes de filtrages environnementaux menant à un équilibre stable et propre à un environnement donné (d'après Chase, 2003).

La théorie des niches, qui considère que les variations floristiques sont la conséquence des variations environnementales, constitue certainement la théorie de coexistence et d'assemblage des espèces la plus appropriée par la communauté scientifique (Réjou-Méchain, 2009).

Après avoir longtemps opposé la théorie neutre de la théorie déterministe, la communauté scientifique tend désormais à les unifier. De nombreuses études ont trouvé des arguments en faveur de l'une ou l'autre de ces théories et il apparaît désormais évident que les processus stochastiques et les processus déterministes agissent de manière conjuguée pour façonner l'organisation spatiale des communautés peut-être à des échelles différentes (Condit et al., 2002). Actuellement, certains auteurs s'accordent à considérer la théorie neutre comme un modèle nul dans une démarche visant à tester des hypothèses sur l'organisation des espèces en communauté (Alonso et al., 2006). Aussi, de plus en plus d'études se basent sur des théories hybrides, associant la stochasticité, la dispersion limitée et la différenciation de niche (Tilman, 2004 ; Jabot et al., 2008 ; Chase, 2014). L'objectif est désormais de comprendre l'importance relative de chaque processus dans l'organisation des communautés.

I.4. Les facteurs édaphiques et leur rôle dans l'organisation spatiale des communautés

Depuis de nombreuses années, une bonne partie des recherches en écologie des communautés dans la forêt tropicale se concentrent sur les mécanismes environnementaux susceptibles d'influencer la composition spécifique des communautés et d'en expliquer la grande richesse (Gentry, 1988 ; Wright, 2001). Cette composition spécifique dans une communauté résulte de la distribution spatiale des espèces qui, elle-même est conditionnée par les facteurs abiotiques du milieu (Tuomisto et al., 2003).

Dans la forêt tropicale dense de basse altitude où la température n'est généralement pas un facteur limitant, la plupart des travaux concernant la distribution spatiale de la phytodiversité font un lien direct entre la disponibilité en eau et les facteurs édaphiques associés à la fertilité du sol (Baker et *al.*, 2003 ; Morneau, 2007). Bien que les sols des forêts tropicales soient généralement considérés comme étant pauvres en nutriments, il existe des preuves irréfutables que les caractéristiques physico-chimiques de ces sols jouent un rôle majeur dans l'organisation spatiale des communautés végétales (<http://library.thinkquest.org/C0113340/text/biomes/>).

Plusieurs études ont porté sur les facteurs édaphiques déterminant l'organisation spatiale des espèces d'arbres en région tropicale avec beaucoup d'exemples sur les forêts néotropicales et d'Asie du sud (Barthès, 1991 ; ter steege, 1994 ; Tuomisto et *al.* 2003 ; Baraloto et *al.*, 2007). Parmi les études les plus intéressantes effectuées en Afrique centrale, nous pouvons citer celles réalisées dans les forêts de Korup (Gartlan et *al.*, 1986) et de Douala-Edea (Newbery et *al.*, 1986) au Cameroun et d'autres réalisées dans la réserve forestière de Dzanga-Sangha (Hall et *al.*, 2004) et dans les différentes concessions forestières (Réjou-Méchain et *al.*, 2008) en République centrafricaine. Ces études ont démontré les rôles joués par les propriétés physico-chimiques du sol dans la distribution des populations d'arbres des forêts du bassin du Congo.

Dans une revue des études concernant l'impact des facteurs édaphiques, Sollins (1998) dresse un bilan des variables du sol qui ont montré une influence sur la composition spécifique dans les forêts tropicales. D'après cette revue, les principaux facteurs ayant un effet direct sur la composition floristique sont en ordre d'importance :

- (1) le phosphore assimilable, est l'un des éléments majeurs absolument indispensables aux végétaux. Souvent limitant en forêt tropicale, il entre dans la constitution des nombreux composés organiques, notamment les acides nucléiques. Son rôle dans la réaction photosynthétique est fondamental (Baize, 2000) ;
- (2) la toxicité aluminique qui est responsable de l'acidité minérale du sol, provoque le dysfonctionnement du système racinaire des arbres ;
- (3) la profondeur de la nappe d'eau qui, montrant une corrélation avec la topographie a un impact majeur sur l'alimentation en eau des arbres ;
- (4) la porosité du sol, responsable de la qualité du drainage et d'aération du sol et
- (5) la disponibilité en cations (Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ et Na^{++}), en azote et en oligoéléments.

Le pH, presque toujours acide en milieu tropical joue aussi un effet indirect au travers de la toxicité aluminique à laquelle il est fortement corrélé.

Cependant, Sollins souligne toutefois que les facteurs édaphiques présentant effectivement des corrélations significatives avec des distributions d'espèces sont le plus souvent des facteurs physiques notamment, la texture et la topographie du sol. Il note par ailleurs que la plupart des variables chimiques du sol sont naturellement corrélées entre elles, ce qui complique fortement l'interprétation de l'impact des unes et des autres dans l'organisation spatiale des communautés.

L'effet de la texture du sol est reconnu et apparaît significativement dans la plupart des travaux comme l'un des facteurs dont dépend principalement le type de végétation dans une région (Newbery et *al.*, 1986 ; Clark et *al.*, 1998 ; Pitman et *al.*, 1999). Ainsi, des groupements végétaux ont été décrits en lien soit avec l'hydromorphie (Senterre, 2005 ; Nshimba, 2008) ou au caractère sableux (forêt psammophile) ou argileux du substrat (forêt pélophile) (Senterre, 2005 ; Lisingo, 2009 ; Amani, 2011).

Enfin, la variable édaphique la plus couramment utilisée dans les études forestières est la topographie (Pierlot, 1966 ; Ashton et Brunig, 1975 ; Gartlan et *al.* 1986 ; Clark et *al.*, 1999 ; Harms et *al.*, 2001 ; Potts et *al.*, 2002 ; Koponen et *al.*, 2004), en raison du faible coût et de la rapidité de sa mise en œuvre. Cependant, la topographie en tant que telle n'influence pas directement la composition spécifique. Elle agit plutôt indirectement au travers d'autres variables en particulier, le drainage auquel elle est étroitement associée (Morneau, 2007).

De tout ce qui précède, il nous semble que la typologie des forêts et l'organisation de la diversité végétale sont de définition complexe en milieu tropical en l'absence des corrélations entre la floristique et les facteurs édaphiques stationnelles.

La plupart des études menées impliquant les facteurs édaphiques dans l'organisation spatiale de la phytodiversité se sont surtout focalisées sur les forêts tropicales du bassin amazonien et d'Asie du sud (Tableau 1). Dans le bassin du Congo, des travaux similaires ont été effectués au Cameroun (Gartlan et *al.*, 1986) et en République Centrafricaine (Réjou-Méchain et *al.*, 2008). En dehors de l'étude de référence de Lebrun et Gilbert (1954) sur la classification écologique des forêts du Congo, rares sont les études qui ont été orientées dans ce sens dans la cuvette centrale congolaise.

Pourtant, cette cuvette centrale occupant la grande partie du massif forestier du bassin congolais, constitue une large bande de forêt tropicale continue encore intacte avec une grande hétérogénéité des conditions environnementales et d'habitats. En outre, le réseau hydrographique constitué par le fleuve Congo et ses principaux affluents fragmente cette zone en plusieurs blocs forestiers moins connue floristiquement. Nous pensons que ce genre de massif constitue un écosystème idéal pour analyser le rôle crucial de facteurs environnementaux dans l'organisation de la phytodiversité dans une perspective d'aménagement et de gestion des espaces naturels.

*Tableau 1. Synthèse bibliographique de quelques travaux traitant des relations entre les facteurs édaphiques et la végétation en forêt tropicale. * désigne les variables significativement corrélées à la densité ou à la présence des espèces.*

Groupe taxonomique	Site	Pays, Région	DBH (cm)	Variables édaphique testées	Auteurs
Arbres	Forêt de Kurop	Cameroun	≥ 30	pH, topo*, texture, P*, MO, Na, N, K	Gartlan et al., (1986)
Arbres	Forêt de Douala-Edea	Cameroun	≥ 30	pH, texture, P*, MO, Na, N, K	Newbery et al., (1986)
Arbres	Forêt de Dzanga-Sangha	RCA	≥ 30	Topo*, texture, CEC*, Al*, K, Mg*, Ca*, Mn*, Na, P, Ph*	Hall et al., (2004)
Arbres	Plusieurs concessions forestières	RCA	≥ 30	Texture*, Hydromorphie* géologie	Réjou-Méchain et al., (2008)
Arbres et arbustes	Yoko	RDC	≥ 5	Texture*, pH*, CEC, Al*, P*, topo*, MO*	Vleminckx et al., (2015)
Arbres	Gunung Mulu forest	Malaisie	≥ 10	pH*, CEC*, MO*, N, P, K, Ca*, Na, Mg	Newbery et Proctor (1984)
Arbres	La Selva	Costa Rica	≥ 10	Altitude*, drainage*, topo*	Lieberman et al., (1985)
Arbres	Paracou	Guyane française	≥ 10	Al*, Hydromorphie*, drainage*	Barthès (1991)
Arbres	La Selva	Costa Rica	-	Texture*, topo*, pente*	Clark et al., (1998)
Arbres	Piste de Sainte-Elie	Guyane française	≥ 10	Drainage*, topo*, pente*, texture*, hydromorphie*	Sabatier et al., (1997)
Palmiers	Yasuni	Equateur	-	Topo*, drainage*, pente, altitude	Svenning et al., (2004)
Arbres et arbustes	BCI	Panama	≥ 1	Topo*	Harms et al., (2001)
Arbres	Piste de Sainte-Elie	Guyane française	≥ 10	Drainage	Pélissier et al., (2002)

Groupe taxonomique	Site	Pays, Région	DBH (cm)	Variables testées	édaphique	Auteurs
Arbres	Counami	Guyane française	$\geq 7,5$	Topo*, engorgement, hydromorphie, cuirasse	penne,	Couteron et <i>al.</i> , (2003)
Ptéridophytes et Melastomataceae		Equateur, Colombie, Pérou	-	Texture*, CEC*, Al, pH	topo*,	Tuomisto et <i>al.</i> , (2003)
Arbres et arbustes	Yasuni	Equateur	≥ 1	Topo*		Valencia et <i>al.</i> , (2004)

Chapitre II. Cadre de l'étude et aspects méthodologiques

II.1. Cadre géographique : le Secteur Forestier Central

II.1.1. Localisation, limites et subdivisions phytogéographiques

Le Secteur Forestier Central (SFC) occupe la cuvette centrale congolaise. Il est limité au sud par le quatrième parallèle et atteint le 4^e parallèle nord dans sa partie la plus septentrionale. A l'est, il s'arrête aux contreforts de la dorsale occidentale du Kivu, sauf dans la vallée de la Semliki où il contourne le nord le massif du Ruwenzori (Figure 9). A l'ouest, il est limité par la rivière Ubangi et le fleuve Congo. Sa superficie est évaluée à 1 057 173 km² (Ndjele, 1988). Les conditions de milieu qui règnent dans cette partie se retrouvent au-delà de nos frontières dans la vallée de la Sangha en République du Congo.

Sur base des éléments endémiques de la flore vasculaire de la RDC, Ndjele (1988) subdivise le SFC en quatre sous-secteurs ou Districts phytogéographiques ci-après :

1. *Le District septentrional de l'Itimbiri* : qui se situe à la partie nord du SFC ;
2. *Le District occidental de la Tshuapa* : qui prend toute la partie ouest du secteur, dans la dépression marécageuse de la cuvette centrale ;
3. *Le District méridional de la Lukenie* : qui s'étale sur une bande latérale depuis l'ouest du lac Mai-Ndombe jusqu'à proximité du Maniema ;
4. *Le District centro-oriental de la Maïko* : Il occupe toute la partie située à l'est de la rivière Lomami jusqu'au versant occidental de la dorsale du Kivu.

Signalons que compte tenue de la logistique et de l'étendue du SFC, notre étude se limite essentiellement dans le District Centro-Oriental de la Maïko (DCOM).

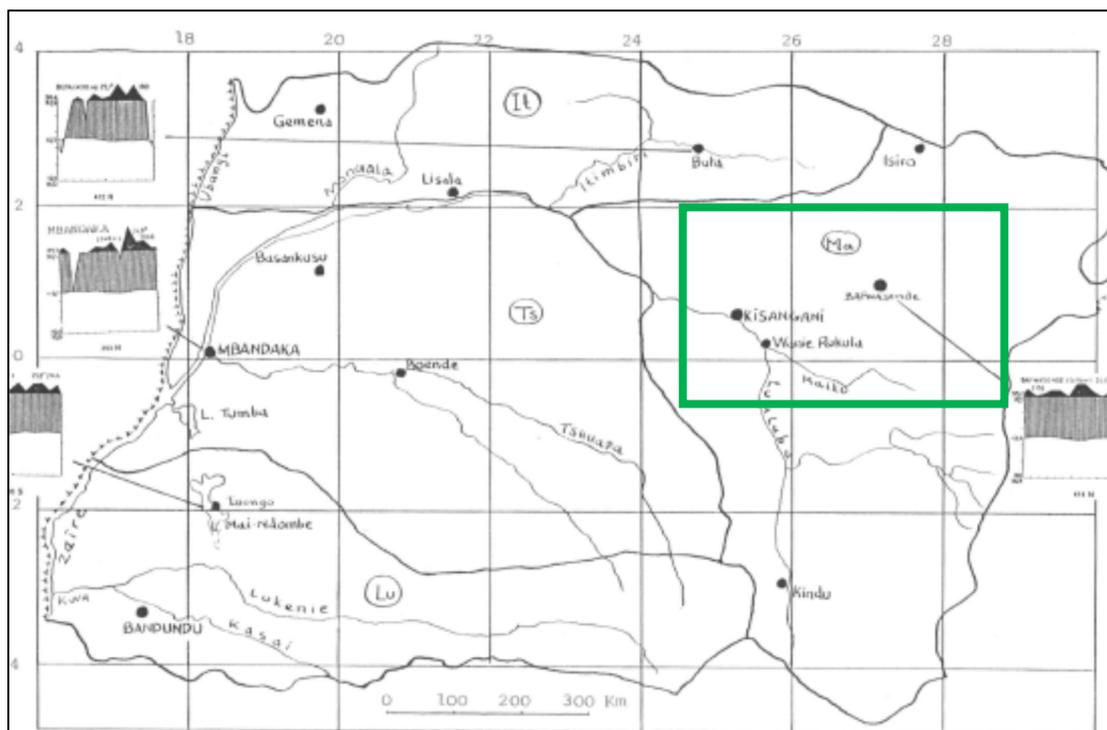


Figure 9. Secteur Forestier Central avec les 4 districts (It = Itimbiri, Ts = Tshuapa, Lu = Lukenie, Ma = Maiko) d'après Ndjéle (1988). En vert, limite approximativement de la zone de la présente étude.

II.1.2. Géologie, géomorphologie et climat

Les principaux traits géologiques et géomorphologiques de la partie nord-orientale de la cuvette centrale congolaise qui correspond à notre zone de recherche, sont contenus dans les travaux de De Heinzelin (1952).

II.1.2.1. Géologie et géomorphologie

La légende stratigraphique de De Heinzelin (1952) a permis de ranger les grandes unités géologiques des plus anciennes aux plus récentes :

- *Le système de Karoo* (du paléozoïque récent au Mésozoïque) est caractérisé par une stratigraphie relativement pauvre en grès. Il se manifeste çà et là au centre de la cuvette centrale ;
- *Les nappes de concrétions ferrallitiques* sont des couches composées d'éléments ferrallitiques et quartzeux dont les constituants sont de petites tailles et de formes plus ou moins arrondies ;

- *Les sables du type Salonga* sont d'origine éolienne. Leur texture présente une fraction sableuse et un faible pourcentage d'argile (20-25 %) ;
- *Les sables ocres des Plateaux de Yangambi* dont la composition sablo-argileuse correspond aux dépôts d'origine éolienne et lacustre ;
- *Les sables des Bas-Plateaux* déterminent la principale formation de la Cuvette centrale qui est constituée essentiellement de sables argileux. La texture sablo-argileuse montre l'origine fluvio-lacustre de ces sables et est caractérisée par l'argile dont la teneur est comprise entre 25 et 45 % ;
- *Les plaines alluviales* s'étendent aussi bien le long du fleuve que de ses tributaires et sur les îles. Elles sont caractérisées par une lithologie sableuse et par une fraction de limon fin.

Dans la cartographie des sols et de la végétation de la région de Yangambi, Gilson *et al.*, (1956) ont reconnu deux entités géomorphologiques notamment les plateaux et les plaines alluviales :

- Les plateaux sont recouverts d'épais manteaux de sables éoliens dont l'origine dénote une aridité, jadis considérable. La surface sableuse est profondément ravinée par un réseau hydrographique dense dont le profil présente une inclinaison faible (7 à 15 %). Cependant, la dénivellation entre le sommet et le fond de la vallée est de 50 - 70 m ;
- En ce qui concerne les plaines alluviales, leur caractéristique fondamentale est l'étagement d'alluvions d'âges différents à partir du niveau du fleuve jusqu'à une quinzaine de mètres plus haut. Les bords des îles, les rives du fleuve Congo et de ses tributaires constituent d'immenses étendues alluvionnaires.

II.1.2.2. Nature et typologie des sols

Les sols formés sur les nappes de sable de recouvrement sont rattachés au groupe des Hydrokaolisols, c'est-à-dire qu'ils montrent un degré accusé d'altération du matériel parental mis en évidence par la nature kaolinitique de la fraction argileuse et qu'ils ne subissent pas de dessèchement du profil. Les plus altérés des kaolisols sont des ferralsols (sols ferrallitiques) ou aréno-ferrals selon que leur teneur en argile dépasse ou est inférieure à 20%.

C'est précisément dans ces deux dernières catégories que se classent la grande majorité de sols de plateaux. Ils ont en général un pH acide voisin de 4,5 dans les horizons minéraux. La capacité d'échange cationique (CEC) ainsi que le degré de saturation du complexe absorbant sont faibles. La structure est généralement granuleuse.

A côté de ces substrats profondément altérés qui recouvrent la quasi-totalité de la cuvette centrale, quelques îlots de sols à profil plus jeune (sols récents) se reconnaissent sur les affleurements du soubassement Karroo. La fraction fine atteint le plus souvent 50%. Elle comprend une certaine quantité de limon et les minéraux argileux renferment toujours un peu d'illite et parfois de montmorillonite. Le pH dépasse souvent 5. La capacité d'échange cationique est un peu plus élevée et le complexe absorbant est mieux saturé que chez les ferralsols. La carte de distribution de différents types des sols de la RDC est donnée dans la figure 10.

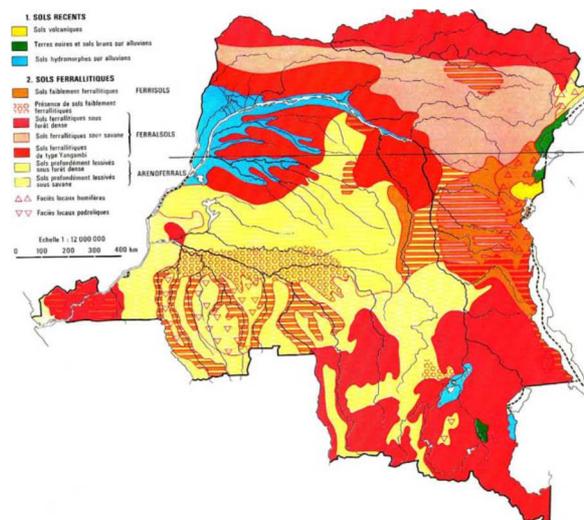


Figure 10. Carte de distribution des sols récents et ferrallitiques de la RDC (Kombele, 2004).

II.1.2.3. Caractéristiques climatiques

Les limites phytogéographiques du SFC telles que définies par Robyns (1948) et Ndjele (1988) le placent dans le domaine du climat équatorial. Celui-ci se caractérise essentiellement par l'absence de mois secs (précipitation ≥ 2 fois la température). La température moyenne annuelle est assez élevée (autour de 25°C) et l'amplitude thermique annuelle reste faible et toujours inférieure à 5° C et les précipitations moyennes annuelles oscillent autour de 1700 mm.

Le régime pluviométrique annuel subit une double oscillation: les maxima se présentent en octobre-novembre et mars-mai. Les périodes de précipitations minimales se situent en juin-juillet et janvier-février.

Il faut cependant noter que ces données sont très générales pour qu'elles puissent refléter les particularités de chaque site.

II.1.3. Végétation

La végétation du Secteur Forestier Central est forestière par excellence et comprend des types forestiers de terre ferme et sur sols hydromorphes. A l'intérieur de ces forêts et suite aux activités humaines, on observe des formations secondaires ou en reconstitution et des complexes agricoles.

II.1.3.1. Forêts denses sur terre ferme

Dans la région, deux types de forêts denses de terre ferme peuvent être distinguées selon le caractère sempervirent et semi-décidu de leur strate supérieure : ***les forêts denses sempervirentes*** et ***les forêts denses semi-caducifoliées*** qui constituent les deux variantes climaciques des forêts du bassin du Congo (Pierlot, 1966). Dans le District centro-oriental de la Maïko, deux associations ont été décrites dans les forêts denses sempervirentes à savoir : l'association à *Gilbertiodendron dewevrei* (Gérard, 1960), installée sur des substrats variés et qui domine la partie nord-orientale du SFC et l'association à *Brachystegia laurentii* (Germain et Evrard, 1956) à peuplement grégaire installée sur sol sablo-argileux avec une faible extension géographique vers le sud du SFC. Ces deux associations sont des formations monodominantes caractéristiques de la cuvette centrale congolaise. Dans les forêts denses semi-caducifoliées l'association à *Scorodophloeus zenkeri* et le groupement à *Cynometra alexandri* et *Julbernardia seretii* y ont été décrits. L'association à *Scorodophloeus zenkeri* se localise le plus souvent sur les plateaux sableux et le groupement à *Cynometra alexandri* et *Julbernardia seretii* sur les plateaux latéritiques de la région de l'Ituri entre 800-1300 m (Hart, 1985). Ces forêts sont connues aussi sous le nom des forêts mixtes ou hétérogènes (Vande Weghe, 2004) et occupent la majorité de la cuvette congolaise.

II.1.3.2. Forêts édaphiques liées aux sols hydromorphes

Situées principalement le long du réseau hydrographique, les forêts sur sols hydromorphes résultent de la présence de sols mal drainés et/ou de fréquentes inondations (Lebrun, 1936 ; Léonard, 1952). Elles possèdent une flore endémique diversifiée, quoique assez pauvre (Evrard, 1968). D'après Lebrun et Gilbert (1954), quatre types de forêts sur sols hydromorphes sont reconnus dans le SFC :

- *les forêts ripicoles colonisatrices* : groupements arbustifs à substrat constamment ou presque constamment baigné d'eau sans période de drainage proprement dit. Ex : forêt à *Uapaca heudelotii* ;

- *les forêts riveraines* : groupements souvent insulaires à substrat qui subit une alternance des fortes inondations et exondaison avec une période de drainage de courte durée ;
- *les forêts périodiquement inondées* : elles poussent sur un substrat alternativement inondé et exondé subissant un ressuyement bien marqué ;
- *les forêts marécageuses* : Ce sont des forêts à substrat périodiquement inondé ou non, mais sans période marquée d'assèchement et de drainage. La nature du substrat humecté en permanence, entraîne de la part des arbres, une adaptation dans le développement des racines-échasses permettant leur ancrage.

II.2. Généralités à propos de matériel et méthodes

II.2.1. Localisation des sites d'étude et choix de protocole

Le Secteur Forestier Central est un vaste ensemble relativement bien connu du point de vue botanique. Depuis l'époque coloniale, la plupart des travaux se sont efforcés de décrire les principales formations, en mettant en évidence les espèces caractéristiques ou des esquisses plus ou moins grossières de la végétation (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Gérard, 1960 ; Lubini, 1982 ; Mandango, 1982 ; Mosango, 1990 ; Apema, 1995). Jusqu'à présent, les données quantitatives de la végétation, bien qu'éparses ne sont pas accessibles. Ce qui limite leur généralisation sur l'ensemble du massif, pour ressortir les caractéristiques réelles de l'ensemble de cette zone du point de vue quantitative.

Un des objectifs de ce travail est de combler cette lacune en fournissant des paramètres quantitatifs (densité d'arbres, surface terrière, richesse et diversité ainsi que les structures totales et spécifiques) pour chaque formation décrite et proposer les zones susceptibles à installer les placeaux permanents pour les études écologiques dans la région. Ces informations sont un préalable indispensable à toute étude de la dynamique forestière (Blanc, 1998) et dans le processus d'aménagement forestier car permettant les comparaisons des abondances spécifiques des arbres à exploiter. Sur base de ces paramètres, les formations forestières du secteur forestier central pourront être comparées à d'autres forêts tropicales. Le but visé étant aussi la mise en évidence des réponses de la végétation à la variabilité des conditions écologiques, notamment édaphiques (texture du sol et altitude), il a fallu stratifier le milieu d'étude afin d'identifier les zones les plus contrastées du point de vue topographique et texturale à l'échelle de la région.

Quatre sites forestiers sont choisis pour la collecte des données de cette étude correspondant aux blocs forestiers du District Centro-Oriental de la Maïko (Figure 11) :

1. **La Réserve forestière de Yoko** (0°17'N ; 25°18'E ; 420 m d'altitude) dans le bloc forestier « Lomami – Congo » à 32 km au sud de la ville de Kisangani. Un important dispositif de 400 hectares pour le suivi écologique des espèces d'arbres y est installé par le projet REAFOR en 2008 et géré par l'Université de Kisangani. Il est à noter que les différents types forestiers retrouvés dans la réserve de Yoko sont établis sur des substrats marqués souvent par discontinuité de sols sableux et argileux (Amani, 2011). Cette situation est intéressante pour étudier le déterminisme de la variabilité floristique à l'échelle locale et mettre en relation les groupements végétaux et la nature du substrat ;
2. **Les forêts communautaires de Uma** (0°34'N ; 25°52'E ; 450 à 700 m d'altitude) dans le bloc forestier « Congo – Tshopo » à 92 km à l'est de la ville de Kisangani sur la route de l'Ituri. Ces forêts se trouvent dans le piémont des inselbergs qui constituent un contrefort des chaînes de collines vers le Parc National de Maïko et n'ont pas encore fait l'objet d'une étude écologique approfondie ;
3. **Le domaine de chasse de Rubi-tele** (2°29'N ; 25°20'E ; 470 m d'altitude) est érigé dans les bassins de la rivière Rubi au nord et la rivière Tele au sud-ouest. Dominées principalement par l'espèce *Gilbertiodendron dewevrei* (Gérard, 1960), ces forêts se situent sur des replats latérisés des larges plateaux de l'Uélé à la limite du District septentrional de l'Itimbiri (Ndjele, 1988). Aucune étude botanique n'a été menée dans cette réserve (Hart, 2007) ;
4. **La Réserve de Faune à Okapi**: Cette réserve est localisée entre 1° et 2° 29'N et 28° et 29° 4'E, à une altitude comprise entre 750 m et 1000 m dans la région de l'Ituri. La végétation de cette région est un mélange de forêts sempervirentes, comprenant de grandes étendues de forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* et des forêts mixtes, certaines *Caesalpinioideae* telles que *Cynometra alexandri* et *Julbernardia seretii* sont abondantes (Makana et al., 2004). Au nord et à l'Est de ce principal bloc forestier, et sur les pentes sèches de collines orientales, ces forêts sempervirentes laissent progressivement la place aux forêts semi-caducifoliées dont la canopée montre une forte présence des espèces héliophiles telles *Albizia spp.*, *Entandrophragma spp.*, *Khaya anthotheca* etc.

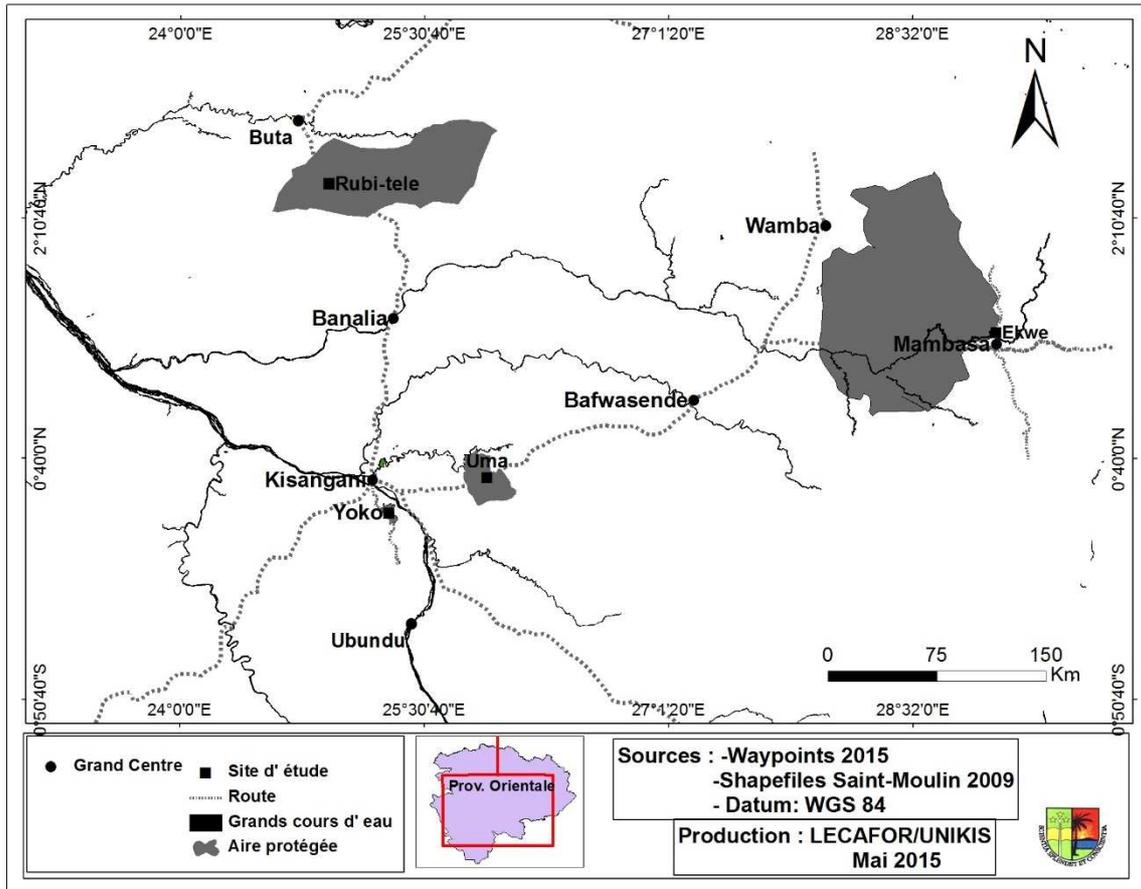


Figure 11. Carte montrant les 4 sites où les récoltes ont eu lieu.

Les parcelles d’inventaire ont été installées certaines dans les forêts semi-caducifoliées dans lesquelles certaines espèces des Fabaceae, telles que *Scorodophloeus zenkeri*, *Julbernardia seretii* et *Cynometra alexandri* sont abondantes et d’autres dans les forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei*. Ainsi, la limite phytosociologique de ce travail se situe d’une part dans l’ordre *Piptadenio-Celtidetalia* et d’autre part, dans l’ordre *Gilbertiodendretalia dewevrei* au sein de la classe de *Strombosio-Parinarietea* (Lebrun et Gilbert, 1954).

II.2.2. Méthodes de collecte des données

II.2.2.1. Les dispositifs d’inventaire

Pour chaque site, les parcelles ont été établies dans les différents types forestiers les plus matures que possibles et nous avons pris soin chaque fois d’éviter l’interférence des autres facteurs tels que l’immaturité de la phytocénose (chablis, forêts secondaires, jachères) et les endroits marécageux ou la bordure immédiate des grandes rivières.

Chaque parcelle de 0,25 ha était subdivisée en 4 placettes de 25 m x 25 m à l'aide d'un topofil (Figure 12). La boussole nous a servi pour l'orientation et un pentadécamètre pour la mesure de distance. La distance de 25 m correspond bien à la distance maximale de visibilité dans une forêt dense classique (Senterre, 2005).

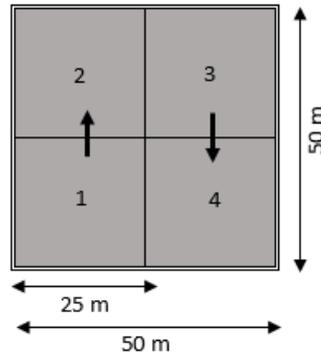


Figure 12. Parcelle de 0,25 ha subdivisée en 4 quadrats de 25 x 25 m. Les flèches indiquent le sens de la circulation à l'intérieur de la parcelle.

Pour l'étude des groupements de la strate arborescente, les parcelles d'inventaire sont des surfaces rectangulaires d'un hectare chacune (50 m x 200 m) au sein de laquelle tous les individus d'arbres d'au moins 20 m de hauteur ont été comptés suivant la méthode phytosociologique synusiale préconisée par Gillet (2000) et Senterre (2005) et adaptée par Dauby (2012).

Lorsque la parcelle est installée dans un endroit à topographie contrastée, nous avons pris soins de corriger la pente en utilisant les calculs tels que décrits dans Dallmeier et *al.*, (1992) et dans White et Edwards (2001). Les coordonnées géographiques de chaque parcelle ont été prélevées à l'aide d'un GPS de marque Garmin CSx 60 (avec une précision < 10 m).

II.2.2.2. Mesure et identification des arbres

Les mesures des arbres (≥ 10 cm de diamètre) ont été effectuées en s'inspirant des conventions de Dallmeier et *al.*, (1992) à l'aide d'un dbh-mètre (mesure de diamètre) ou d'un ruban métrique (mesure de circonférence). Les diamètres et les circonférences des arbres ont été mesurés à 1,30 m du sol. Les arbres mesurés ont été pour la plupart identifiés sur terrain. Avec la récolte systématique des feuilles, fleurs ou fruits lorsque cela était possible, nous avons constitué un herbier qui contient 250 spécimens fertiles et stériles. La collecte d'herbier a été faite de manière à ce que chaque espèce identifiée le long du layon ou dans une parcelle soit récoltée au moins une fois.

La détermination a dû se poursuivre aux Herbaria de la Faculté des sciences de l'Université de Kisangani, de Yangambi et de l'Université Libre de Bruxelles par la confrontation de nos échantillons avec les spécimens de référence. Sur demande de l'équipe « Olivier Hardy » du Service d'Evolution Biologique et d'Ecologie de l'ULB, nous avons également collecté des fragments de limbe des feuilles et des fines tranches de cambium des arbres et/ou arbustes séchés au silica-gel pour conserver leur ADN. Ces échantillons rentrent dans le programme de recherche sur la phylogéographie et l'identification phylogénétique des arbres d'Afrique centrale menée par l'équipe d'Olivier Hardy à l'ULB.

Outre la comparaison de nos spécimens avec les collections des trois Herbaria, les différents volumes de la Flore d'Afrique centrale et celui de Lebrun et Stork (1991-1997) ont été utilisés pour la détermination. La nomenclature suivie est celle de la base des données de Missouri Botanical Garden (www.mobot.org) et du catalogue-flore de Lejoly et *al.*, (2010) et de l'Angiosperm Phylogeny Groups III (APG III, 2009).

II.2.2.3. Données écologiques et structurales des sites étudiés

Dans chaque parcelle d'inventaire, nous avons en plus des données floristiques, associées quelques données sur les variables environnementales ou données stationnelles descriptives. En effet, afin de pouvoir analyser de manière objective les liens entre les paramètres environnementaux, la diversité et les types forestiers (objectif de ce travail), il est important de procéder à un minimum d'observations visant à caractériser autant que possible les conditions stationnelles et mésologiques de chaque unité d'inventaire. De manière générale, nous avons opté pour un maximum de critères macroécologiques, facilement et rapidement identifiables directement sur le terrain. Les données mésologiques que nous avons mesurées sur le terrain sont les suivantes :

a. L'altitude

L'altitude a été mesurée pour chaque parcelle; nous avons utilisé pour cela un altimètre incorporé dans le GPS Garmin CSx 60 étalonné au niveau de la mer.

b. Le sol

A défaut de creuser des fosses pédologiques, nous nous sommes limités à récolter des échantillons du sol dans les trente premiers centimètres du sol sous la litière au milieu de

chaque sous-parcelle de 25 x 25 m. Les analyses de ces échantillons de sol ont été réalisées au laboratoire d'Ecologie Végétale et de Biogéochimie (EVB) de l'Université Libre de Bruxelles. Ces analyses pédologiques ont portées essentiellement sur la granulométrie classique (% de sable, argile et limon) en utilisant les colonnes de sédimentation suivant la loi de Stokes (Baize, 2000). La concentration en phosphore ($\mu\text{g/ml}$) a été mesurée par la méthode Ølsen à bicarbonate de sodium. Le pH et la conductivité ($\mu\text{Siemens/cm}$) ont été déterminés au pHmètre et conductimètre et le pourcentage de la matière organique a été obtenu par la pesée des échantillons du sol avant et après calcination dans un four à 450°C et la mesure de la différence de la masse.

c. Le degré de perturbation

Etant donné que chaque parcelle a été placée dans un endroit le moins perturbé possible (absence de chablis et de secondarisation), nous avons évalué le degré de perturbation ancienne de chaque site par l'évaluation du poids des espèces pionnières par rapport à l'ensemble des espèces inventoriées dans ce site.

L'indice « Pionner » (Hawthorne, 1996) a été calculé à cet effet suivant la formule ci-dessous :

$$PI = [(pi + np)/N] X 100$$

Où pi est l'effectif des individus des espèces pionnières, np l'effectif des individus des espèces non-pionnières mais héliophiles et N le nombre total des individus de l'ensemble des espèces inventoriées. PI varie de 0 (absence d'espèces pionnières et donc de perturbation) à 100 (toutes les espèces sont pionnières, la forêt est complètement perturbée, secondarisée). Cet Indice Pionnier est un bon indicateur du degré de perturbation ou de dégradation de la forêt. Il permet de distinguer les forêts secondaires des forêts matures au seuil de 50 % (Hawthorne 1996).

II.2.2.4. Les caractères synthétiques

Dans un écosystème, les espèces des plantes sont structurées en compartiments ou ensembles structuraux permettant de mieux comprendre le fonctionnement d'un type forestier donné. Les espèces forment des ensembles qui partagent en commun certaines caractéristiques structurales, fonctionnelles, écologiques, phylogénétiques et phytogéographiques qui les distinguent les unes des autres.

L'analyse et l'interprétation de ces ensembles se font le plus souvent par la comparaison des proportions représentées à l'aide des diagrammes appelés « spectres ». Ceux-ci peuvent être « bruts » s'ils sont basés sur des proportions en termes de nombre d'espèces ou « pondérés » si le pourcentage est pondéré en fonction du nombre d'observation pour chacune d'espèces (nombre d'individus par espèce) (Senterre, 2005). Ces spectres peuvent alors être comparés entre régions phytogéographiques ou encore entre types de végétation.

Les principaux caractères synthétiques que nous donnons dans notre travail sont repris généralement dans les travaux bibliographiques (Lebrun, 1947 ; Evrard, 1968 et Ndjele, 1988).

a. Chorologie et endémisme

Les données relatives à la répartition phytogéographique ont été obtenues dans la littérature principalement les flores (Lebrun et Stork, 1991, 1995, 1997) et les travaux de Ndjele (1988), Sonké (1998) et Senterre (2005). Nous avons également consulté les bases de données en ligne (www.tropicos.org et www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa).

Les différentes aires de répartition retenues sont basées sur la classification de White (1979) et Ndjele (1988).

Tableau 2. Les types chorologiques reconnus (d'après White, 1979 et Ndjele, 1988).

Type chorologique	Définition
Espèces à large distribution (LD)	
Cosmopolites (Cos)	Espèces réparties dans le monde entier, aussi bien dans les zones tempérées que tropicales
Pantropicales (Pan)	Espèces présentes en Afrique, Amérique et Asie tropicales
Afro-Américaines (AA)	Espèces représentées en Afrique et en Amérique tropicale.
Paléotropicales (Paléo)	Espèces rencontrées en Afrique et en Asie tropicale ainsi qu'à Madagascar et en Australie.
Afromalgaches (AM)	Espèces communes aux îles de la région malgache et de l'Afrique continentale
Espèces endémiques guinéo-congolaises	
Espèces Omni-guinéo-congolaises (OGC)	Espèces guinéo-congolaises, rencontrées dans tout le centre régional d'endémisme guinéo-congolais
Espèces Bas-guinéo-congolaises (BGC)	Espèces centro-guinéennes dont la répartition géographique s'étend du Cameroun au Congo
Espèces Congolaises (C)	Espèces cantonnées dans le domaine congolais
Espèces endémiques congolaises (FC)	Espèces cantonnées dans le secteur forestier central
Espèces de Liaison	
Espèces Afro-tropicales (AT)	Espèces de liaison guinéennes et soudano-zambéziennes
Espèces Guinéo-Congolaise-zambéziennes (GC-Z)	Espèces dont l'aire de distribution est limitée entre les deux régions

II.2.3. Outils d'analyses statistiques

II.2.3.1. Les analyses multivariées

Les analyses statistiques multivariées constituent un outil approprié pour les analyses de la composition des communautés végétales et de leurs relations avec les facteurs environnementaux (Jongman et *al.*, 1995). Dans la présente étude, l'analyse factorielle des correspondances (AFC), l'analyse en composante principale (ACP) et l'analyse canonique des correspondances (CCA) ont été retenues comme techniques d'ordination alors que pour les techniques de classification, c'est le programme Indval (Indicator Value) et la classification hiérarchique ascendante qui ont été retenus.

L'Analyse Factorielle des Correspondances, AFC (Hill, 1973) est une méthode standard pour analyser un jeu de données floristiques (parcelles x espèces). Cette analyse permet d'évaluer l'affinité des peuplements végétaux et détecte les éventuels gradients de composition floristique. Ces gradients floristiques correspondent soit à des groupes d'espèces, soit à des groupes des relevés représentés sur deux axes d'une carte factorielle. Les propriétés de l'AFC en tant que technique d'analyse de la composition spécifique intègre à la fois les notions de niche écologique et d'espèces indicatrices (Barbaro, 1999).

L'AFC met en évidence des groupements végétaux sans facteurs explicatifs autres que les variances floristiques entre relevés. Dans le cas des forêts tropicales comportant souvent de nombreuses espèces rares, une difficulté d'interprétation peut être liée au fait qu'avec l'AFC, les contributions des espèces rares sont comparables à celles des espèces communes, surtout quand on travaille sur des parcelles de petite taille (< 0,5 ha). En effet, dans les petites parcelles on a plus d'espèces rares que dans les grandes parcelles. Ainsi chaque fois que l'on rajoute en général une petite parcelle dans les analyses, on rajoute des espèces rares. Ce qui fait varier les gradients et rend l'analyse instable (Couteron et *al.*, 2003). Pour pallier à cette instabilité, on a souvent recours à la variante non symétrique de l'AFC (AFCNS) basée sur la métrique de Simpson et qui donne un poids disproportionné aux espèces abondantes (Réjou-Méchain, comm. pers.).

Nous avons fait usage de l'Analyse en Composante Principale (ACP) pour analyser les tableaux composés des variables mésologiques. La représentation graphique de cette analyse permet d'illustrer les variables mésologiques les plus corrélées entre elles positivement ou négativement. La projection des variables sous-forme des vecteurs sur les axes apporte une

significativité écologique. Chaque axe peut alors être interprété comme un gradient environnemental associé aux variables qui lui sont corrélées. L'ACP est largement utilisée pour analyser les corrélations entre les variables environnementales et pour détecter les groupes des parcelles qui partagent en commun les conditions environnementales similaires.

L'Analyse Canonique des Correspondances (ACC, CCA en anglais) a permis d'étudier les relations entre la composition spécifique et les variables environnementales. Elle fait donc un lien entre l'AFC et l'ACP. L'ACC est une analyse directe des gradients unique en ce sens que l'ordination des relevés et des espèces est soumise à une contrainte par les relations avec les variables mésologiques (Legendre et Legendre, 1998). Des tests de corrélation de Pearson ont été réalisés avant les analyses canoniques, entre les variables édaphiques et les scores des axes factoriels issus de l'AFC, afin de voir s'il existe un lien entre ces paramètres et de mesurer la force de ces associations.

En complément de ces analyses d'ordination, nous avons aussi réalisé l'analyse de classification Hiérarchique ascendante en utilisant les indices de dissimilarité de Bray-Curtis et de Morisita-Horn. La Classification Hiérarchique fournit une typologie des sites et des relevés qui peut être interprétée à l'aide des caractéristiques bioécologiques des espèces (Legendre et Legendre, 1998).

Les analyses multivariées ont été réalisées avec le logiciel R (<http://cran.r-project.org>) par l'utilisation des packages *ade4* (Thioulouse et al., 1997) et *vegan* (Oksanen et al., 2013).

Les analyses multivariées d'ordination et de classification décrivent la structure du jeu de données. Il est nécessaire de compléter l'analyse en identifiant les espèces indicatrices de ces structures à chaque niveau hiérarchique par la méthode *IndVal* (Dufrene et Legendre, 1997) afin de caractériser floristiquement les groupes forestiers identifiés. La méthode *IndVal* consiste en un calcul d'indice de valeur indicatrice pour chaque espèce par rapport à chaque communauté végétale définie dans une typologie. Des tests de Monte Carlo comprenant 999 permutations aléatoires ($p < 0,05$) ont permis de valider les valeurs indicatrices significatives de chaque espèce. Une espèce est considérée comme indicatrice d'un groupe des relevés donné si elle lui est fidèle (c'est-à-dire absente ou moins fréquente dans les autres groupes) et constante (c'est-à-dire présente dans la majorité des placettes de ce groupe). La valeur indicatrice $IndVal_{ij}$ d'une espèce i vis-à-vis d'un peuplement j se calcule de la manière suivante, et est exprimée en pourcentage :

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

Avec :

A_{ij} : nombre d'individus ij /nombre d'individus i = moyenne des abondances de l'espèce i au sein des relevés du groupe de relevés j par rapport à tous les groupes (mesure de fidélité) ; B_{ij} : nombre de sites ij /nombre de site j = nombre de relevés occupés par l'espèce i parmi ceux du groupe j (mesure de constance).

Pour déterminer le degré de significativité de la valeur indicatrice de l'espèce dans le peuplement, nous avons utilisé le test t de Student (t) et le test de rang (Rank) par l'utilisation du package *indicspecies* version 1.7.1 (De Cáceres, 2013).

II.2.3.2. Les tests statistiques

Nous avons réalisé divers tests statistiques pour comparer les différents paramètres floristiques et édaphiques de notre jeu de données. Ceux-ci ont été précédés par des tests de normalité afin de voir si les données suivent une distribution normale, surtout lorsque les échantillons sont de petite taille. Si la distribution est normale, les tests paramétriques sont utilisés. Dans le cas contraire, ce sont plutôt les tests non paramétriques qui sont appliqués.

Tous les indices de diversité mentionnés dans ce travail ainsi que les valeurs des paramètres édaphiques analysés ont été comparés en utilisant le test non paramétrique de Kruskal-Wallis et les tests paramétriques d'ANOVA et t de student par l'utilisation des packages *ade4* (Thioulouse et *al.*, 1997), *diversity* (Pélissier et Couteron, 2007) et *vegan* (Oksanen, 2013).

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

Chapitre III. Structure spatiale de la richesse spécifique d'arbres dans quelques blocs forestiers du nord-est du bassin congolais.

III.1. Introduction

La composition floristique de la forêt dense équatoriale de la République Démocratique du Congo est relativement connue comme en témoignent les travaux de Lebrun et Gilbert (1954), Germain et Evrard (1956), Devred (1958), Gérard (1960), Mosango (1990), Lubini (1997), Makana (1999) et Nshimba (2008). Aussi, des précieux volumes de flore y sont réalisés, mais ne concernent que quelques groupes taxonomiques (Boutique, 1951 ; Gilbert et Troupin, 1951 ; Léonard, 1952 ; Robyns, 1958 ; Geerinck, 2014). Cependant, malgré cette relative connaissance, les comparaisons de cette composition et de la richesse spécifique au sein d'un bloc forestier ou entre plusieurs blocs forestiers ne sont que très rarement abordées. Notre connaissance actuelle de ces forêts tropicales manque des données quantitatives, cruciales pour estimer la diversité bêta dans les différents blocs forestiers pour garantir une bonne gestion des ressources forestières.

Afin de documenter les différences floristiques et phytogéographiques dans l'ensemble des forêts du Bassin du Congo, de nouvelles données d'inventaires provenant de plusieurs sites sont alors indispensables. Ainsi, les données quantitatives provenant des différents blocs forestiers du bassin du Congo pourront augmenter la précision et la fiabilité de l'estimation de la diversité d'arbres des forêts d'Afrique centrale (Parmentier et *al.*, 2011).

Par ailleurs, les études de la distribution phytogéographique et de traits fonctionnels liés au tempérament des espèces apportent également un éclaircissement complémentaire dans l'analyse des affinités floristiques entre ces blocs forestiers et dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

La présente étude vise à évaluer et comparer la diversité des arbres dans les différents blocs forestiers du District Centro-Oriental de Maïko (DCOM) dans le Secteur Forestier Central (SFC) en utilisant les données d'inventaires et des analyses quantitatives. Spécifiquement, nous voulons documenter la variation de la richesse spécifique des peuplements arborescents et préciser les affinités floristiques et phytogéographiques entre ces blocs forestiers. Nos données seront également comparées à celles disponibles pour d'autres régions forestières d'Afrique centrale et de l'ouest (Parmentier et *al.*, 2011 ; Dauby, 2012 ; Gonmadje et *al.*, 2011) afin de mieux situer l'importance du SFC dans la stratégie globale de conservation des forêts du Bassin du Congo.

III.2. Matériel et Méthodes

III.2.1. Sites de l'étude

Les relevés de végétation ont été réalisés dans les forêts matures localisées dans quatre stations différentes au nord-est de la cuvette centrale congolaise: la Réserve forestière de Yoko (00°18'N, 25°18'E), le Domaine de chasse de Rubi-tele (2°31'N, 24°98'E), la forêt communautaire de Uma (00°33'N, 25°47'E) et la Réserve de Faune à Okapi (RFO) en Ituri (1°25'N, 29°06'E). Le choix de ces sites a été dicté par les contrastes géologiques et topographiques qu'ils présentent, le but étant de comparer la diversité en fonction de ces gradients.

III.2.2. Collecte des données et identification botanique

Sur chaque site d'étude, l'unité d'échantillonnage (placette) est une surface carrée de 50 m x 50 m (0,25 ha) installée dans une zone supposée la plus homogène possible sur le plan physiologique dans les différents peuplements de terre ferme. Dans cette surface, tous les individus d'arbres à partir de 10 cm de dhp (diamètre à hauteur de la poitrine, soit 1,3 m) ont été inventoriés, mesurés et identifiés.

Les données de la station de RFO en Ituri proviennent du Centre de Formation et de Recherche en Conservation Forestière et de l'équipe du Projet REDD+ de l'Université de Kisangani. Le tableau 3 ci-dessous donne le nombre de placettes, leurs superficies et le nombre d'individus inventoriés dans chaque site.

Tableau 3. Nombre des placettes et superficie totale inventoriés dans les quatre sites d'étude.

Site	Paramètres				
	Précipitation annuelle (mm)	Altitude moyenne (m)	Nombre de placettes	Nombre d'individus	Superficie (ha)
RFO	1672 (Poulsen et al., 2005)	850	38	3840	9,9
Rubi-tele	1720 (obs. pers)	470	8	799	2
Uma	1750 (Vandenput, 1981)	500	60	5619	15
Yoko	1750 (Vandenput, 1981)	420	32	3180	8
Total			138	13438	34,5

La plupart des individus inventoriés ont été identifiés sur le terrain par des botanistes expérimentés suivant les caractéristiques végétatives et reproductrices telles que définies dans les guides d'identification (Letouzey, 1982 ; Wilks et Issembé, 2000 ; Lejoly et al., 2010). La

nomenclature suit le système APG III (Angiosperm Phylogeny Group 2009). Les noms scientifiques des arbres ont été vérifiés dans la base de données Tropicos (www.tropicos.org).

Les travaux de Hawthorne (1996), Tchouto (2004), Senterre (2005) et Beina (2011) nous ont servi de référence pour regrouper les espèces selon leurs tempéraments : les espèces tolérant l'ombrage ou 'shade-bearer' (SB) ; les espèces semi-tolérantes ou 'non-pioneer light demanding' (NP), qui supportent un certain ombrage dans le jeune âge mais ne peuvent grandir sans une mise en lumière progressive ; et les espèces héliophiles strictes ou 'pionnières' (P), qui exigent la présence permanente de la lumière pour la germination des graines et le développement des individus à tous les stades.

Les données relatives à la distribution phytogéographique des espèces ont été obtenues dans la littérature, principalement les flores (Lebrun et Stork, 1991, 1995, 1997) et les travaux de Ndjele (1988), Sonké (1998) et Senterre (2005). Nous avons également consulté les bases de données en ligne (www.tropicos.org et www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa).

III.2.3. Analyse des données

Nous avons estimé la richesse totale en espèces par site à l'aide de l'indice non-paramétrique ACE (Abundance-based Coverage Estimator), calculé par le logiciel *EstimateS* 8.0 (Colwell, 2006). Avec cet estimateur nous avons construit les courbes d'accumulation moyenne d'espèces en fonction de la surface d'inventaire cumulée. Cet estimateur qui tient compte des espèces potentiellement manquées, renseigne sur l'hétérogénéité stationnelle et révèle l'importance des espèces rares dans une communauté (Chadzon *et al.*, 1998).

La similarité floristique entre sites d'échantillonnage est évaluée par le biais des indices de Morisita-Horn (*MH*) et de *NNESS*:

- ***MH*** : Il correspond au rapport de la probabilité que deux individus tirés au hasard dans deux échantillons appartiennent à la même espèce sur la probabilité que deux individus tirés au hasard dans le même échantillon appartiennent à la même espèce. Cet indice présente l'avantage de ne pas être biaisé par la taille des échantillons. Il prend en compte essentiellement les espèces abondantes.

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

où P_{is} et P_{js} sont les fréquences de l'espèce s dans les relevés i et j , respectivement ; $\sum s$ indiquant que les sommes se prennent sur toutes les espèces.

- ***NNESS*** : C'est une généralisation de MH permettant de mieux tenir compte des espèces rares.

$$NNESS_{ij/k} = \frac{ESS_{ij/k}}{(ESS_{ii/k} + ESS_{jj/k})/2}$$

où $ESS_{ij/k}$ est le nombre attendu d'espèces partagées entre deux communautés i et j , lors d'un tirage aléatoire de k individus dans chacune de ces deux communautés. Cet indice présente l'avantage qu'en jouant sur la valeur de k (1, 2, 10... $k \leq N_i$) il permet de mettre plus ou moins de poids sur les espèces rares et de visualiser l'effet des espèces rares dans la variation floristique. Notons que $MH = NNESS$ pour $k = 1$. Ces deux indices ont été calculés par le logiciel BiodivR (Hardy, 2009).

Pour pouvoir calculer la diversité au sein d'une placette dans les différents sites, nous avons choisi les indices de diversité locale couramment utilisés ci-après :

- ***La richesse spécifique standardisée $S_{(k)}$*** : Elle correspond à la richesse spécifique attendue dans un sous-échantillon de k individus (Dauby & Hardy, 2011). Cet indice n'est pas biaisé par la taille de l'échantillon et donne un poids d'autant plus grand aux espèces rares que k augmente. Les données issues de la littérature permettent actuellement de faire des comparaisons avec d'autres sites en Afrique centrale (Parmentier et al., 2007 ; Gonmadje et al., 2011 ; Dauby, 2012) en utilisant l'indice $S_{(50)}$. Le nombre attendu d'espèces pour un tirage aléatoire de k individus d'un échantillon i est calculé de la manière suivante :

$$S_{i/k} = \sum_s \left(1 - \binom{N_i - X_{is}}{k} / \binom{N_i}{k} \right)$$

où N_i est la taille de l'échantillon i ; x_{is} est l'abondance (nombre d'individus) de l'espèce s dans l'échantillon i ; $k \leq N_i$. Le logiciel BiodivR (Hardy, 2009) nous a permis de calculer les valeurs de cet indice en fonction de k .

- ***L'indice α de Fisher*** : Il tient uniquement compte de la richesse spécifique, S , et du nombre total d'individus observés, N (Magurran, 2004). Cet indice a l'avantage d'être peu sensible à l'effort d'échantillonnage et ne nécessite que la connaissance du nombre total d'individus et d'espèces d'une communauté (Leigh et Loo De Lao, 2000). Il s'estime par calcul itératif afin d'atteindre l'égalité de l'équation suivante :

$$S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$$

Pour déterminer les espèces les plus dominantes dans le peuplement de chaque site, nous avons calculé l'indice de Valeur d'Importance (IVI). Dérivé de l'Importance Value Index de Curtis et McIntosh (1950) in Reistma (1988), cet indice représente la somme, pour chaque espèce *i*, de la densité relative (DR en %) et de la surface terrière relative (GR en %). Cet indice varie entre 0 et 200, c'est-à-dire que la somme des valeurs maximales d'indice de toutes les espèces d'une parcelle vaut 200.

$$IVI_{(i)} = DR_{(i)} + GR_{(i)}$$

Avec :

$$DR_{(i)} = 100 \times \frac{\text{Nombre d'individus d'une espèce}}{\text{Nombre total d'individus dans l'échantillon}}$$

$$GR_{(i)} = 100 \times \frac{\text{Surface terrière d'individus d'une espèce}}{\text{Surface terrière totale de l'échantillon}}$$

L'identification des espèces indicatrices de chaque site a été obtenue en utilisant l'indice de Valeur Indicatrice (IV) de chaque espèce (Dufrene & Legendre, 1997) qui exprime le degré de fidélité et de constance des espèces dans chaque peuplement. Les tests *t* de student et rang ont été utilisés pour déterminer le seuil de significativité de l'IV de chaque espèce. Chaque peuplement a été caractérisé par l'indice des valeurs d'importance des espèces.

Le diamètre relevé sur les arbres a permis de calculer la surface terrière des peuplements étudiés. La surface terrière représente, pour une placette donnée, la somme des surfaces terrières individuelles de tous arbres mesurés dans cette placette. Elle est exprimée en m²/ha.

$$G = \sum_{i=1}^n \frac{\pi D_i^2}{4}$$

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

La densité des arbres correspond au nombre d'individus par unité d'inventaire ramené à l'hectare. Les valeurs de la diversité locale, des surfaces terrières et des densités obtenues ont été comparées à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

III.3. Résultats

III.3.1. Diversité taxonomique

Au total, 382 espèces ont été inventoriées sur une superficie de 34,5 ha regroupant les quatre sites de notre étude. Ces espèces appartiennent à 194 genres et 50 familles (APG III). Sur l'ensemble, 21 espèce sont déterminées au niveau du genre (5,4 %), 5 au niveau de famille (1,3 %) et 1 reste non déterminée (0,26 %). Le tableau 4 ci-dessous donne la liste des familles, le nombre de genres et d'espèces inventoriés.

Tableau 4. Liste des familles les plus diversifiées dans les quatre sites. Nbre esp : nombre d'espèces ; Div. Rel : diversité relative en pourcent du nombre total d'espèces représentées par la famille.

Famille	YOKO			UMA			RUBI-TELE			RFO			GLOBAL		
	Nbre genre	Nbre esp	Div. Rel (%)	Nbre genre	Nbre esp	Div. Rel (%)	Nbre genre	Nbre esp	Div. Rel (%)	Nbre genre	Nbre esp	Div. Rel (%)	Nbre genre	Nbre esp	Div. Rel (%)
Fabaceae	27	38	17,35	27	35	17,41	10	16	21,92	14	23	10,14	35	60	15,75
Malvaceae	9	18	8,22	7	13	6,47	5	8	10,96	10	16	7,37	12	29	7,61
Sapotaceae	9	14	6,39	11	13	6,47	0	0	0,00	9	19	8,76	13	28	7,35
Rubiaceae	8	11	5,02	7	8	3,98	6	7	9,59	8	11	5,07	18	26	6,82
Meliaceae	6	12	5,48	6	15	7,46	1	2	2,74	5	10	4,61	7	19	4,99
Phyllanthaceae	5	7	3,20	5	6	2,99	3	2	2,74	7	11	5,07	7	15	3,94
Putranjivaceae	1	6	2,74	1	5	2,49	1	4	5,48	1	11	5,07	1	15	3,94
Annonaceae	7	9	4,11	6	9	4,48	3	4	5,48	7	7	3,23	9	14	3,67
Ebenaceae	1	10	4,57	1	8	3,98	1	5	6,85	1	5	2,30	1	14	3,67
Euphorbiaceae	5	6	2,74	7	9	4,48	3	2	2,74	6	8	3,69	11	14	3,67
Moraceae	5	10	4,57	5	7	3,48	0	0	0,00	7	9	4,15	7	14	3,67
Sapindaceae	3	6	2,74	4	6	2,99	3	2	2,74	8	9	4,15	10	14	3,67
Clusiaceae	4	8	3,65	4	10	4,98	2	4	5,48	4	6	2,76	4	11	2,89
Apocynaceae	4	7	3,20	3	5	2,49	2	2	2,74	4	4	1,84	5	8	2,10
Flacourtiaceae	3	7	3,20	3	3	1,49	1	1	1,37	3	4	1,84	3	8	2,10

Dans l'ensemble, les familles *Fabaceae*, *Malvaceae*, *Sapotaceae*, *Rubiaceae* et *Meliaceae* sont les plus diversifiées en genres et espèces (Tableau 4). Les genres *Drypetes* (15 espèces), *Diospyros* (14 espèces), *Rinorea* (8 espèces) et *Ficus* (8 espèces) sont les plus diversifiés.

La figure 13 illustre la diversité spécifique de cinq familles les plus dominantes de nos inventaires et en définit la répartition entre les sites. Les *Fabaceae* sont la famille la plus diversifiée quel que soit le site et jouent donc un rôle majeur dans la composition floristique et la structure des peuplements.

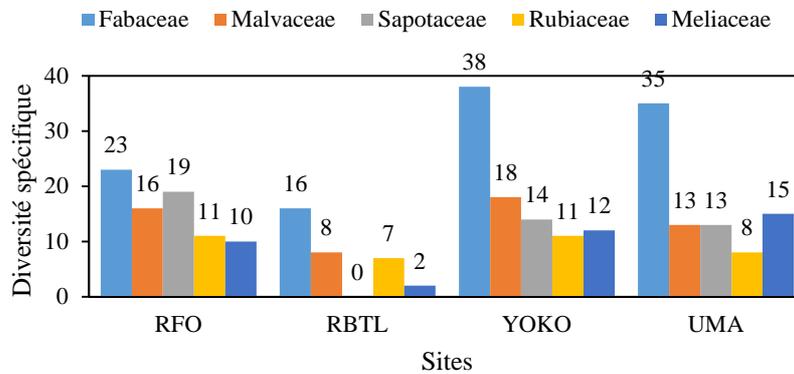


Figure 13. Répartition de la diversité spécifique des familles dans les 4 sites.

La comparaison entre sites montre une similarité de la diversité spécifique en *Fabaceae* entre les sites de Yoko et Uma d'une part (diversité relativement élevée) et entre les sites de la RFO et de Rubi-tele d'autre part (diversité relativement faible). Par contre, à l'échelle de notre inventaire de Rubi-tele, on observe une absence totale des Sapotaceae.

III.3.2. Richesse spécifique totale par site et similarité floristique entre sites

Le tableau 5 montre la richesse spécifique globale et la similarité floristique entre les quatre sites.

Tableau 5. Diversité régionale basée sur l'estimateur ACE (en diagonal) et similarité floristique intersite : indice de Morisita-Horn (similarité tenant compte des espèces dominantes, demi-diagonale inférieure) et indice NNESS₍₅₀₎ (similarité tenant compte des espèces rares, demi-diagonale supérieure).

Site	RFO	RUBI-TELE	YOKO	UMA
RFO	223	0,37	0,42	0,47
RUBI-TELE	0,76	83	0,49	0,51
YOKO	0,36	0,37	212	0,78
UMA	0,61	0,62	0,73	191

Considérant l'ensemble des données, nous avons constaté que les estimations de la diversité totale varient d'un site à l'autre. L'estimateur ACE prédit une grande diversité pour les sites de la RFO et Yoko.

En ce qui concerne la similarité floristique entre sites, si l'on considère l'indice de Morisita-Horn qui tient surtout compte des espèces abondantes, on note une similarité élevée entre les peuplements de RFO et de Rubi-tele ($M-H = 0,76$) et entre les peuplements de Uma et Yoko ($M-H = 0,73$), alors que Yoko est très différent de RFO et Rubi-tele ($M-H = 0,36$ à $0,37$). Par contre, si l'on considère l'indice NNESS (qui donne du poids aux espèces rares avec $k=50$), les peuplements de Yoko et Uma sont les seuls qui apparaissent proches floristiquement, alors que ceux de RFO et Rubi-tele se démarquent fort ($NNESS = 0,37$).

L'évolution de la richesse spécifique totale est illustrée par la figure 14 ci-dessous. La différence apparaît clairement entre le site de Rubi-tele d'une part et les sites de Yoko, RFO et Uma d'autre part. Pour chaque surface d'inventaire cumulée, le nombre d'espèces est plus faible à Rubi-tele.

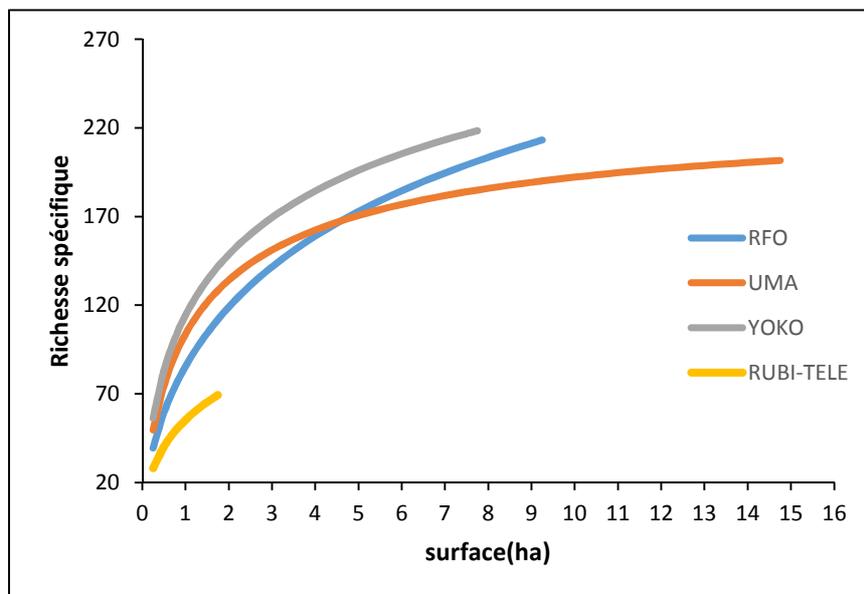


Figure 14. Courbe d'accumulation de la richesse spécifique totale en fonction de la surface d'inventaire pour les quatre sites

III.3.3. Caractéristiques floristiques et structurales des peuplements

III.3.3.1. Richesse et diversité spécifique locale

A l'échelle des placettes de 0,25 ha la richesse en espèces, genres et familles est en moyenne nettement plus élevée dans les peuplements de Yoko et Uma que ceux de la RFO et de Rubi-tele (Tableau 6, tests de Kruskal-Wallis très significatifs). Les mêmes tendances s'observent en utilisant l'indice de diversité locale $S_{(50)}$ (Figures 15 et 16).

Tableau 6. Diversité floristique locale par site (moyenne \pm écart-type) en nombre d'espèces (S), de genres (G), de familles (F) et de l'indice de diversité de Fisher alpha au sein de N parcelles de 0,25 ha. P-value : test de différence entre sites de Kruskal-Wallis.

Site	RFO	Uma	Rubi-tele	Yoko	
Paramètres	N= 38 (0,25)	N= 60 (0,25)	N= 8 (0,25)	N= 32 (0,25)	<i>p-value</i>
Richesse taxonomique					
S	27,5 \pm 10,1	37,9 \pm 10	23,7 \pm 7,3	43,18 \pm 8,6	0,000***
G	24,21 \pm 7,85	34 \pm 8,71	19,12 \pm 6,35	37,93 \pm 7,19	4,344e11***
F	15,78 \pm 4,12	20,25 \pm 3,57	11,87 \pm 2,16	21,4 \pm 3,63	3,416e10***
Diversité spécifique locale					
Fisher α	13,66 \pm 7,8	24,81 \pm 9,6	10,67 \pm 5,5	30,1 \pm 9,14	0,000***

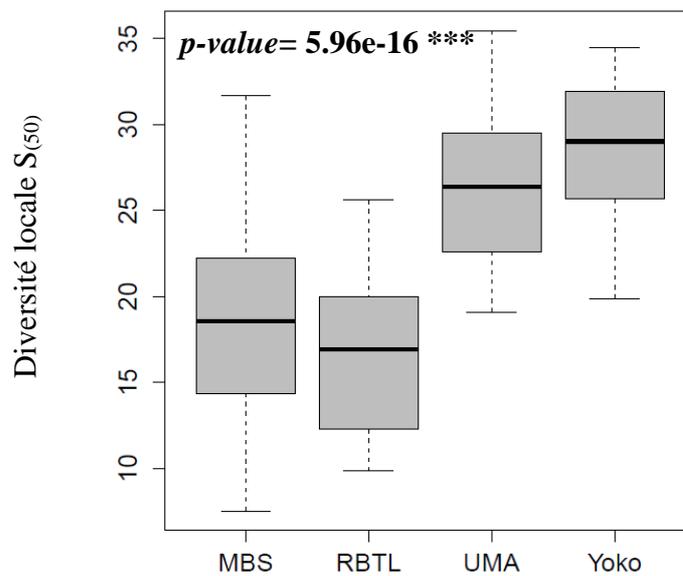


Figure 15. Diversité alpha moyenne exprimée par l'indice $S_{(50)}$ dans les quatre sites d'étude. MBS = site de la RFO, RBTL = site de Rubi-tele.

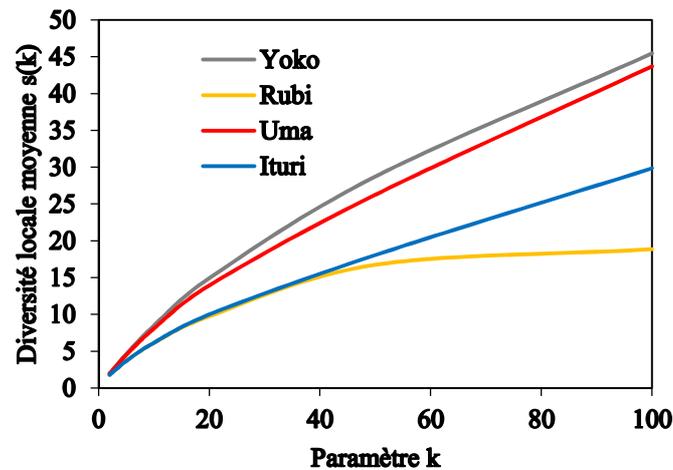


Figure 16. Courbe de raréfaction de la richesse spécifique standardisée au niveau local pour chacun des sites étudiés. Ituri= RFO

Comme on peut le constater, les courbes de raréfaction n'ont pas atteint une asymptote malgré le nombre d'individus échantillonnés. Les espèces rares, c'est-à-dire celles représentées par moins de trois individus dans chaque parcelle restent très majoritaires dans les différents peuplements.

III.3.3.2. Organisation de la composition floristique et importance relative des espèces

Du point de vue organisation floristique et importance relative des espèces, les figures n°17, 18, 19 et 20 ci-dessous reprennent les valeurs de l'IVI de 10 espèces les mieux représentées dans la florule de chaque site. Ces espèces peuvent être considérées comme écologiquement caractéristiques de chaque site.

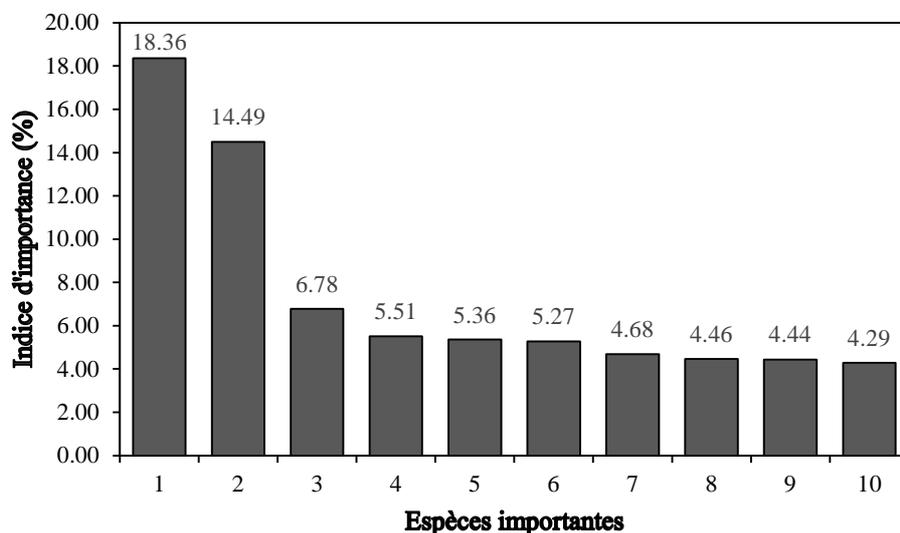


Figure 17. Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Yoko.

Légende : 1= *Gilbertiodendron dewevrei*, 2=*Scorodophloeus zenkeri*, 3= *Julbernardia seretii*, 4= *Zanthoxylum gilletii*, 5= *Prioria oxyphylla*, 6= *Cola griseiflora*, 7= *Greenwayodendron suaveolens*, 8=*Staudtia kamerunensis*, 9= *Grossera multinervis* et 10= *Rinorea oblongifolia*

Les espèces qui caractérisent mieux la florule du peuplement de la Réserve forestière de Yoko sont : *Gilbertiodendron dewevrei* (18,36%) et *Scorodophloeus zenkeri* (14,49%) ; Elles sont suivies de *Julbernardia seretii* (6,78%), *Zanthoxylum gilletii* (5,51%) et *Prioria oxyphylla* (5,36%). Les 10 premières espèces prépondérantes représentent 73,64% de l'IVI.

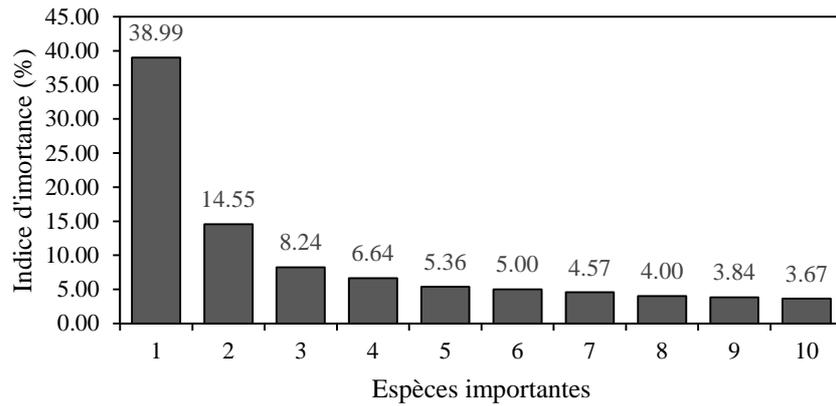


Figure 18. Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Uma.

Légende : 1= *Gilbertiodendron dewevrei*, 2= *Julbernardia seretii*, 3= *Anonidium mannii*, 4= *Petersianthus macrocarpus*, 5= *Diospyros boala*, 6= *Staudtia kamerunensis*, 7= *Pancovia harmsiana*, 8= *Cynometra hankei*, 9= *Aidia micrantha* et 10= *Cola griseiflora*.

Dans le peuplement de Uma par contre, les espèces écologiquement importantes sont *Gilbertiodendron dewevrei* (38,99%) et *Julbernardia seretii* (14,55%), *Anonidium mannii* (8,24%), *Petersianthus macrocarpus* (6,64%) et *Diospyros boala* (5,36%). Les 10 espèces les plus prépondérantes représentent 94,85% de l'ensemble de l'IVI.

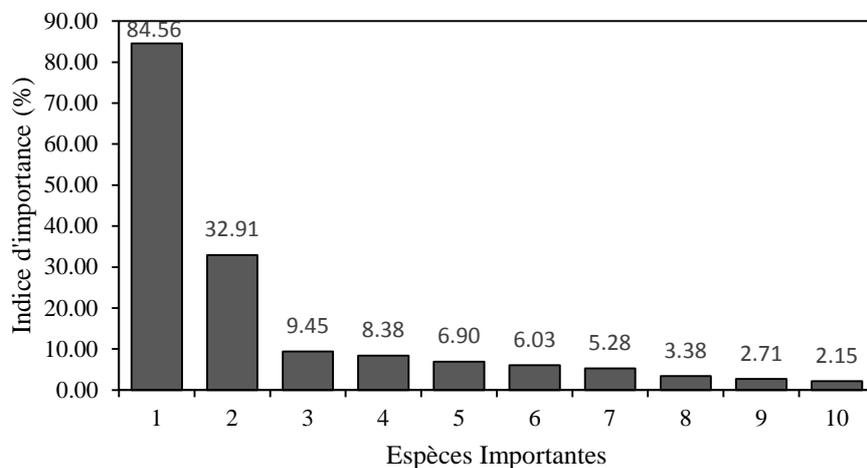


Figure 19 : Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de Rubi-tele.

Légende : 1= *Gilbertiodendron dewevrei*, 2= *Julbernardia seretii*, 3= *Diospyros crassiflora*, 4= *Aidia micrantha*, 5= *Diospyros boala*, 6= *Pancovia harmsiana*, 7= *Cola griseiflora*, 8= *Anthonotha macrophylla*, 9= *Nauclea diderrichii* et 10= *Dialium excelsum*.

Le peuplement de Rubi-tele est aussi caractérisé par la dominance de *Gilbertiodendron dewevrei* (IVI= 84,56%), *Julbernardia seretii* (IVI= 32,9%) et *Diospyros crassiflora* (IVI= 10%). Ces trois espèces sont suivies de *Aidia micrantha*, *Diospyros boala* et *Pancovia harmsiana* dans le peuplement.

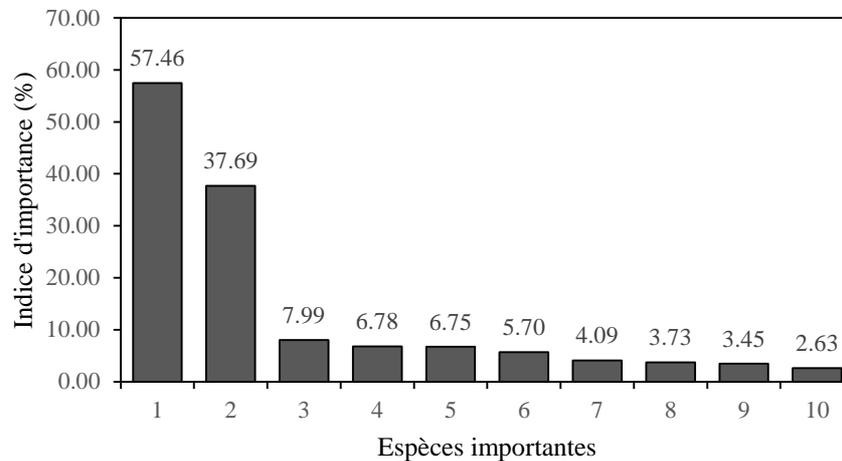


Figure 20. Les dix espèces les mieux représentées dans la florule de RFO.

Légende : 1= *Gilbertiodendron dewevrei*, 2= *Cynometra alexandri*, 3= *Pancovia harmsiana*, 4= *Celtis philipensis*, 5= *Lasiodiscus manni*, 6= *Julbernardia seretii*, 7= *Dasyplepis seretii*, 8= *Diospyros bipendensis*, 9= *Alstonia boonei* et 10= *Erythrophleum suaveolens*.

Dans le peuplement de la RFO, *Gilbertiodendron dewevrei* domine avec un IVI de 57,46%, suivi de *Cynometra alexandri* (IVI= 37,68). Elles sont accompagnées de *Pancovia harmsiana*, *Celtis philipensis* et *Lasiodiscus manni*. Les 10 premières espèces prépondérantes regroupent 136,26% de l'IVI total.

Globalement, les 3 espèces dont les IVI sont les plus élevés (de 10 à 40) sont *Gilbertiodendron dewevrei*, *Cynometra alexandri* et *Julbernardia seretii* (Tableau 7). Nous pouvons les qualifier d'espèces prépondérantes générales. Il s'agit typiquement d'espèces grégaires et localisées dans les différents sites à l'exception de *Cynometra alexandri* uniquement abondante dans les forêts de la RFO.

Notons aussi que chaque site contient ses espèces importantes propres. C'est notamment le cas de *Scorodophloeus zenkeri*, *Grossera multinervis* et *Prioria oxyphylla* pour Yoko ; *Petersianthus macrocarpus* et *Anonidium manni* pour Uma ; *Diospyros crassiflora* pour Rubi-tele et *Cynometra alexandri* et *Lasiodiscus manni* pour RFO.

Tableau 7. Les espèces les plus prépondérantes dans la florule globale selon leurs valeurs d'importance (IVI).

Espèces	Dominance relative	Densité relative	IVI
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	27,73	14,59	42,33
<i>Cynometra alexandri</i>	8,62	2,77	11,4
<i>Julbernardia seretii</i>	8,12	2,99	11,12
<i>Pancovia harmsiana</i>	0,88	4,07	4,96
<i>Anonidium manni</i>	2,02	2,76	4,79
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	1,75	1,93	3,69
<i>Staudtia kamerunensis</i>	0,79	2,50	3,30
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	2,13	1,13	3,26
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	1,02	2,09	3,11
<i>Cola griseiflora</i>	0,62	2,47	3,09
Autres	46,27	62,65	108,9

En ce qui concerne les espèces indicatrices du peuplement dans chaque site, nous avons identifié 28 espèces caractéristiques des peuplements de Yoko, 11 espèces caractéristiques des peuplements de Rubi-tele, 9 espèces pour les peuplements de Uma et 39 espèces caractéristiques des peuplements de la RFO. *Scorodophloeus zenkeri* et *Grossera multinervis* avec une densité respective de 19 individus/ha et de 12,3 individus/ha et la surface terrière de 2,67 m²/ha et de 0,37 m²/ha présentent les valeurs indicatrices très élevées (IV \geq 80 %) à Yoko. *Diospyros crassiflora* et *Garcinia kola* avec une densité respective de 29 et 6 individus/ha et la surface terrière de 0,56 et 0,11 m²/ha caractérisent les peuplements de Rubi-tele. *Garcinia staudtii* et *Manilkara malcoleus* présentent des valeurs indicatrices assez élevées dans le site d'Uma. Enfin, *Cynometra alexandri* et *Diospyros bipindensis* sont très caractéristiques dans la RFO en Ituri (Densité : 39,26 et 12,84 individus/ha ; surface terrière = 9,09 et 0,18 m²/ha chacune).

Tableau 8. Les espèces caractéristiques des forêts de 4 sites étudiés. Valeur indicatrice de l'espèce, significativité des tests (t de student et de rang) : *** et ** = les deux tests sont significatifs pour l'espèce, * = un de deux test est significatif pour l'espèce et Classe d'abondance : II = 20 – 40 %, III = 40 – 60 %, IV = 60 – 80 % et V = ≥ 80 %.

Espèces	IV	Sign	YOKO	RUBI- TELE	UMA	RFO
			Présence	Présence	Présence	Présence
<i>Grossera multinervis</i>	89,1	***	V			
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	82,9	***	V			
<i>Guarea thompsonii</i>	73,4	***	IV			
<i>Trichilia gilgiana</i>	69,4	***	IV			
<i>Turraeanthus africanus</i>	67,1	***	IV			
<i>Prioria balsamifera</i>	57,2	**	III			
<i>Diospyros crassiflora</i>	95,4	***		V		
<i>Garcinia kola</i>	88,4	***		V		
<i>Monodora myristica</i>	64	***		IV		
<i>Nauclea diderrichii</i>	63,3	***		IV		
<i>Anthonotha macrophylla</i>	58,5	**		III		
<i>Garcinia staudtii</i>	66,5	**			III	
<i>Manilkara malcoleus</i>	55,8	**			III	
<i>Garcinia sp</i>	52,7	**			III	
<i>Diospyros iturensis</i>	51,6	**			III	
<i>Synsepalum subcordatum</i>	50,8	*			III	
<i>Dichostemma glaucescens</i>	46,5	*			III	
<i>Cynometra alexandri</i>	82,7	***				V
<i>Diospyros bipindensis</i>	79,9	***				IV
<i>Dasylepis seretii</i>	79,5	***				IV
<i>Drypetes iturensis</i>	76,1	***				IV
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i>	72,5	***				IV
<i>Celtis phillipensis</i>	66,5	**				IV

III.3.3.3. Spectre chorologique et affinités phytogéographiques des sites étudiés.

Le tableau 9 ci-dessous présente les spectres de distribution phytogéographique calculés pour chaque placette dans chaque site.

Tableau 9. Spectre de distribution phytogéographique. BGC : Bas-Guinéo-congolaise, OGC : Omni-Guinéo-Congolaise, C : Congolaise, FC : espèces endémiques du Forestier Central, AA : Afro-Américaine, AM : Afro-Malgache, Paléo : Paléotropicale, Pan : Pantropicale, AT : Afro-Tropicale.

Chorologie	RFO		RBTL		YOKO		UMA		GLOBAL	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Espèces endémiques guinéo-congolaises										
Sous-total	3560	96,29	766	98,58	2852	89,91	5158	95,84	12336	94,69
BGC	2640	71,41	638	82,11	1656	52,21	3318	61,65	8252	63,34
OGC	662	17,91	116	14,93	1026	32,35	1633	30,34	3437	26,38
C	215	5,82	0	0,00	28	0,88	23	0,43	266	2,04
FC	43	1,16	12	1,54	142	4,48	184	3,42	381	2,92
Espèces à large distribution (LD)										
Sous-total	8	0,22	5	0,64	46	1,45	53	0,98	112	0,86
AA	7	0,19	5	0,64	32	1,01	50	0,93	94	0,72
AM	1	0,03	0	0,00	10	0,32	2	0,04	13	0,10
Paléo	0	0,00	0	0,00	2	0,06	1	0,02	3	0,02
Pan	0	0,00	0	0,00	2	0,06	0	0,00	2	0,02
Espèces de Liaison										
Sous-total	129	3,49	6	0,77	274	8,64	171	3,18	580	4,45
AT	129	3,49	6	0,77	274	8,64	171	3,18	580	4,45
Total	3697	100	777	100	3172	100	5382	100	13028	100

Quel que soit le site considéré (tous inclus dans le Secteur forestier central), la proportion de l'élément Guinéo-Congolais en général (incluant les phytochories Omni-guinéennes, OGC, Bas-guinéo-congolaises, BGC, Congolaises, C et du Forestier central, FC) est plus prépondérante ; 89,68% pour le site de Yoko, 91,79% pour le site de Uma, 95,86% pour le site de Rubi-tele et 92,7% pour le site de la RFO. La proportion des espèces endémiques congolaises et du forestier central uniquement est de l'ordre de 4,81% dans l'ensemble de 4 sites.

III.3.3.4. Comparaison des spectres de tempérament pour les sites

Afin d'apprécier et de comparer l'état de dégradation des différents relevés, nous avons calculé un Indice Pionnier (PI). Cet indice est globalement faible pour l'ensemble des sites, avec un PI moyen de $43,8 \pm 9,37\%$. Cette valeur est inférieure à 50 %, indiquant que globalement les peuplements forestiers sont peu perturbés. Considérés individuellement, Yoko est le site le plus

perturbé avec un indice pionnier de 59%, suivi d'Uma avec un indice pionnier de 45,7 %. Par contre, RFO et Rubi-tele sont les sites les moins perturbés avec des indices pionniers de 38,63 et 37,7 % respectifs. Le test statistique non paramétrique de Kruskal-Wallis appliqué pour comparer les proportions moyennes d'indice pionnier, montre une différence statistiquement significative entre les sites ($F= 22,68$; $df= 3$; $p<0,05$).

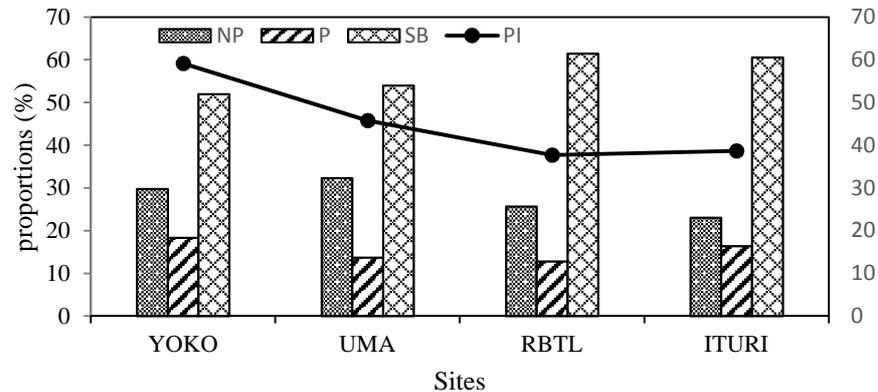


Figure 31. Spectres brutes de tempéraments et de l'indice pionnier par site. NP = espèces non pionnières, P = espèces pionnières, SB = espèces tolérant l'ombre et PI = Indice pionnier.

La proportion d'espèces tolérantes à l'ombre (SB) est plus importante à Rubi-tele (61,45%), suivie de la RFO avec 60,56% ; Yoko et Uma ont des valeurs plus faibles (51,9 et 53,9 % ; figure 21). Yoko et RFO se singularisent des autres sites par leurs taux élevés d'espèces pionnières, P (18,31 et 16,37 %), et Rubi-tele et Uma par leurs taux faibles d'espèces pionnières (12,8 et 13,7%), Uma est compensé par un taux relativement élevé des espèces non pionnières, NP (32,29 %).

III.3.3.5. La structure du peuplement

Les densités ne sont pas significativement différentes entre les quatre sites. Par contre, les surfaces terrières sont significativement différentes. Dans l'ensemble, les arbres possèdent les surfaces terrières les plus élevées dans les parcelles de RFO (Tableau. 10).

Tableau 10. Densité (D^{-ha}) et surface terrière en m^2/ha (G) moyennes au sein de N parcelles de 0,25 ha.

Site	RFO	Uma	Rubi-tele	Yoko	H
Paramètres	N= 38 (0,25)	N= 60 (0,25)	N= 8 (0,25)	N= 32 (0,25)	p-value
Caractéristiques structurales					
D^{-ha}	400 ± 87,37	372,8 ± 76,72	399,5 ± 35,22	397,5 ± 68,46	0,17
G	32,08 ± 6,04	26,79 ± 7,9	25,55 ± 8,21	27,33 ± 6,6	0,00429**

III.4. Discussion

III.4.1. Affinités floristiques et phytogéographiques entre blocs forestiers

Les peuplements forestiers du site de Yoko sont floristiquement similaires à ceux de la forêt de Uma, située à 75 km de Yoko, alors que ces peuplements diffèrent assez nettement de ceux de Rubi-tele et de la région de l'Ituri, situés à plus de 200 km au nord et au nord-est de Yoko, respectivement. Les peuplements de Yoko et Uma sont également nettement plus diversifiés en espèces que ceux situés plus au nord. Néanmoins, certaines espèces, telles que *Gilbertiodendron dewevrei* et *Julbernardia seretii*, sont très dominantes sur la plupart des sites et contribuent à une similarité élevée lorsqu'on utilise des indices qui donnent plus de poids aux espèces abondantes.

Comment peut-on alors expliquer la différence de composition et de richesse spécifique dans les blocs forestiers situés dans un même Domaine phytogéographique ? Les explications peuvent être liées à la fois aux facteurs déterministes et historiques. Plusieurs études notamment celles de Gentry (1988), Ter Steege et *al.*, (2003) et Dauby (2012) ont montré que la richesse spécifique élevée des forêts tropicales est corrélée à l'hétérogénéité des conditions environnementales. Les peuplements forestiers de la cuvette centrale congolaise n'échapperaient pas à cette réalité écologique. Ainsi, nous pensons que la richesse spécifique locale élevée observée dans les sites de Yoko et d'Uma à la différence des sites de Rubi-tele et RFO s'explique par l'hétérogénéité environnementale.

Le facteur environnemental principal concerne l'édaphologie et la physiographie locale du terrain qui sont caractérisées à Yoko par une distribution discontinue du substrat argileux et sableux et une topographie contrastée (Amani, 2011, Vleminckx et *al.* 2015). Tandis que le paysage d'Uma est caractérisé par un gradient physiographique et altitudinal allant de la rivière Tshopo vers le piémont des inselbergs sur éboulis rocheux. Par contre, à l'échelle de nos placettes, les peuplements de Rubi-tele et de la RFO sont établis sur des substrats assez homogènes qui ne présentent pas une forte dénivellation topographique. Les résultats obtenus par d'autres chercheurs en Afrique centrale ayant montré l'influence de la topographie et des caractéristiques édaphiques sur la distribution et la richesse d'espèces d'arbres aux échelles régionales et locales corroborent notre thèse (Tchouto et *al.*, 2006 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2008 ; Gonmadje et *al.*, 2011 ; Beina, 2011 et Dauby, 2012). L'hétérogénéité édaphique engendre donc une mosaïque d'éco-unités édaphiques qui favorisent l'établissement des espèces rares.

L'autre explication peut être liée à l'histoire du couvert forestier : la surface de forêt dense en Afrique centrale a dû se contracter lors des périodes glaciaires. On ignore comment cela s'est produit mais il est possible que la forêt dense se soit surtout maintenue le long des grands cours d'eau (refuges forestiers), comme le fleuve Congo près duquel se trouvent les sites de Yoko et Uma. Ainsi, la plus faible diversité des sites de Rubi-tele et la RFO pourrait s'expliquer par une recolonisation forestière tardive (Holocène) de ces régions (Maley, 1996).

Nous avons également constaté que les sites les moins diversifiés sont ceux où *Gilbertiodendron dewevrei* est le plus dominant. L'abondance des plaques à *G. dewevrei* dans les sites de la RFO et Rubi-tele serait directement la cause de ce gradient de diversité. Pour confirmer cela nous avons jugé utile de catégoriser les placettes selon le type forestier (monodominant ou mixte) et avons calculé l'indice $S_{(50)}$ pour chaque cas (cfr Tableau 13, Chapitre IV). Nous avons remarqué que la diversité spécifique était toujours faible sur les sites de la RFO et de Rubi-tele, quel que soit le type de peuplement.

Sur le plan phytogéographique, la flore arborescente de notre région d'étude est constituée en moyenne de 92,5% de l'élément guinéo-congolais en prenant en considération toutes les phytochories associées (OGC, BGC, CG et FC). Ce taux remarquablement élevé de l'élément Guinéo-congolais confirme l'appartenance de la flore de la cuvette centrale à la grande région phytogéographique guinéo-congolaise. La proportion d'endémiques de la RDC observée est de 4,81 %. A titre comparatif, Sonké (1998) a obtenu pour la région du Dja au Cameroun seulement 0,3 % d'endémiques camerounaises et Doucet (2003) pour les forêts du Gabon obtint 7,3 %. Les espèces d'arbres endémiques du forestier central reconnues dans la délimitation établie par Ndjele (1988) représentent 2,83% de la florule globale parmi lesquelles nous trouvons *Beilschmiedia lebrunii* (Lauraceae), *Cola bruneellii* (Malvaceae), *C. congolana* (Malvaceae), *Lychnodiscus multinervis* (Sapindaceae) et *Diospyros deltoidea* (Ebenaceae).

III.4.2. Diversité des peuplements forestiers de la cuvette centrale congolaise dans le contexte de l'Afrique centrale.

A l'échelle locale, bien que les tailles de parcelles soient différentes, la richesse spécifique n'est pas significativement différente entre les forêts d'Afrique centrale. Ce résultat est confirmé par la richesse spécifique standardisée et par la comparaison de l'indice α de Fisher de quelques parcelles d'inventaire de différentes tailles en Afrique centrale (Figure 22).

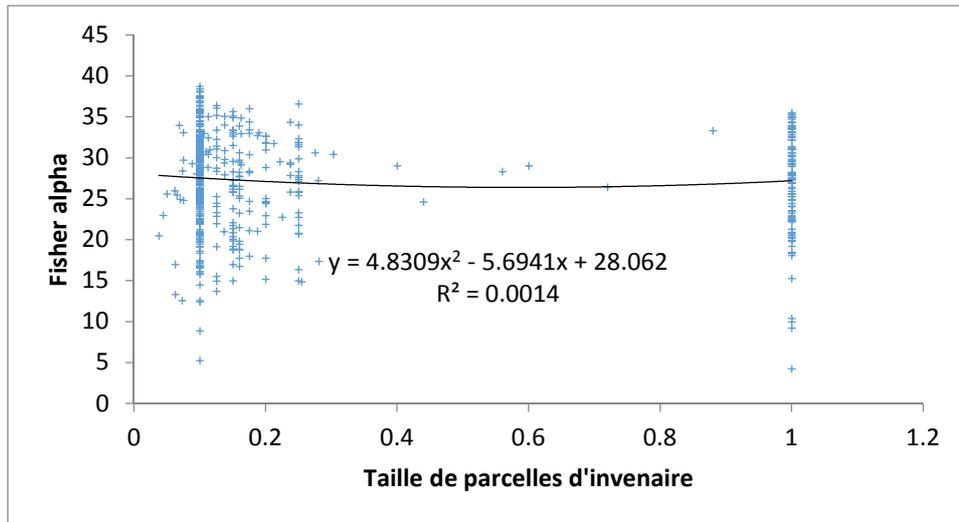


Figure 22. Relation entre la diversité spécifique et la taille de la parcelle d'inventaire dans les différentes forêts d'Afrique centrale (source : Parmentier et al., 2011 et présent travail).

L'analyse de la distribution de la diversité d'arbres du nord-est de la cuvette centrale révèle en général que malgré la distance géographique ainsi que le réseau hydrographique qui les découpe, les peuplements forestiers sont floristiquement plus proche entre eux qu'ils ne le sont des forêts situées dans le domaine bas-guinéen. Toutefois, les différences sont perceptibles en ce qui concerne les espèces caractéristiques dans chaque peuplement.

En Afrique centrale, les sites les plus proches des côtes atlantiques sont plus diversifiés que ceux de la cuvette centrale congolaise. Ces sites sont non seulement associées à une grande hétérogénéité environnementale et à une pluviométrie élevée mais, elles sont également plus proches des refuges forestiers hypothétiques de l'Afrique Centrale atlantique (Sosef, 1994 ; Maley, 1987 ; Maley, 1996). Ce dernier argument semble le plus déterminant, du fait que les forêts proches du Rift Albertin dans le Ruwenzori, supposé refuge forestier à la lisière Est des forêts tropicales et celles proches de mont Cameroun, supposé refuge forestier d'Afrique centrale atlantique sont plus diversifiées que la forêt du Parc national d'Odzala (Congo-Brazzaville) dans le centre de la cuvette centrale (Figure 23).

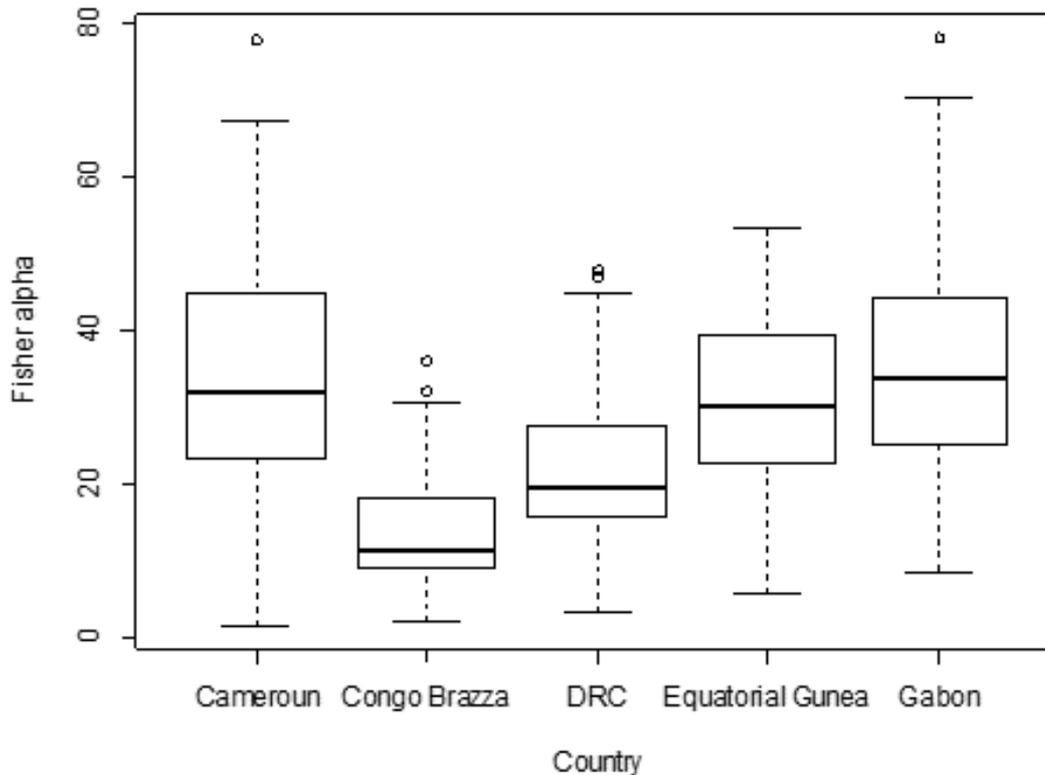


Figure 23. Comparaison de l'indice alpha de Fisher dans les forêts tropicales de cinq pays d'Afrique centrale. Sources des données : DRC = présent travail ; autres pays = Parmentier et al., 2011.

Parmentier et al., (2007) ont présenté une analyse comparative de la diversité α de Fisher entre les forêts tropicales d'Afrique de la région guinéo-congolaise et d'Amazonie. La diversité α moyenne en Amérique est beaucoup plus grande qu'en Afrique ($\alpha = 26$ pour l'Afrique ; $\alpha = 81$ pour l'Amazonie). D'après cette étude, les faibles valeurs de diversité sont présentes sur les deux continents, mais les valeurs de forte diversité ($\alpha > 100$) sont absentes dans les forêts d'Afrique. Les valeurs de diversité α de nos quatre sites étudiés se situent dans la moyenne africaine.

Cette relative faible diversité des forêts tropicales d'Afrique centrale par rapport à celles du bassin amazonien a été attribuée en partie aux bouleversements des conditions géologiques et climatiques du pléistocène (Gentry, 1982 ; Maley, 1996 ; Richard, 1996). Les vagues d'extinction qui en ont résulté seraient responsables de ces différences continentales et ont profondément affecté la diversité en Afrique centrale. A cela s'ajoute la pluviosité qui, en Amazonie est presque le double de celle de l'Afrique centrale et qui peut justifier ces différences de la diversité (Morneau, 2007).

Conclusion partielle

Ce travail est l'une des premières études quantitatives qui évalue la diversité spécifique et la composition floristique dans les différents blocs forestiers de la cuvette centrale congolaise en donnant une précision sur les affinités et dissimilarités floristiques entre plusieurs blocs forestiers de la cuvette centrale congolaise.

Pour revenir sur les résultats clés, cette étude a permis de distinguer une différenciation floristique entre 3 régions : (1) les forêts proches du fleuve Congo au centre de la cuvette (Yoko et Uma) ; les forêts en limite Nord de la zone forestière (Rubi-tele) et (3) les forêts en limite Est de la zone forestière avant le rift Albertin (RFO) avec un gradient de diversité plus forte dans la région centrale.

La diversité est globalement plus faible que dans les forêts de l'ouest du Bas-Guinéen, mais plus forte qu'à la limite entre le Bas-guinéen et le Congolais.

Nous avons analysé ces variations dans les différents sites sur la base des données récemment recueillies dans la partie nord-est de la cuvette centrale congolaise. Une étude de la variabilité floristique et structurale de différents types forestiers à l'échelle de la région permettra de mieux cerner les paramètres de la structuration spatiale de la diversité, de la rareté et dominance spécifique dans ce milieu forestier tropical. Aussi, il importe dans l'avenir, de faire le parallèle entre la dynamique sylvigénétique et les paramètres édaphiques dans l'évaluation de la diversité des peuplements forestiers. Leurs impacts sur la richesse et la diversité des peuplements méritent d'être approfondis.

Chapitre IV. Variabilité structurale et floristique des forêts mixtes et monodominantes dans quelques blocs forestiers du nord-est du bassin congolais.

IV.1. Introduction

Les types forestiers matures de terre ferme qu'on retrouve majoritairement dans la partie nord-est de la cuvette centrale congolaise correspondent aux formations semi-caducifoliées, hétérogènes et diversifiées (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Lomba et Ndjele, 1998 ; Amani, 2011). A côté de ces forêts hétérogènes se forment également d'autres types forestiers caractérisés le plus souvent par la dominance d'une seule espèce, et dont les plus connus en Afrique centrale sont des forêts à *Gilbertiodendron dewevrei* qui forment des peuplements monodominants plus ou moins purs autour ou à l'intérieur des forêts hétérogènes (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Gérard, 1960, Hart, 1985 ; Makana, 1999 ; Vande Weghe, 2004). La coexistence de ces deux types forestiers peut résulter (i) des processus déterministes liés au filtrage environnemental si la distribution respective des types forestiers est corrélée à des types d'habitat différents, (ii) des processus déterministes impliquant une exclusion compétitive des espèces d'un type forestier dans l'environnement induit par l'autre type forestier (p.ex. le sous-bois des forêts à *G. dewevrei* est très sombre), et/ou (iii) à des processus stochastiques liés à la dispersion limitée de *G. dewevrei* (Hubbell, 2001 ; Chave *et al.*, 2002 ; Hardy et Sonké, 2004). Ces processus ont des implications majeures sur l'assemblage des communautés et permettent de mieux comprendre et d'aborder la question du maintien de la grande diversité des écosystèmes forestiers tropicaux.

En RDC, la caractérisation de ces types forestiers matures de terre ferme se limite le plus souvent à des analyses descriptives des taxons indicateurs et à leur physionomie. Les questions relatives à la distribution des abondances et aux liens floristiques entre ces peuplements ne sont que très rarement abordées. Cependant, des tentatives d'analyse comparative des structures et de la composition spécifique entre les peuplements hétérogènes et monodominants y ont pourtant été conduites aux échelles locales (Makana, 1999 ; Masiala, 2009) mais, ne reflètent pas souvent la variabilité de ces deux types forestiers à l'échelle du Forestier central en fonction de l'hétérogénéité pédoclimatique où ces peuplements se développent. En effet, s'il est établi qu'il existe des différences structurales et floristiques entre les forêts mixtes et monodominantes (Makana *et al.*, 2004), les variations au sein de chaque bloc forestier d'une part et entre plusieurs blocs forestiers d'autre part demeurent moins documentées dans la cuvette congolaise.

Des études ont montré pourtant d'une part que l'importance relative des facteurs neutres et déterministes qui influencent la structure spatiale de la diversité dépendent de l'échelle d'investigation (Palmer, 1994 ; Ricklefs, 2004). D'autre part, il a été démontré que la structure spatiale des abondances des populations affecte la diversité des communautés (Chave et Leigh 2002) et la dominance de certaines espèces dans une communauté peut être liée à des faits historiques tels que les refuges forestiers (Maley, 1996). Aussi, certaines espèces qui cohabitent dans une communauté végétale peuvent présenter des réponses similaires à des facteurs environnementaux. Ces similarités sont basées sur le fait que ces groupes d'espèces tendent à partager un ensemble de traits fonctionnels clés comme le tempérament vis-à-vis de la lumière (Cornelissen et al., 2003 ; Koubov, 2009). Les mesures de diversité basées sur les traits fonctionnels des espèces sont de plus en plus privilégiées car elles permettent d'évaluer globalement la réponse des espèces dans le fonctionnement des écosystèmes (Keddy, 1992). Ainsi, l'analyse de la distribution de traits fonctionnels des espèces dans les deux types de forêts pourrait aider à élucider les mécanismes d'installation et de maintien de ces espèces dans les faciès monodominantes. Une approche similaire a été testée à l'échelle locale dans les forêts à *Gilbertiodendron dewevrei* et mixtes du Dja au Cameroun (Peh, 2009).

Les objectifs spécifiques poursuivis dans ce chapitre sont les suivants :

- comparer la densité, la surface terrière et les structures diamétriques de ces deux types forestiers aux échelles locales et dans l'ensemble de la région ;
- Comparer les richesses spécifiques des peuplements mixtes et monodominants à l'échelle locale et analyser leur variabilité dans l'ensemble de la région ;
- Décrire l'organisation spatiale des espèces dans les deux forêts et analyser le cortège floristique de *G. dewevrei* dans la région. (Analyser la variabilité de la forêt monodominante afin de voir s'il existe différents types forestiers);
- Evaluer l'effet de la dominance de *G. dewevrei* sur la diversité et
- Comparer la distribution des traits fonctionnels liés au tempérament des espèces dans les deux types de forêts.

IV.2. Méthodes

IV.2.1. Sites de l'étude

Les travaux d'inventaires ont été menés dans les sites de Yoko (00°18'N, 25°18'E), Rubi-tele (2°31'N, 24°98'E), Uma (00°33'N, 25°47'E) et RFO (Ituri) (1°25'N, 29°06'E) tous dans le District centro-oriental de la Maïko, au nord-est du bassin du Congo.

IV.2.2. Protocole de collecte des données

Sur chacun des quatre sites, les parcelles carrées d'une surface de 0,25 ha (50 m x 50 m) ont été installées dans la forêt mixte et la forêt monodominante. Tous les individus d'arbres ≥ 10 cm de dbh ont été mesurés et identifiés. La répartition des parcelles en fonction des types forestiers dans chaque site est présentée dans le tableau 11 ci-dessous :

Tableau 11. Nombre des placettes et d'hectares (valeur entre parenthèses) inventoriés par type forestier dans les quatre stations d'étude.

Site	Types forestiers	
	Forêt mixte	Forêt monodominante
RFO	18 (4,5 ha)	20 (5 ha)
Rubi-tele	4 (1 ha)	4 (1 ha)
Uma	36 (9 ha)	24 (6 ha)
Yoko	26 (6,5 ha)	6 (1,5 ha)
Total	84 (21 ha)	54 (13,5 ha)

Le diamètre pour chaque individu d'arbre compté a été obtenu par la mesure au dbhmètre à 1,30 m du sol. Etant donné que des problèmes de mesure de dbh se posent assez régulièrement en forêt dense humide lorsque les arbres présentent des accotements ailés, des racines contreforts ou échasses, les mesures étaient faites au-dessus de ces adaptations comme prévue par la méthodologie pour les inventaires forestiers (Rondeux, 1999).

L'identification des arbres a été réalisée sur le terrain grâce à la combinaison des caractères végétatifs et reproducteurs observés sur le terrain et tels que définis dans les guides d'identification botanique (Letouzey, 1982 ; Wilks et Issembe, 2000). La nomenclature suit Lebrun et Stork (1991-1997).

IV.2.3. Analyse des données

Le diamètre relevé sur les arbres a permis de calculer la surface terrière des peuplements étudiés et d'établir la distribution des tiges en classes de diamètre de 10 cm. La surface terrière représente, pour une placette donnée, la somme des surfaces terrières individuelles de tous arbres mesurés dans cette placette. Elle est exprimée en m²/ha.

$$G = \sum_{i=1}^n \frac{\pi D_i^2}{4}$$

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

La densité des arbres correspond au nombre d'individus par unité d'inventaire ramené à l'hectare. Les valeurs des surfaces terrières et des densités obtenues ont été comparées à l'aide du test t de student et d'analyses de variance non paramétrique de Kruskal-Wallis.

La diversité spécifique locale de chaque type forestier à l'échelle du site a été évaluée à l'aide des indices ci-après :

- La richesse spécifique standardisée $S_{(k)}$ qui correspond à la richesse spécifique attendue dans un sous-échantillon de k individus (Dauby et Hardy, 2011). Nous avons choisi l'indice $S_{(50)}$.

$$S_{i/k} = \sum_s \left(1 - \binom{N_i - x_{is}}{k} / \binom{N_i}{k} \right)$$

N_i est la taille de l'échantillon i ; x_{is} est l'abondance (nombre d'individus) de l'espèce s dans l'échantillon i ; $k \leq N_i$.

- L'indice α de Fisher qui a l'avantage d'être régulièrement utilisé et donc intéressant pour la comparaison avec d'autres sites.

$$S = \alpha \ln(1 + N/\alpha)$$

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

Les indices $S_{i/k}$ et α de Fisher ont l'avantage d'être peu sensibles à l'effort d'échantillonnage et ne nécessitent que la connaissance du nombre d'individus d'un échantillon et du nombre d'espèces correspondant (Leigh et Loo De Lao, 2000).

- *L'indice de dominance de Shannon-Wiener (H')* encore appelé entropie, mesure l'incertitude de tirer une espèce dominante au hasard de l'échantillon. H' est modérément dépendant de la taille de l'échantillon.

$$H' = - \sum_i^s f_i \ln(f_i)$$

L'indice H' varie de 0 (une seule espèce) à $\ln S$ (toutes les espèces ont la même abondance). D'autres logarithmes (base 2 ou 10) peuvent également être utilisés (Legendre et Legendre, 1998).

- *L'indice de Gini-Simpson (\mathcal{D})* est la forme non biaisée de l'indice de Simpson (Lande et al. 2000). Il s'agit de la probabilité que deux individus appartiennent à la même espèce dans une communauté de taille N .

$$\mathcal{D} = \frac{N}{N-1} \left(1 - \sum_i^s f_i^2 \right)$$

L'évolution de la richesse spécifique en fonction de l'échantillon a été évaluée grâce aux courbes de raréfaction permettant d'évaluer simultanément l'effort d'échantillonnage et la richesse spécifique pour différents effectifs ont été construites à partir des rééchantillonnages répétés.

Pour tester les différences de la richesse spécifique et de la diversité entre les deux types forestiers, nous avons réalisé des tests de student et d'analyse de variance non paramétrique de Kruskal-Wallis pour comparer les moyennes.

Les travaux de Hawthorne (1996), Tchouto (2004), Senterre (2005) et Beina (2011) nous ont servi de référence pour regrouper les espèces selon leurs tempéraments : les espèces tolérant l'ombrage ou shade-bearer (SB) ; les espèces semi-tolérantes ou non-pioneer light demanding (NPLD), qui supportent un certain ombrage dans le jeune âge mais ne peuvent grandir sans une mise en lumière progressive ; et les espèces héliophiles strictes ou pionnières (P), qui exigent la présence permanente de la lumière pour la germination des graines et le développement des individus à tous les stades.

L'analyse de différences floristiques entre les deux types forestiers dans les quatre sites et leur relation avec les tempéraments vis-à-vis de la lumière a été réalisée par des analyses multivariées, en l'occurrence l'AFC et l'ACC.

IV.3. Résultats

IV.3.1. Structure des peuplements forestiers

IV.3.1.1. Densité et surface terrière inter-peuplements

Globalement, 13371 individus ont été inventoriés répartis en 8595 pour les peuplements de forêt mixte et 4776 pour les peuplements de la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (Limballi). Ces individus représentent en moyenne une surface terrière (G) respective de 28,34 m²/ha pour la forêt mixte et 30,06 m²/ha pour la forêt à Limballi. La différence de la surface terrière pour les deux types de peuplements n'est pas significative ($t = -1,36$; $p > 0,05$) ; tandis que celle de la densité l'est ; les peuplements mixtes présentent une densité moyenne de 409,28 pieds/ha contre 353,7 pieds/ha pour les peuplements à Limballi ($t = 4,83$; $p < 0,001^{***}$) (Figure 24).

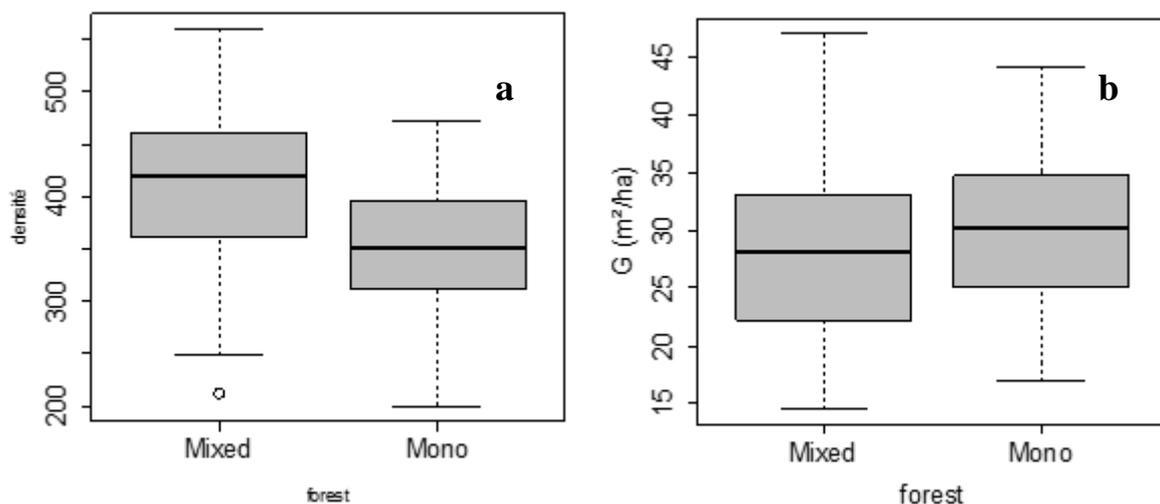


Figure 24. Dispersion des valeurs de la densité (a) et de la surface terrière (b) dans les peuplements mixtes et monodominants pour l'ensemble des données.

Nous observons les mêmes tendances de densité élevée dans la forêt mixte lorsque nous considérons les données de chaque site (Tableau 12). Sur les sites de RFO ($t = 3,99$; $p = 0,0003^{***}$), Uma ($t = 3,64$; $p = 0,0005^{***}$) et Yoko ($t = 2,24$; $p = 0,034^*$), les valeurs moyennes de densité sont plus élevées dans les forêts mixtes que dans les forêts monodominantes. La densité est par contre plus élevée dans la forêt monodominante pour le

site de Rubi-tele, mais pas significativement différente ($t = -1,66$; $p = 0,9$). La surface terrière ne montre plutôt pas de différence significative entre les deux peuplements sur chaque site sauf dans les forêts de Rubi-tele. Rubi-tele qui a une densité très élevée de *G. dewevrei* a aussi la plus grande surface terrière ($t = -6,06$; $p = 0,0009^{***}$).

Tableau 12. Synthèse des caractéristiques structurales ; N = nombre de parcelles inventoriées ; Ab = abondance totale d'arbres dans un site ; D^{ha} = nombre moyen des arbres à l'hectare ; G = Surface terrière moyenne des arbres en m^2/ha .

Site	RFO		Uma		Rubi-tele		Yoko	
	Mono N= 20	Mixte N= 18	Mono N= 24	Mixte N= 36	Mono N= 4	Mixte N= 4	Mono N= 6	Mixte N= 26
Caractéristiques structurales des peuplements								
Ab	1793	2007	2018	3574	418	381	547	2633
D^{ha}	358	446	336,33	397	418	381	364,66	405
G	31,43	33,69	28,47	27,83	32,87	18,6	30,06	26,85
Caractéristiques structurale de <i>G. dewevrei</i> dans le peuplement monodominant								
Ab	858		652		257		194	
D^{ha}	163,4		65,2		171,3		64,6	
G	20,65		11,53		17,98		8,97	

En ce qui concerne *G. dewevrei* spécifiquement, elle présente des densités plus élevées dans les sites de la RFO et de Rubi-tele que dans les sites de Yoko et Uma.

IV.3.1.2. Densité et surface terrière intra-peuplement

Il y a une grande variation de la densité dans les peuplements monodominants parmi les quatre sites de notre étude (Figure 25). Les parcelles de Rubi-tele présentent une densité moyenne la plus élevée, suivies des parcelles de la RFO. Les parcelles de Yoko et d'Uma présentent des valeurs assez faibles de densité. La différence de densité est significative entre les quatre sites ($F = 8,6$; $p = 0,03^*$). Par contre les valeurs de surface terrière entre les sites ne présentent pas une différence significative ($F = 3,35$; $p = 0,35$).

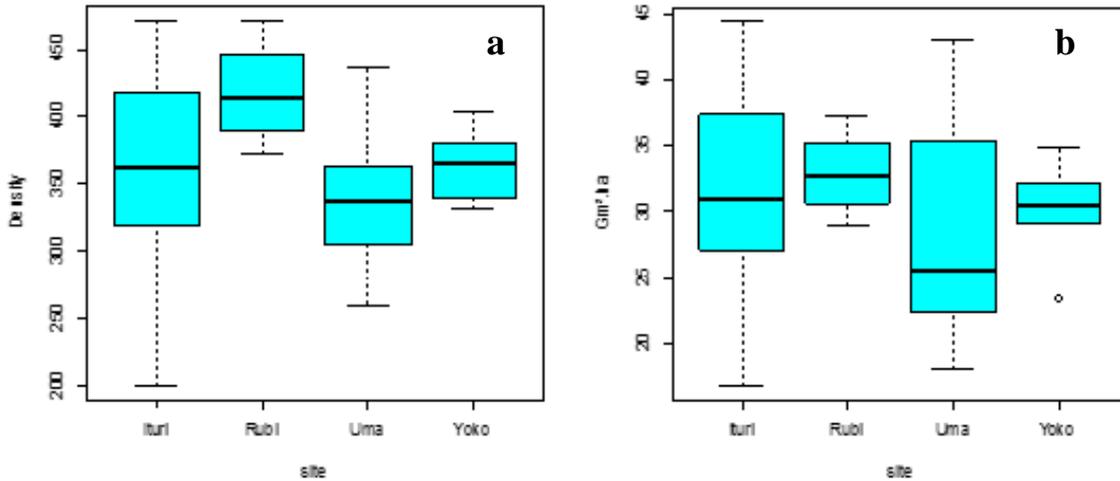


Figure 25. Dispersion des valeurs de la densité (a) et de la surface terrière (b) dans les peuplements monodominants. Le test de différence de Kruskal-Wallis montre une différence significative entre sites pour la densité. Ituri= RFO

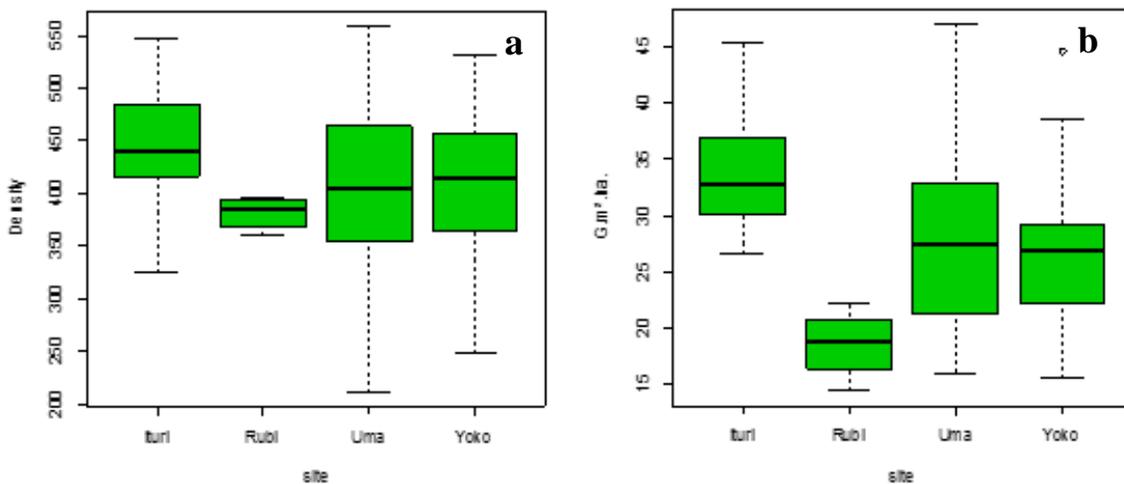


Figure 26 : Dispersion des valeurs de la densité (a) et de la surface terrière (b) dans les peuplements mixtes. Le test de différence de Kruskal-Wallis montre une différence significative entre sites pour la surface terrière. Ituri = RFO

La densité dans les peuplements mixtes ne présente par contre pas de différence significative sur les quatre sites ($F = 5,68$; $p = 0,12$) bien qu'elle soit plus élevée dans les parcelles de la RFO et faible dans celles d'Uma (Figure 26). Au contraire c'est la surface terrière qui présente de différence significative ($F = 18,36$; $p = 0,0003^{***}$). Les parcelles de Rubi-tele ont enregistré une faible valeur de la surface terrière consécutive aux faibles diamètres de leurs arbres (Figure 26).

IV.3.1.3. Structures diamétriques

L'allocation de nombre de pieds dans les différentes classes de diamètre est analysée à trois niveaux et présentée dans les figures 27 et 28. Dans un premier temps, nous comparons les structures totales de deux types forestiers dans chacun de quatre sites, ensuite nous analysons les structures de chaque peuplement et les comparons dans les quatre sites. Et enfin, nous comparons la structure de *G. dewevrei* pour évaluer sa dynamique dans les quatre sites.

L'examen de distribution des densités dans les classes de diamètre nous permet de faire quelques constats généraux. Tous les graphiques présentent une structure régulièrement décroissante ou en J inversé typique des forêts naturelles, avec pour chaque type forestier dans chaque site, plus de la moitié des individus dans les deux premières classes diamétriques (10-20 cm ; 20-30 cm). Les moyennes des densités des classes inférieures sont plus ou moins élevées dans la forêt mixte que dans la forêt monodominante, celles des classes médianes et supérieures sont par contre plus ou moins élevées dans la forêt monodominante que dans la forêt mixte.

La figure 28 présente la distribution diamétrique des individus de *G. dewevrei* dans les quatre sites. Les structures de *G. dewevrei* dans chaque site obéissent à la distribution typique des espèces tolérantes à l'ombre. Dans l'ensemble, le site de Rubi-tele présente des densités élevées dans toutes les catégories de classes de diamètre.

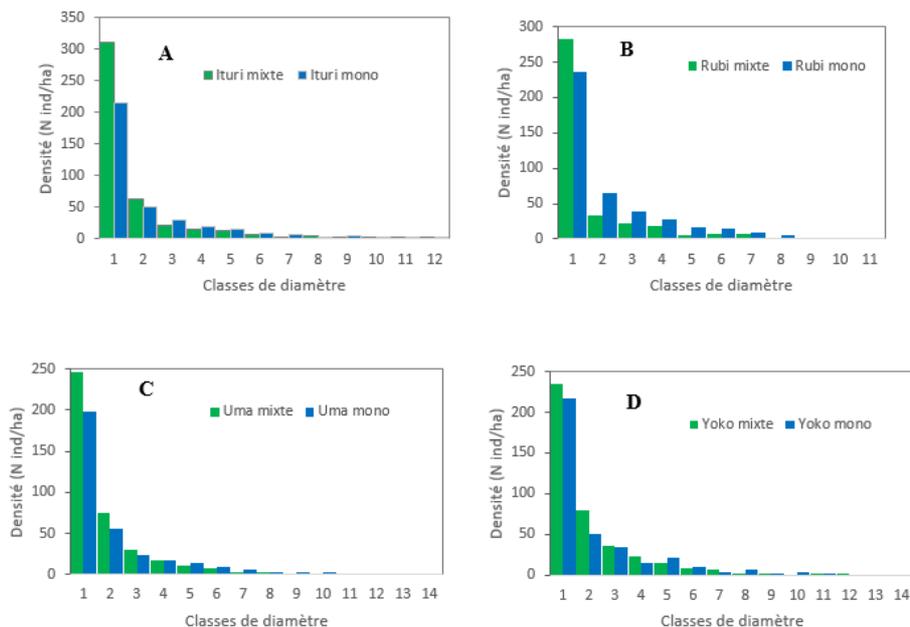


Figure 27. Structures diamétriques comparées des deux peuplements dans les quatre sites (A : RFO, B : Rubi-tele, C : Uma et D : Yoko); en vert : peuplement mixte et en bleu : peuplement monodominant.

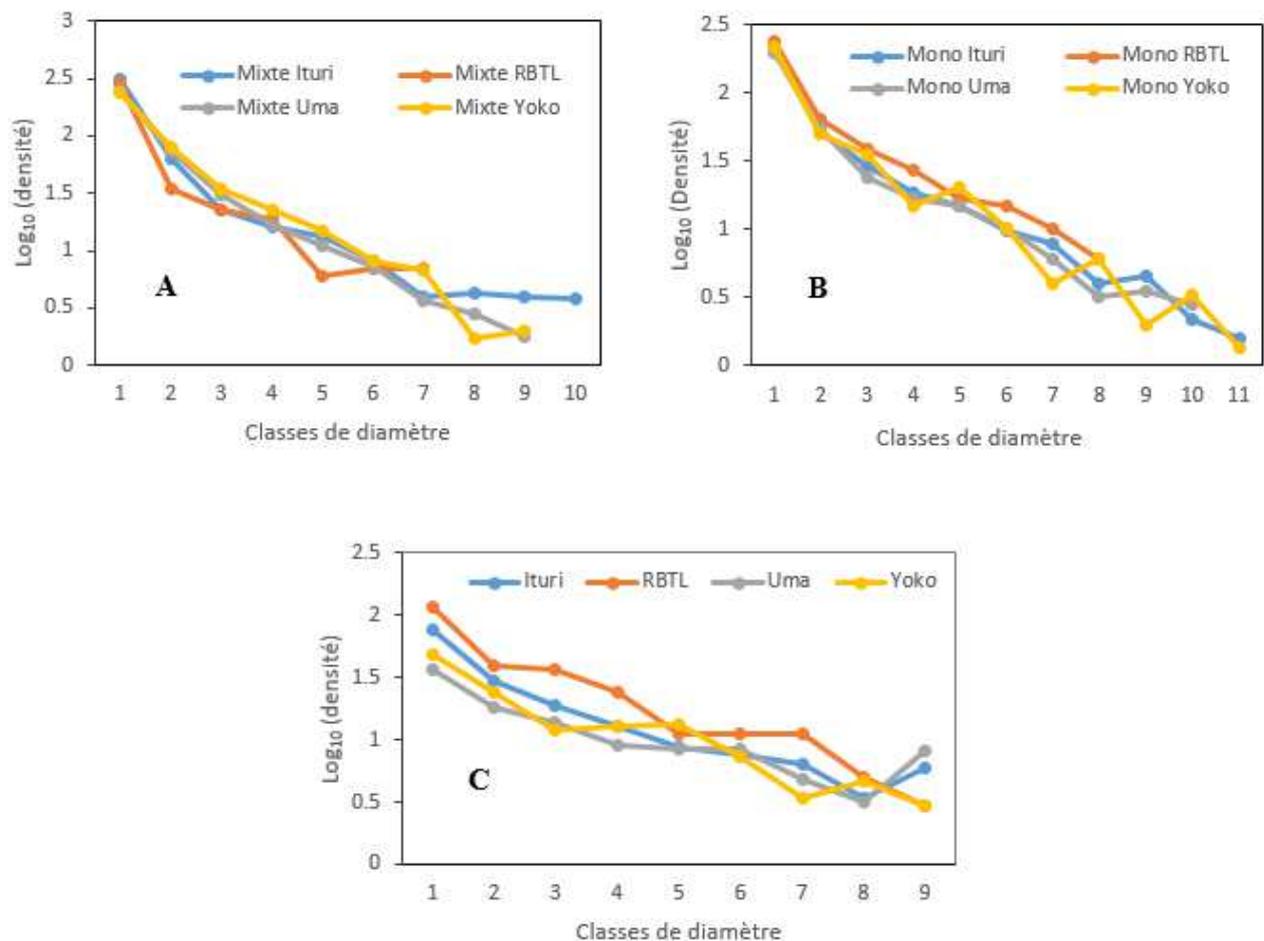


Figure 28. Structures diamétriques comparées inter-peuplements (A et B) et de *G. dewevrei* (C) dans les quatre sites. Ituri = RFO.

IV.3.2. Caractéristiques floristiques des peuplements

IV.3.2.1. Richesse et diversité spécifique inter-peuplements

Dans les 54 parcelles (13,5 ha) des différentes forêts monodominantes installées dans les quatre sites, 265 espèces ont été enregistrées, tandis que dans les 84 parcelles (21 ha) des forêts mixtes, nous avons enregistré 324 espèces.

La comparaison de la richesse spécifique moyenne et de la richesse standardisée, $S_{(50)}$ entre ces deux peuplements dans l'ensemble des données confirme une richesse en espèces plus élevée dans les parcelles mixtes que monodominantes ($t = 7,19$; $p < 0,001^{***}$ pour la richesse

spécifique et $t = 6,57$, $p < 0,001^{***}$ pour $S_{(50)}$). Les valeurs de la richesse spécifique et de $S_{(50)}$ étant respectivement 40,23 et 26,64 pour le peuplement mixte et de 28,98 et 19,91 pour le peuplement monodominant à *G. dewevrei* (Figure 29).

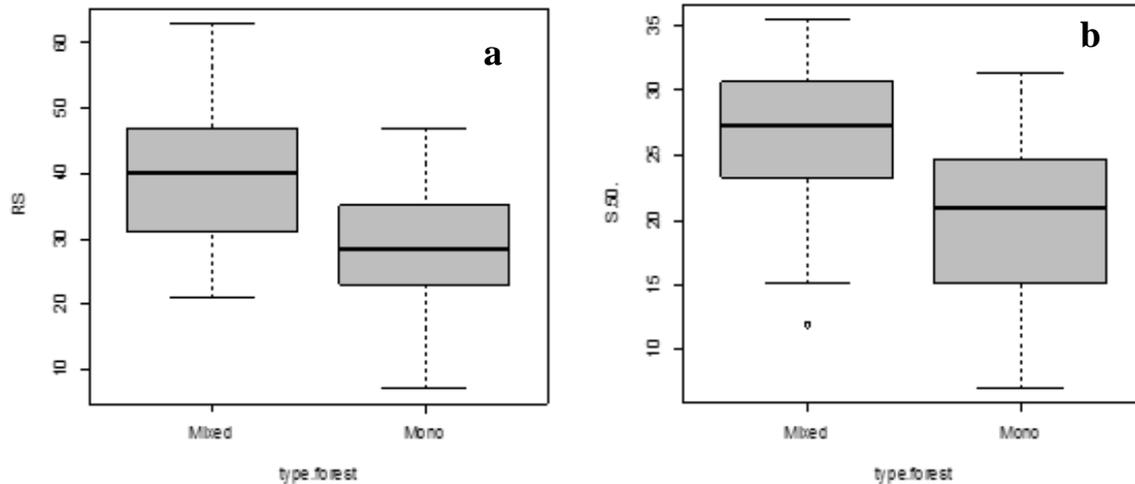


Figure 29. Dispersion des valeurs de la richesse spécifique (a) et de $S_{(50)}$ (b) dans les deux peuplements pour l'ensemble des données.

La comparaison de la diversité spécifique entre les peuplements mixtes et monodominants dans chaque site est donnée dans le tableau 13 ci-dessous :

Tableau 13. Valeurs moyennes de diversité des forêts monodominantes et mixtes dans les quatre sites. S : Richesse spécifique dans une parcelle de 0,25 ha ; $S_{(50)}$: Richesse spécifique standardisée à 50 individus par parcelle.

	Mono	Mixte	F-statistic ²	p-value
RFO				
S	24,7 (12,47) ³	30,61 (5,5)	1,92	0,06
$S_{(50)}$	16,41 (7,36)	19,87 (3,54)	1,87	0,07
Simpson	0,66 (0,23)	0,9 (0,05)	4,45	0,0002 ^{***}
Shannon	2,00 (0,92)	2,77 (0,34)	3,45	0,001 ^{**}
Fisher α	12,94 (10,08)	14,47 (4,42)	0,61	0,5
RUBI-TELE				
S	18,75 (5,05)	28,75 (5,9)	2,57	0,04 [*]

² L'Hypothèse nulle de test t stipule qu'il n'existe aucune différence significative de la diversité entre les deux types de peuplements.

³ Ecart-type de la moyenne.

	Mono	Mixte	F-statistic²	p-value
$S_{(50)}$	12,95 (3,22)	20,5 (3,96)	2,95	0,02*
Simpson	0,67 (0,14)	0,91 (0,03)	3,24	0,04*
Shannon	1,82 (0,46)	2,82 (0,34)	3,42	0,01*
Fisher α	6,91 (2,77)	14,44 (5,23)	2,54	0,04*

UMA				
S	30,58 (5,53)	42,77 (9,48)	6,27	0,000***
$S_{(50)}$	22,92 (2,94)	28,45 (3,4)	6,69	0,000***
Simpson	0,89 (0,03)	0,96 (0,01)	7,8	0,000***
Shannon	2,84 (0,25)	3,36 (0,25)	8,01	0,000***
Fisher α	17,88 (5,79)	29,44 (8,89)	6,09	0,000***

YOKO				
S	34,66 (4,08)	45,15 (8,27)	4,5	0,0003**
$S_{(50)}$	24,21 (2,85)	29,76 (3,13)	4,21	0,0002***
Simpson	0,96 (0,024)	0,90 (0,049)	2,61	0,04*
Shannon	2,96 (0,3)	3,46 (0,25)	3,72	0,007**
Fisher α	20,72 (4,44)	32,26 (8,53)	4,66	0,0003***

Dans le site de la RFO, la richesse spécifique, $S_{(50)}$ et l'indice alpha de Fisher n'ont pas montré de différences significatives entre les deux types de peuplement. Le peuplement à Limbali est aussi riche que le peuplement hétérogène. Mais les indices de Simpson et de Shannon qui traduisent la dominance du peuplement ont indiqué des différences significatives entre ces deux peuplements. La dominance des individus de *G. dewevrei* ayant influé négativement la diversité dans le peuplement monodominant. Par contre, dans les autres sites, tous les indices calculés ont donné des valeurs moyennes de diversité significativement différentes entre les deux peuplements. Dans chacun des trois sites, la diversité était plus élevée dans le peuplement mixte que dans le peuplement monodominant.

Les variations de la richesse spécifique telles que présentées ci-haut sont illustrées et complétées par les graphiques des courbes de raréfaction (Figure 30).

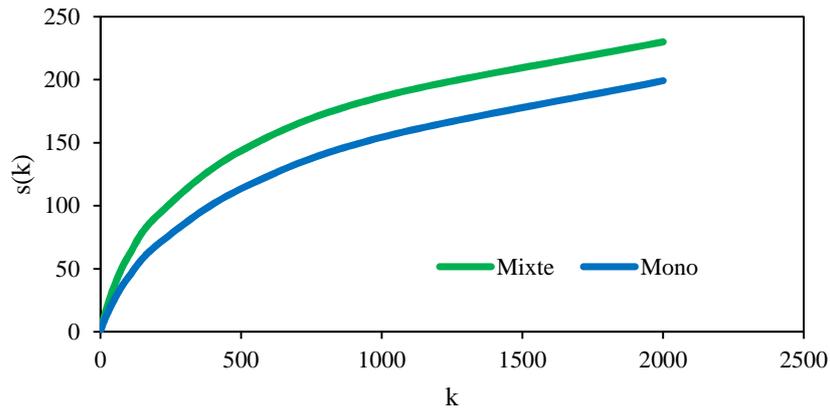


Figure 30. Courbe de raréfaction pour les deux types de peuplements dans l'ensemble ; forêt mixte (trait vert) forêt à *G. dewevrei* (trait bleu).

Une différence apparaît nettement entre le peuplement mixte et le peuplement monodominant. Pour chaque valeur de k considérée, la richesse spécifique est toujours plus élevée dans le peuplement mixte que dans le peuplement monodominant pour l'ensemble des sites et spécifiquement, pour les sites de Yoko, Uma et Rubi-tele (Figure 31). Dans le site de la RFO par contre, la différence apparaît moins évidente entre les deux peuplements. Le peuplement monodominant devient riche lorsque k atteint 200 individus puis redevient faible à 800 individus (Figure 31).

On n'a remarqué aussi que la richesse spécifique augmente de façon plus régulière dans la forêt mixte que dans la forêt monodominante. Dans tous les cas, toutes les courbes sont loin d'atteindre le niveau asymptotique et montrent que notre échantillonnage n'est pas suffisant pour recenser toute la flore arborescente locale dans chacun des sites.

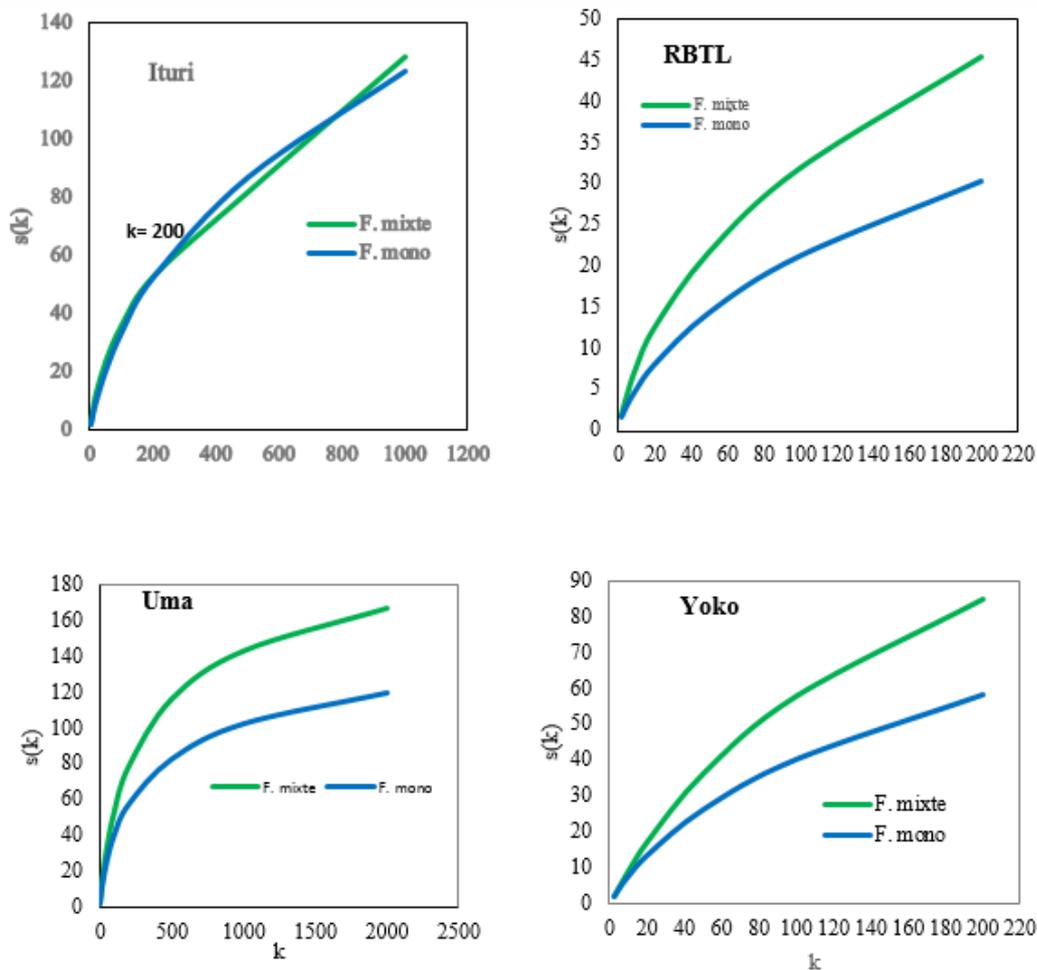


Figure 31. Courbes de raréfaction des peuplements mixtes (trait vert) et à *G. dewevrei* (trait bleu) dans chaque site. Ituri = RFO.

IV.3.2.2. Richesse et diversité spécifique intra-peuplements

Il y a une grande variation de la richesse spécifique standardisée entre les forêts monodominantes dans les quatre sites de notre étude. Les forêts monodominantes de Yoko et d'Uma présentent des valeurs de $S_{(50)}$ moyennes plus élevées que celles de Rubi-tele et de la RFO. Il s'observe pourtant une grande amplitude de variation de la richesse spécifique dans la forêt monodominante de la RFO qui présente parfois une grande diversité dans certaines parcelles. De même, les forêts mixtes de Yoko et d'Uma sont plus riches que celles de la RFO et de Rubi-tele. Les courbes de raréfaction illustrent correctement ces grandes variations (Figure 32).

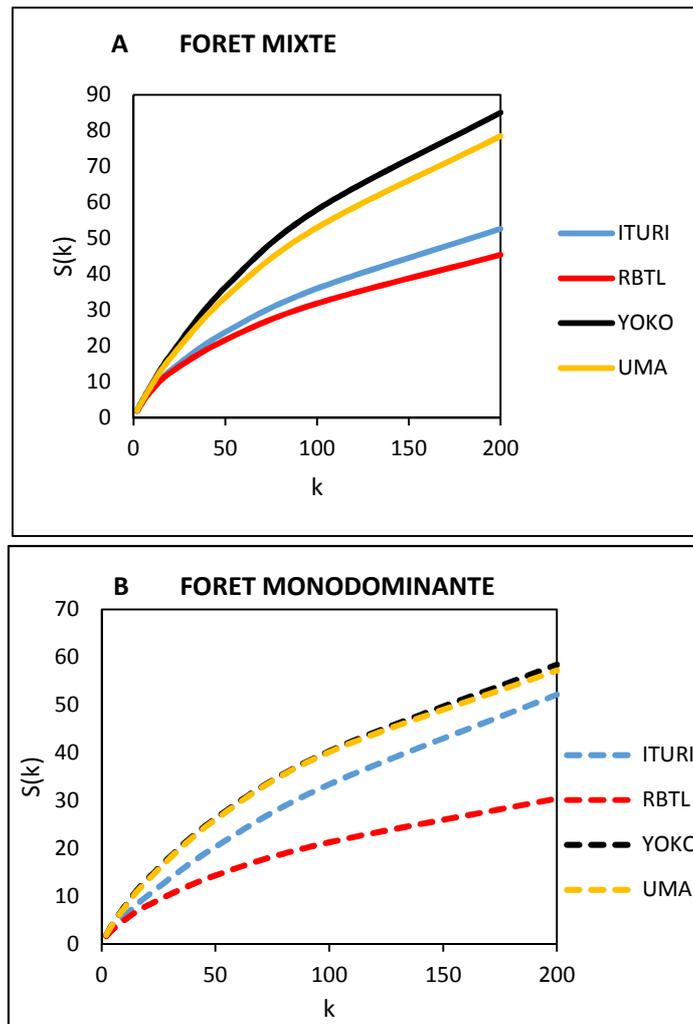


Figure 32. Courbes de raréfaction des peuplements mixtes (A) et monodominants (B). Ituri= RFO.

IV.3.2.3. Variation de la composition floristique

L'analyse de la composition floristique des peuplements permet d'identifier les groupes des parcelles qui présentent une similarité basée sur la distribution des espèces d'arbres. Les résultats de l'AFC montrent que les deux premiers axes représentent 11,2 % de la variance totale (Figure 33)

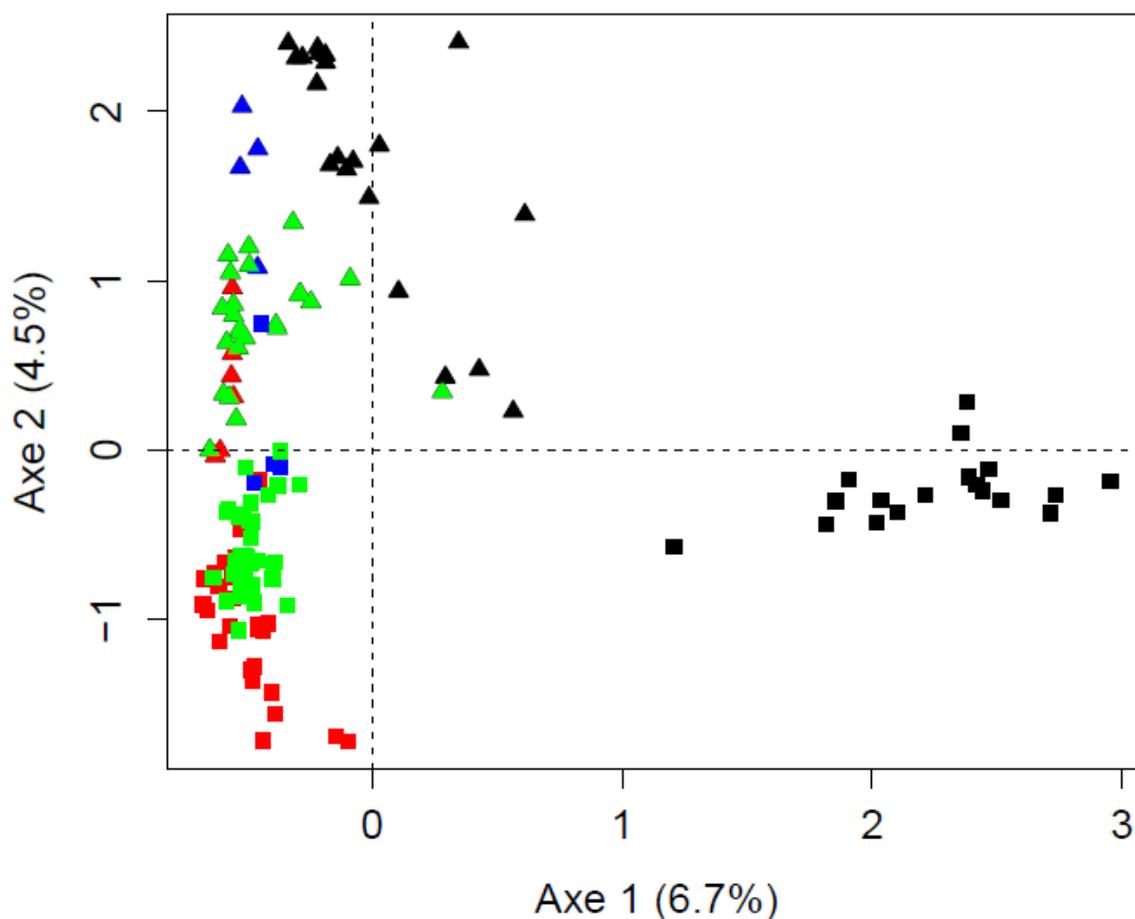


Figure 33. Projection des parcelles sur les deux premiers axes de l'AFC sur base des données floristiques. Carré = parcelles de la forêt mixte, triangle = parcelles de la forêt monodominante ; rouge = site de Yoko, vert = site d'Uma, bleu = site de Rubi-tele, noir = site de la RFO.

L'axe 1 (6,7 % de la variance) présente une séparation entre les parcelles de la forêt mixte de la RFO et celles des autres sites (monodominantes comme mixtes). En effet, la composition de la forêt mixte de la RFO s'éloignent très significativement des autres et semblent être tirées par quelques espèces abondantes uniquement rencontrées dans ce peuplement parmi lesquelles: *Cynometra alexandri*, *Drypetes iturensis*, *Ficus lobata*, *Garcinia ovalifolia* et *Celtis phillipensis*.

Tandis que l'axe 2 (4,5 % de la variance) fait apparaître une démarcation entre les parcelles des forêts mixtes de celles des forêts monodominantes. Les parcelles à coordonnées négatives sur cet axe représentent les forêts mixtes, et s'opposent aux parcelles à coordonnées positives représentant les forêts monodominantes. L'autre information portée par cet axe semble être liée à la répartition géographique. En effet, on observe une tendance à la séparation des parcelles de

RFO et de Rubi-tele (situées à l'extrémité supérieure) d'une part des parcelles de Yoko et Uma à l'extrémité inférieure.

Parmi les espèces discriminées par l'axe 2 on peut citer: *Rothmannia longiflora*, *Rothmannia whitfieldii*, *Gilbertiodendron dewevrei*, *Beilschmielia variabilis* et *Grewia louisii* dans les forêts monodominantes, opposées à *Scorodophloeus zenkeri*, *Petersianthus macrocarpus*, *Erythrophleum suaveolens*, *Hunteria mayumbensis* et *Oncoba welwitschii* dans les forêts mixtes.

On note aussi dans les deux axes la présence au centre du plan factoriel des espèces telles que *Julbernardia seretii*, *Cola griseiflora* et *Pancovia harmsiana*. Ces espèces sont distribuées dans la plupart des parcelles dans l'ensemble des quatre sites et semblent donc relativement indifférentes aux gradients floristiques observés.

En dehors de *G. dewevrei*, *Scorodophloeus zenkeri* et de *Cynometra alexandri*, la plupart des espèces abondantes ne contribuent pas efficacement à la discrimination des parcelles. Ce sont par contre les espèces rares qui présentent une forte contribution dans ces deux axes.

Notons qu'il y a souvent des espèces caractéristiques d'un site qui se retrouvent à la fois en forêt mixte et monodominante. Le tableau 14 donnent la densité (nombre d'individus à l'hectare) et l'abondance relative des espèces les plus abondantes et communes dans les peuplements mixtes et monodominants dans les quatre sites.

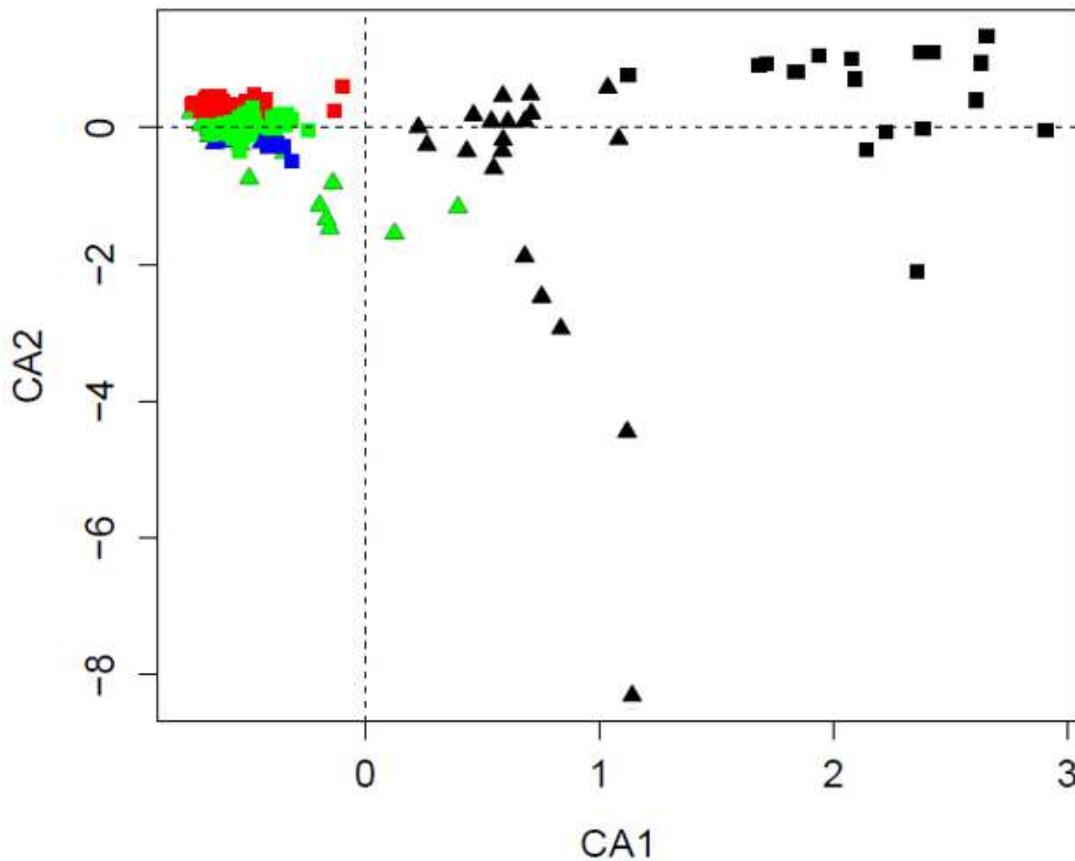


Figure 34. Projection des parcelles sur les deux premiers axes de l'AFC sur base des données floristiques ; cette fois-ci en excluant tous les individus de Limbali Carré = parcelles de la forêt mixte, triangle = parcelles de la forêt monodominante ; rouge = site de Yoko, vert = site d'Uma, bleu = site de Rubi-tele, noir = site de la RFO.

Les affinités floristiques entre les deux types forestiers après exclusion de tous les individus de *G. dewevrei* dans le jeu des données apparaissent dans la figure 34. Les deux types forestiers dans les sites de Yoko, Rubi-tele et Uma se concentrent au début de l'axe 1 alors que ceux de la RFO dispersés, s'étalent le long de cet axe. Le rapprochement très prononcé entre les parcelles des forêts mixtes et monodominantes dans chacun de nos 4 sites témoigne donc d'importants échanges floristiques entre les deux peuplements en fonction du cortège floristique global de chaque site. Outre l'absence de *G. dewevrei* dans la forêt mixte, la proximité des parcelles sur la carte factorielle montre que les deux types forestiers partagent une grande part d'espèces communes. L'axe 1 indique aussi un gradient d'altitude et sépare les parcelles de la RFO de l'ensemble des autres. Seule la forêt mixte de la RFO se démarque nettement du reste de peuplement du fait de sa composition floristique originelle, consécutive à sa position en bordure de la forêt tropophile soudanaise du nord-est congolais avec laquelle elle partage une certaine affinité floristique.

Tableau 14. Cinq espèces les plus communes dans chaque type de forêt et dans chaque site.

RFO					
Forêt mixte			Forêt monodominante		
Espèces	D ^{ha}	%	Espèces	D ^{ha}	%
<i>Cynometra alexandri</i>	77,11	16,98	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	170	47,32
<i>Lasiodiscus mannii</i>	46,67	10,27	<i>Pancovia harmsiana</i> ** ⁴	24,2	6,73
<i>Celtis philipensis</i>	40,67	8,95	<i>Julbernardia seretii</i>	15,2	4,23
<i>Pancovia harmsiana</i> **	29,78	6,56	<i>Aidia micrantha</i>	8,8	2,44
<i>Dasyalepis seretii</i>	26,22	5,77	<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	7,8	2,17
Autres espèces	233,78	51,47	Autres espèces	133,20	37,08

RUBI-TELE					
Forêt mixte			Forêt monodominante		
Espèces	D ^{ha}	%	Espèces	D ^{ha}	%
<i>Aidia micrantha</i>	53	13,91	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	224	53,59
<i>Julbernardia seretii</i> **	47	12,34	<i>Diospyros crassiflora</i> **	31	7,42
<i>Pancovia harmsiana</i>	34	8,92	<i>Julbernardia seretii</i> **	26	6,22
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	33	8,66	<i>Cola griseiflora</i>	21	5,02
<i>Diospyros crassiflora</i> **	27	7,09	<i>Diospyros boala</i>	19	4,55
Autres espèces	187	49,08	Autres espèces	97	23,21

UMA					
Forêt mixte			Forêt monodominante		
Espèces	D ^{ha}	%	Espèces	D ^{ha}	%
<i>Diospyros boala</i>	23	5,64	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	92	27,31
<i>Anonidium mannii</i> **	20,1	5,03	<i>Cola griseiflora</i>	19	5,70
<i>Julbernardia seretii</i>	19,8	4,97	<i>Diospyros sp</i>	14	4,16
<i>Pancovia harmsiana</i>	19,6	4,92	<i>Staudtia kamerunensis</i>	13	3,96
<i>Aidia micrantha</i>	18,4	4,61	<i>Anonidium mannii</i> **	12	3,62
Autres espèces	299	74,84	Autres espèces	186	55,26

YOKO					
Forêt mixte			Forêt monodominante		
Espèces	D ^{ha}	%	Espèces	D ^{ha}	%
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	20	4,86	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	89	24,50
<i>Cola griseiflora</i> **	15	3,80	<i>Cola griseiflora</i> **	21	5,85
<i>Rinorea oblongifolia</i>	15	3,72	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	16	4,39
<i>Staudtia kamerunensis</i>	13	3,19	<i>Grossera multinervis</i> **	15	4,02
<i>Grossera multinervis</i> **	12	2,89	<i>Carapa procera</i>	14	3,84
Autres espèces	330	81,54	Autres espèces	209	57,4

⁴ ** Espèces abondantes dans la forêt mixte ayant montré une corrélation positive avec la densité de *G. dewevrei* dans la forêt monodominante.

IV.3.3. Influence de la densité de *G. dewevrei* sur la diversité locale

A l'échelle locale de chaque site et dans l'ensemble des peuplements, nous observons une corrélation négative entre les densités de *G. dewevrei* et la richesse spécifique exprimée par l'indice α de Fisher. A l'exception du site de Rubi-tele dont la pente de régression n'est pas significative, dans tous les autres sites cette corrélation l'est (Tableau 15 et Figure 35).

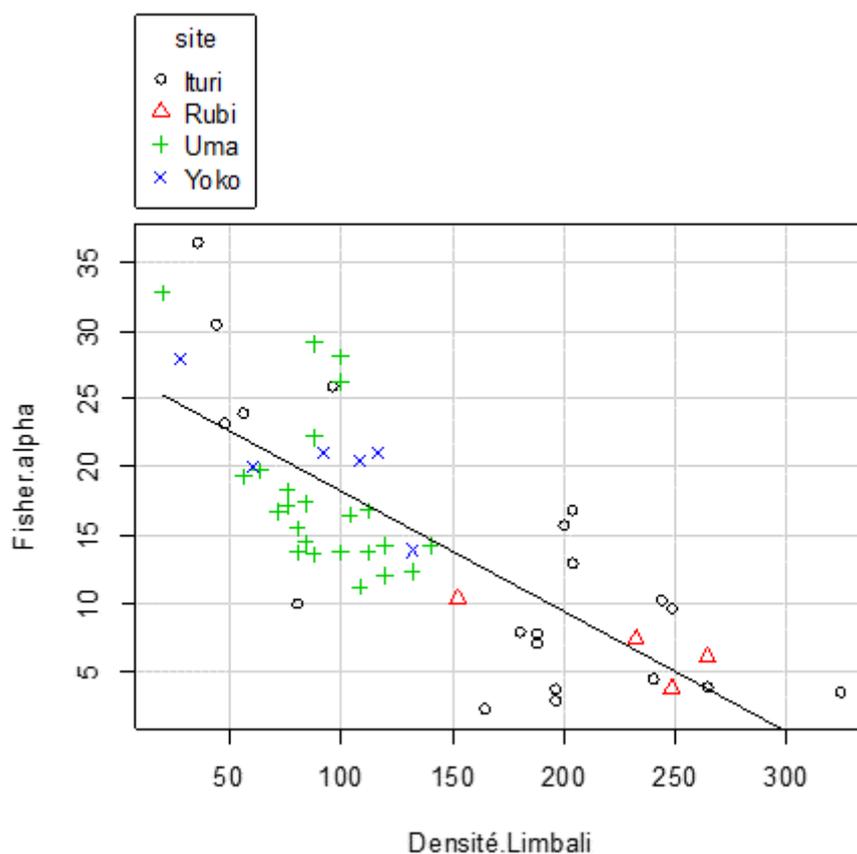


Figure 35. Régression de la richesse spécifique en fonction de la densité de *G. dewevrei*. En considérant tous les individus du peuplement. Ituri= RFO.

Tableau 15. Corrélation entre la densité de *G. dewevrei* et la richesse spécifique * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; n.s = non significative.

Site	N	R ajusté de Pearson	p
RFO	20	-0,58	***
Rubi-tele	4	-0,59	ns
Uma	24	-0,25	**
Yoko	6	-0,59	*
Global	54	-0,58	***

Cette corrélation est attendue puisque par construction mathématique, la diversité diminue lorsqu'une espèce est très dominante (*G. dewevrei* pour notre cas). Ainsi, nous avons également

trouvé intéressant d'étudier l'impact de la dominance de *G. dewevrei* sur la diversité après l'exclusion de tous les individus de *G. dewevrei* dans le jeu de données (Figure 36). Ceci en vue de donner une idée de l'impact de la dominance sur la diversité des espèces accompagnatrices.

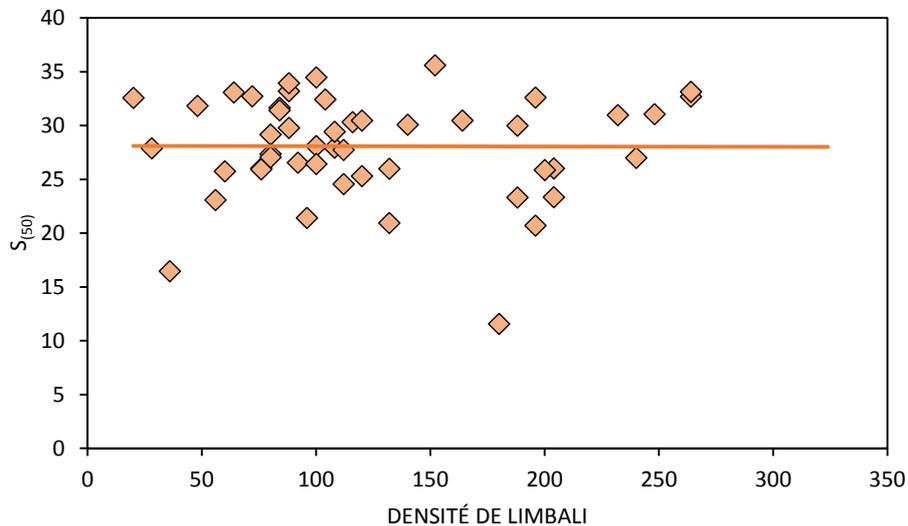


Figure 36. Régression de la richesse spécifique en fonction de peuplement de *G. dewevrei*. En excluant tous les individus de *G. dewevrei*.

La lecture de cette figure démontre que la corrélation entre la diversité et la dominance de Limbali est faible. Ceci témoigne à suffisance que l'environnement de *G. dewevrei* ne constitue pas un habitat propre aux forêts monodominantes qui tendent à limiter le nombre d'espèces qui peuvent s'y installer.

IV.3.4. Tempéraments des espèces dans les peuplements

L'analyse de la distribution de traits fonctionnels des espèces dans les peuplements a pour but d'élucider les mécanismes d'installation et de maintien de ces espèces dans les communautés très diversifiées. Nous avons dans un premier temps analysé la proportion des tempéraments d'espèces dans les deux types de forêt (figure 37), ensuite évalué leur distribution dans les différentes classes de diamètre dans chaque type forestier (figures 38 et 39) et enfin grâce à une Analyse canonique de correspondance (CCA), nous avons fait le lien entre les tempéraments et les parcelles d'inventaire.

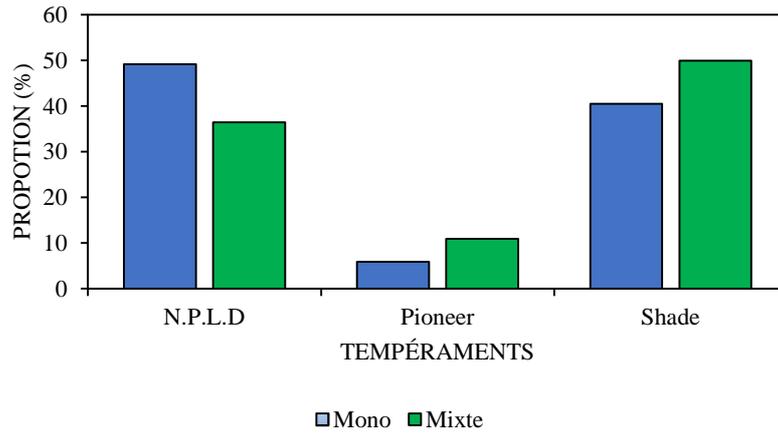


Figure 37. Variation de types de tempéraments entre les deux peuplements. N.P.L.D = espèces héliophiles non pionnières, Pioneer = espèces pionnières et Shade = espèces tolérantes à l'ombre.

La proportion des espèces héliophiles non pionnières (N.P.L.D) est plus importante dans le peuplement des forêts monodominantes (49,15 %) contre 36,4 % dans le peuplement des forêts mixtes. En revanche, les proportions des pionnières et de celles tolérantes à l'ombre sont plus élevées dans le peuplement des forêts mixtes (10,9 % et 49,9 %) et faibles dans les peuplements monodominants (5,8 % et 40,49 %).

La distribution des tempéraments en fonction des classes de diamètre dans les deux types de peuplements est illustrée dans les figures 38 et 39 ci-dessous :

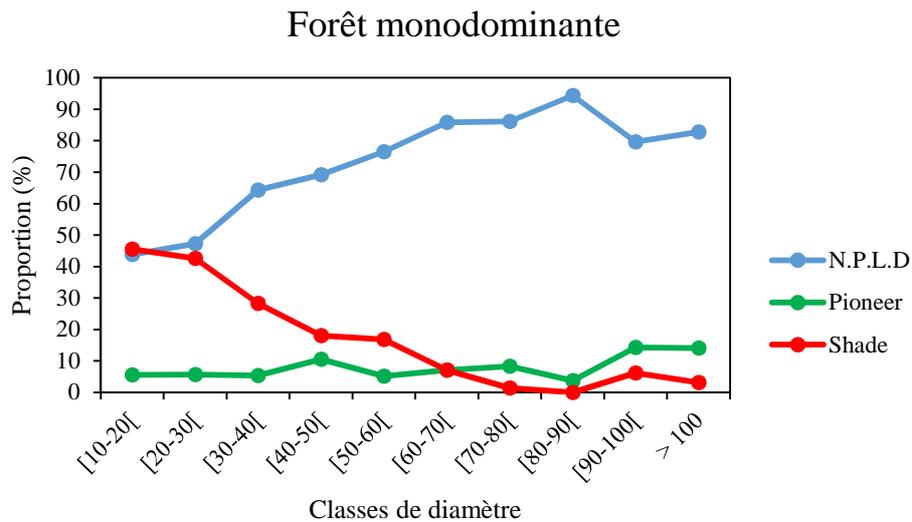


Figure 38. Distribution des tempéraments en fonction des classes de diamètres dans la forêt monodominante. N.P.L.D = espèces héliophiles non pionnières ; Pioneer = espèces héliophiles pionnières ; Shade = espèces tolérantes à l'ombre.

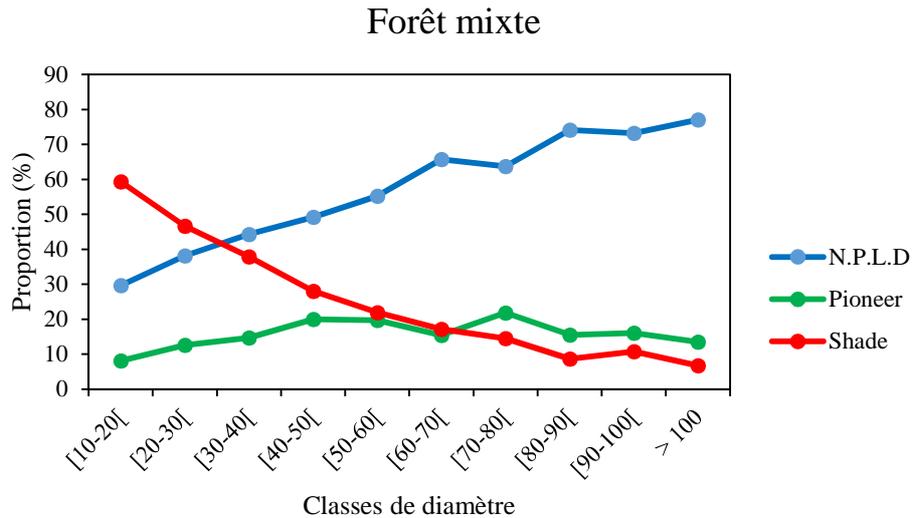


Figure 39. Distribution des tempéraments en fonction des classes de diamètres dans la forêt mixte. N.P.L.D = espèces héliophiles non pionnières ; Pioneer = espèces héliophiles pionnières ; Shade = espèces tolérants à l'ombre.

D'une manière générale, les proportions d'arbres héliophiles non pionniers augmentent significativement avec le diamètre. Les proportions d'arbres tolérants à l'ombre par contre diminuent sensiblement avec l'augmentation de diamètre des arbres. Cette diminution est plus prononcée dans la forêt monodominante que dans la forêt mixte. L'allure des pionnières est erratique dans la forêt monodominante et concave dans la forêt mixte.

Quant à l'influence des tempéraments dans la distribution spatiale des différentes parcelles (Figure 40), on remarque que l'axe 2 de la CCA sépare les parcelles des forêts monodominantes, en général corrélées au tempérament héliophile non pionnières et celles des forêts mixtes qui ont une corrélation positive avec les espèces pionnières et sciaphiles. Les deux premiers axes de la CCA expriment 8.55% de l'inertie totale réalisée.

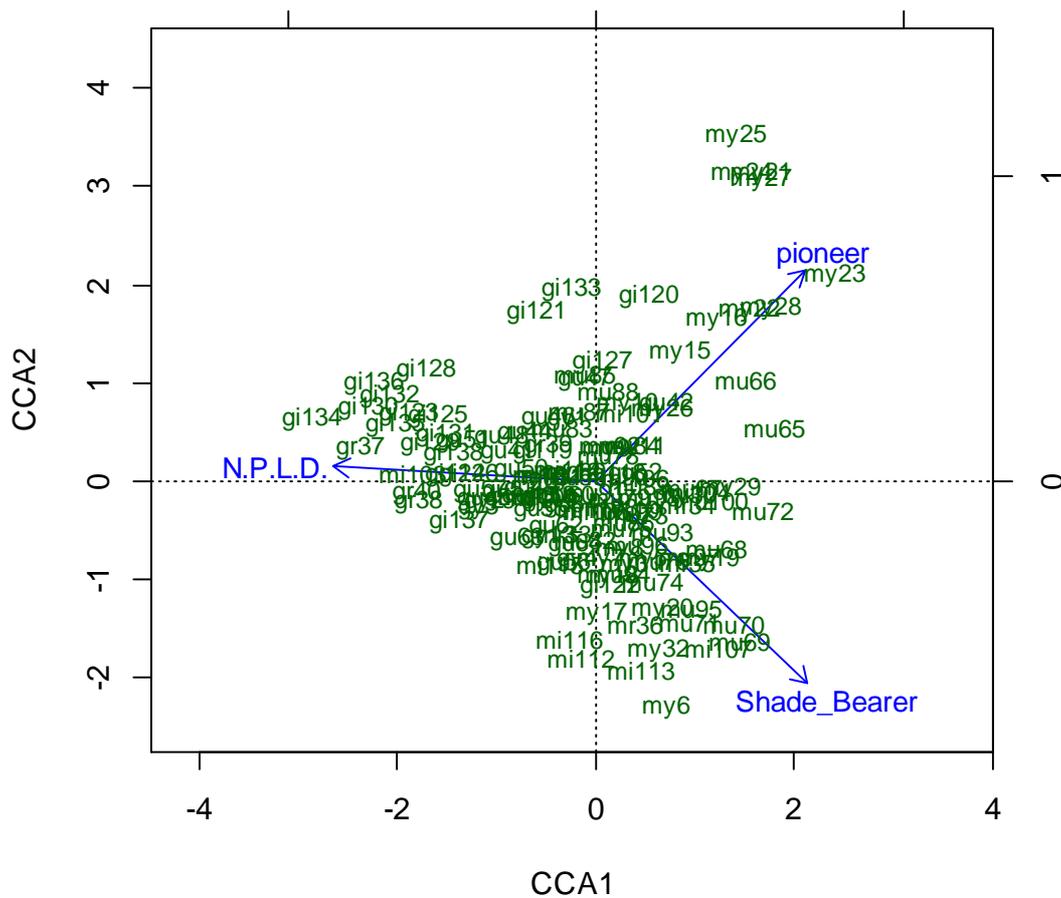


Figure 40. CCA réalisée avec toutes les placettes et les tempéraments des espèces. g = peuplement monodominant ; m = peuplement mixte ; i = RFO ; y = yoko ; u = uma et r = rubitele.

Les résultats obtenus par la CCA concordent avec le test de corrélation de Pearson appliqué entre la densité de *G. dewevrei* et les tempéraments des autres espèces dans la forêt monodominante (Tableau 16). On remarque que la densité de *G. dewevrei* est positivement corrélée à la proportion des espèces héliophiles non pionnières alors qu'elle présente une corrélation négative avec les proportions d'espèces tolérant à l'ombre et pionnières.

Tableau 16. Corrélation entre la densité de *G. dewevrei* et les tempéraments des espèces * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$; n.s = non significative.

Tempérament	R de Pearson	t-statistic	p
Héliophile non pionnière	0,78	14,66	***
Pionnière	-0,438	-5,68	***
Sciaphile	-0,65	-10,12	***

IV.4. Discussion

IV.4.1. Caractéristiques structurales

Le nombre d'arbres à l'hectare que nous avons obtenu est fort variable d'un site à l'autre au sein d'un même peuplement et dans un même site entre les deux peuplements étudiés. Selon les sites, les valeurs de la densité moyenne dans le peuplement monodominant sont décroissantes dans l'ordre suivant : Rubi-tele (418 ind/ha), Yoko (365 ind/ha), Uma (359 ind/ha) et RFO (336 ind/ha). La variabilité est toutefois plus importante pour RFO et Uma. En ce qui concerne le peuplement mixte, les valeurs de densité moyenne suivent plutôt l'ordre décroissant suivant : RFO (446 ind/ha), Yoko (405 ind/ha), Uma (397 ind/ha) et Rubi-tele (381 ind/ha) et la variabilité est par contre plus importante à Yoko. Généralement, les forêts mixtes ont présenté une densité plus élevée que les forêts monodominantes, à l'exception du site de Rubi-tele où c'est le contraire. Les différences en termes de densité se reflètent assez correctement sur la structure des peuplements. Celle-ci est dans tous les cas exponentielle décroissante et typique des forêts denses humides (Rollet, 1974). Dans la figure 28 (a et b), on remarque par exemple que quelle que soit la classe de diamètre, le site de Rubi-tele présente des densités faibles pour les peuplements mixtes et élevées pour les peuplements monodominants.

Les études antérieures, que ce soit en RDC ou ailleurs en Afrique centrale ont montré de différences structurales entre les forêts mixtes et les forêts monodominantes. Généralement, la densité dans la forêt mixte est notablement plus élevée que dans la forêt monodominante (Hart, 1985 ; Makana, 1999 ; Sonké, 1998 ; Kouob, 2009 et Peh, 2009). Le faible degré d'ouverture de la canopée serait d'après certains auteurs la principale cause de cette situation (Hart et *al.*, 1989 ; Torti et *al.*, 2001 et Makana et *al.*, 2004).

Comparées avec les autres données régionales (Tableau 18), les densités obtenues dans chacun de nos sites et dans chaque type forestier ne s'écartent pas significativement de celles des autres sites (Mosango, 1990 ; Lejoly, 1995a ; Sonké, 1998 ; Doucet, 2003 ; etc.). En dépit de l'homogénéité constatée dans l'ensemble, certaines forêts hétérogènes au sud du Cameroun se distinguent de tout le reste avec des densités supérieures à 600 arbres/ha (Sonké, 2004).

La structure diamétrique de *G. dewevrei* présente une allure exponentielle décroissante, caractéristique des espèces grégaires, sempervirentes et tolérantes à l'ombre. Cette structure montre que *G. dewevrei* se régénère correctement sous son propre couvert (Gérard, 1960 ; Hart, 1985).

En ce qui concerne les surfaces terrières, bien que les différences ne soient pas statistiquement significatives, les valeurs obtenues suivent les mêmes tendances que les densités des arbres. Généralement la surface terrière est plus élevée dans la forêt monodominante que dans la forêt mixte. Ceci est déjà reporté dans d'autres études comparatives (Sonké, 1998 ; Makana, 1999 ; Doucet, 2003). On observe aussi une tendance de l'accroissement des valeurs de la surface terrière corrélatives à celles de la densité (Figure n°41). C'est le cas pour la forêt monodominante de Rubi-tele et dans l'ensemble des sites pour la forêt mixte. Cette situation bien que non systématique, a déjà été rapportée par Hall et Swaine (1981) au Ghana et par Sonké (1998) dans le Dja au Cameroun dans les groupements forestiers envahis par les rotangs. La présence abondante des rotangs contribue à la diminution de la densité et de la surface terrière (Sonké, 2004).

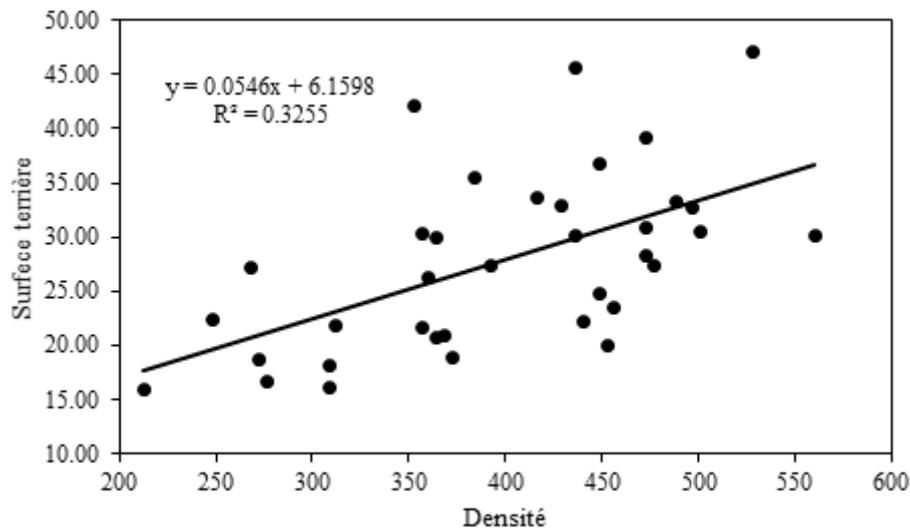


Figure 41. Relation Densité-surface terrière dans les peuplements mixtes.

Tableau 17. Valeurs de densité et de surface terrière de quelques forêts tropicales humides.

Pays	Site	Type forestier	Densité	Surface terrière	Références
Gabon	Typ 8	Mono	410	26,1	Doucet (2003)
		Mixte	411,1	32,1	Doucet (2003)
	Oveng	Mixte	488	36,4	Reitsma (1988)
Cameroun	Dja	Mixte	645	39,2	Sonké (1998)
	Dja	Mono	368	44,7	Sonké (1998)
	Korup	Mixte	490	23,8	Lao et Condit in Makana (1999)
Benin	Pobé	Mixte	495	42,3	Sokpon (1995)
RCA	Ngotto	Mixte	549	34,4	Lejoly (1995)
	Mbaïki	Mixte	618		Beina (2011)
Congo	Odzala	Mixte	407,2	23,8	Lejoly (1996 b)
	Sangha	Mono	711	27	Gillet (2013)
RDC	Île Kongolo	Mixte	561	45,3	Mosango (1990)
		Mono	411	30,13	Gérard (1960)
	Lenda	Mono	358	32,6	Makana (1999)
		Mixte	451	33,2	Makana (1999)
	Île Mbiye	Mixte	506,8	21,15	Nshimba (2008)
		Mono	461	16,66	Nshimba (2008)
	Yoko	Mixte	405	26,85	présent travail
		Mono	364,6	30,06	présent travail
	Uma	Mixte	397	27,83	présent travail
		Mono	336,3	28,47	présent travail
Rubi-tele	Mixte	381	18,6	présent travail	
	Mono	418	32,87	présent travail	
RFO	Mixte	446	33,69	présent travail	
	Mono	358	31,43	présent travail	

IV.4.2. Caractéristiques floristiques

La comparaison entre les forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* et les forêts hétérogènes dans la cuvette centrale congolaise s'est faite sur base d'une approche purement descriptive et physionomique de la végétation (Lebrun et Gilbert, 1954). Cette approche a permis néanmoins de délimiter et de décrire de manière assez claire ces deux grands ensembles sans toutefois aborder les questions relatives à la diversité, à la structure et à leur fonctionnement, données cruciales pour formuler des plans d'aménagement forestier dans le bassin du Congo (Kouob, 2009).

Les études telles que celles de Gérard (1960), Hart (1985), Makana (1999) et Makana et *al.*, (2004) ont eu le mérite d'aborder les aspects quantitatifs de la richesse, structure et dynamique, permettant de mieux comprendre les distinctions à l'échelle locale de ces deux types forestiers. Ces travaux constituent une base pour mieux comprendre les questions de la monodominance dans le Secteur Forestier Central.

Dans ce chapitre, nous avons comparé, la richesse et la diversité spécifique des arbres dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei*, et les forêts mixtes et nous avons évalué leur variation dans quelques sites au nord-est de la cuvette centrale congolaise. Basée sur les indices de diversité les plus couramment utilisés et les courbes de raréfaction, nos résultats indiquent des différences entre, d'une part les forêts monodominantes et les forêts mixtes dans l'ensemble et d'autre part, entre chaque type forestier dans les quatre sites de notre étude. En général, nos résultats confirment l'hypothèse selon laquelle la diversité locale est significativement plus faible dans les peuplements à *Gilbertiodendron dewevrei*.

Ces résultats sont similaires à ceux obtenus dans la réserve de Dja au Cameroun (Sonké, 1998 ; Kouob, 2009 et Peh et *al.* 2014) et dans quelques sites dans la cuvette centrale congolaise, notamment, Uélé (Gérard, 1960) et Lenda (Hart, 1985 ; Makana et *al.*, 2004). Par contre, dans nos résultats du site de la RFO, l'évolution des courbes de raréfaction semble contredire cette hypothèse lorsqu'on considère la diversité globale (Figure 31). Cette situation a été également observée par Makana (1999) qui a travaillé dans le même site que le nôtre. En effet, en Ituri, les forêts monodominantes semblent être aussi riches que les forêts mixtes adjacentes. Deux principales raisons ont été évoquées pour justifier ce constat : une très forte inclusion de la zone de contact dans les faciès monodominants et le taux très élevé des espèces rares qui accompagnent *G. dewevrei*. Généralement, la monodominance va de pair avec la rareté

spécifique (Condit et *al.*, 2005). A ces deux raisons évoquées ci-haut, il semble d'après nos inventaires que *Cynometra alexandri*, l'espèce la plus abondante dans la forêt mixte de la RFO qui, présentant une densité parfois élevée et similaire à celle de *G. dewevrei* dans les forêts mixtes (voir tableau 15) influerait aussi négativement sur la diversité.

Nous avons pour chacune des parcelles (0,25 ha) de chaque type forestier et dans chaque site calculé l'indice α de Fisher et la richesse spécifique standardisé (S_{50}) dans le but de rendre nos résultats comparables avec les autres forêts tropicales d'Afrique centrale (Makana et *al.*, 2004 ; Parmentier et *al.*, 2007 ; Peh, 2009 ; Gonmadje et *al.*, 2011) et d'Amérique du sud (Parmentier et *al.*, 2007 ; Fonty, 2011). La moyenne de l'indice α de Fisher est plus faible dans les parcelles de Rubi-tele (6,91 et 14,44 respectivement pour le peuplement monodominant et le peuplement mixte) ; suivi des parcelles de la RFO (12,94 et 14,47). Les parcelles le plus riches sont celles de Yoko (20,72 pour le peuplement monodominant et 32,26 pour le peuplement mixte) et celles d'Uma (17,88 et 29,44 respectivement). Pour tous les quatre sites, les valeurs moyennes de l'indice α de Fisher sont respectivement de 15,55 et 26,39 pour les forêts monodominantes et les forêts mixtes. L'indice α de Fisher obtenu dans nos forêts monodominantes est en moyenne plus élevé que celui obtenu dans les forêts monodominantes (Fisher α : 10,02) du Dja au Sud du Cameroun. Il est par contre plus faible dans nos forêts mixtes que dans celles du Dja (Fisher α : 49,99 ; Peh, 2009), mais se range autour de la moyenne reconnue pour les forêts denses d'Afrique centrale (moyenne : 27,7 ; Parmentier et *al.*, 2007).

Comparée à celle d'autres travaux, la diversité de forêts monodominantes et mixtes de la cuvette centrale est faible par rapport à celles des forêts néotropicales dont la moyenne tourne autour de 82,4 (Parmentier et *al.*, 2007) (Tableau n° 18).

Tableau 18. Comparaison de la diversité spécifique dans quelques forêts en Afrique centrale. Les valeurs entre parenthèse expriment la surface d'inventaire en ha.

Pays	Site	Type forestier	RS	S ₍₅₀₎	α de Fisher	Références
Cameroun	Dja	Mixte	198 (3)	-	49,99	Peh, 2009
		Mono	71 (3)	-	10,02	Peh, 2009
	Ngovayang	Mixte	121 (1)	32,4	46,5	Gonmadje et al. 2011
RDC	Lenda	Mono	-	-	19,5	Makana et al. 2004
		Mixte	-	-	21,9	Makana et al. 2004
	Yoko	Mono	34,66 (0,25)	24,21	20,72	présent travail
		Mixte	45,15 (0,25)	29,76	32,26	présent travail
	Uma	Mono	30,58 (0,25)	22,92	17,88	présent travail
		Mixte	42,77 (0,25)	28,45	29,44	présent travail
	Rubi-tele	Mono	18,75 (0,25)	12,95	6,91	présent travail
		Mixte	28,75 (0,25)	20,5	14,44	présent travail
	RFO	Mono	24,7 (0,25)	16,41	12,94	présent travail
		Mixte	30,31 (0,25)	19,87	14,47	présent travail
Guyane française	St Elie	Mono	76,5 (1)	-	28,5	Fonty (2011)
		Mixte	161,2 (1)	-	74,5	Fonty (2011)

Dans la zone d'étude, on remarque bien un renouvellement du cortège floristique accompagnant *G. dewevrei* d'un site à l'autre. Il se rapproche toujours du cortège floristique des forêts mixtes adjacentes. Notre résultat concorde avec ceux des autres auteurs notamment Gérard (1960) dans les Uélé, Gillet (2013) au Nord du Congo-Brazzaville, Sonké (1998) au sud-est du Cameroun et Doucet (2003) au Gabon. Ces travaux ont révélé en effet, des espèces du fond floristique commun aux forêts mixtes et monodominantes particulières d'un site à l'autre. Cependant, certaines espèces notamment *Julbernardia seretii*, *Greenwayodendron suaveolens*, *Aidia micrantha*, *Anonidium manni*, etc. se partagent les deux types forestiers dans l'ensemble de notre région.

IV.4.3. Traits fonctionnels et structure des peuplements

Pour ce qui est de la fonctionnalité du peuplement, les forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* des sites étudiés se démarquent des forêts mixtes par l'abondance des espèces héliophiles non pionnières. Il existe d'ailleurs une relation positive entre la densité de *G. dewevrei* et la proportion d'espèces héliophiles non pionnières ; alors que cette relation est négative avec la proportion des pionnières et des sciaphiles (Tableau 17). Cette fonctionnalité contrastée s'explique d'après Lebrun et Gilbert (1954) par l'abondance d'essences mégathermes de taille élevée dans la strate supérieure dont la canopée intercepte la totalité de la lumière, défavorable à l'installation des espèces pionnières. Fonty (2011), dans

son étude sur la monodominance de *Spirotropis longifolia* dans la forêt guyanaise a montré plutôt une corrélation positive de cette espèce avec la proportion d'espèces héliophiles. Contrairement à *G. dewevrei*, *S. longifolia* DC Baill. s'accompagne d'une réduction de la hauteur de la canopée. Cette canopée plus basse est également plus perméable à la lumière et donc propice à l'installation d'espèces héliophiles et pionnières.

Conclusion partielle

Cette étude confirme indéniablement les différences dans la structure floristique et la richesse spécifique des forêts mixtes et monodominantes à *G. dewevrei* et que ces différences varient d'un site à l'autre à l'échelle du Secteur forestier central. Ces comparaisons corroborent les résultats obtenus aux échelles locales dans les études antérieures (Makana *et al.*, 2004 et Peh, 2009). Les variations de la composition des forêts à *G. dewevrei* dans notre région suggèrent bien d'importants échanges entre ce type forestier et les formations hétérogènes adjacentes.

L'objectif de ce travail n'étant pas d'élucider les mécanismes de la monodominance, nous suggérons donc que des études approfondies reliant les approches phylogénétiques, de diversité spécifique et la prise en compte de l'hétérogénéité environnementale soient amorcées.

Chapitre V. Analyse floristique et impact du déterminisme édaphique sur l'organisation de la strate arborescente supérieure à une échelle locale dans la forêt de la Réserve forestière de Yoko (R. D. Congo).

V.1. Introduction

A l'instar de la plupart des forêts denses du District Centro-Oriental de la Maïko, la Réserve Forestière de Yoko, située à environ 30 km au sud de Kisangani est essentiellement constituée des forêts semi-caducifoliées de terre ferme de l'ordre phytosociologique *Piptadeniastro-Celtidetalia* (Lebrun et Gilbert, 1954). Ces forêts sont établies sur des substrats hétérogènes, parfois marqués par une répartition discontinue des sols argileux et sableux. Elles jouent un rôle important dans la vie sociale des populations riveraines et dans les économies périurbaines et sont menacées de la dégradation compte tenu de la valorisation des ressources forestières, notamment, les Produits Forestiers Non Ligneux (Kahindo, 2011).

Du point de vue floristique, ces forêts ont déjà fait l'objet de quelques études relatives à leur composition floristique (Lomba et Ndjele, 1998 ; Lomba, 2007), à leur structure (Lomba, 2011, Kumba et *al.*, 2013) et à l'écologie de certaines espèces (Boyemba, 2011).

En dépit du fait que ces travaux aient apporté quelques éclaircissements ayant permis de connaître la composition floristique et la structure des forêts de cette réserve, il a été rarement prises en compte les données relatives à l'identification des groupements végétaux et leur déterminisme environnemental. Or, la connaissance des facteurs écologiques et des mécanismes régissant l'organisation et la distribution spatiale des végétaux revêt un intérêt scientifique fondamental pour la gestion des écosystèmes forestiers tropicaux (Pélissier et *al.*, 2010).

Par ailleurs, Lebrun et Gilbert (1954) font savoir que des changements incessants qui s'observent dans la composition floristique des forêts tropicales à l'échelle locale, ont constitué un sérieux obstacle à toute tentative de leur caractérisation synécologique. Ce qui en outre non seulement conduirait à mieux cerner les différents groupements qui se seraient définis dans chaque cycle forestier, mais rendrait plus aisée la compréhension des différentes interactions qui s'y seraient établies.

Pourtant, certains travaux, en particulier celui de Nshimba (2008) ont eu à relever l'influence du substrat sur la composition floristique et la répartition spatiale des espèces dans une forêt insulaire en amont de Kisangani et non loin de la réserve de Yoko. Ces différences floristique et structurale observées par Nshimba (2008) concernent des substrats fortement contrastées : sol de terre ferme, sol périodiquement inondé et sol hydromorphe. Les différences de sol observées à Yoko sont peu marquées au regard de celles de l'étude de Nshimba. Malgré tout, une étude ayant concerné une échelle spatiale très fine (Vleminckx et *al.*, 2015) a mis en évidence des relations entre certaines variables édaphiques et quelques espèces de la strate arborescente supérieure. Est-il donc possible, au regard de cette configuration édaphique de généraliser ces premiers constants à une échelle locale un peu plus large ?

Nous avons donc résolu d'aborder ce problème en focalisant notre attention sur la typologie des forêts matures de la Réserve forestière de Yoko par l'identification et la caractérisation des groupements végétaux de la strate arborescente supérieure le long d'un gradient du type du sol.

V.2. Matériel et méthodes

Les données floristiques et environnementales ont été collectées dans la partie sud de la Réserve forestière de Yoko (00° 29' longitude Nord et 25° 28' latitude Est). La flore en étude est analysée selon l'approche phytosociologique synusiale en considérant uniquement la strate arborescente supérieure, donc les arbres dont la hauteur est supérieure à 20 m (Senterre, 2005, Nshimba, 2008 ; Dauby, 2012). Cette méthode se base sur un effort d'échantillonnage (en termes de surface d'inventaire) différent en fonction de la strate considérée. Pour l'étude de la strate arborescente supérieure, la surface d'inventaire est une parcelle d'un ha (200 m x 50 m).

Etant donné que notre objectif est de caractériser les groupements végétaux en fonction de types de sols, il était question de circonscrire les peuplements établis sur des sols sableux et d'autres sur des sols argileux. Ainsi, trois zones ont été identifiées dans la partie sud de la réserve : une zone d'interface entre sol sableux et sol argileux où nous avons installé 8 relevés à raison de 4 par type de sol. Ensuite il fallait trouver deux autres zones un peu plus éloignées de la première et entre elles ; la deuxième zone sur un plateau sableux à 1 km de la zone d'interface et la troisième sur un substrat argileux a été trouvée à 2 km de la première. Dans chaque zone éloignée 4 relevés ont été installés.

A chaque 50 m d'un relevé, un échantillon du sol était prélevé et dont les analyses ont été effectuées au Laboratoire d'Ecologie Végétale et de Biogéochimie de l'Université libre de Bruxelles. Les paramètres analysés sont les suivants : la texture, le pH, le % de matière organique, la conductivité et la concentration en phosphore assimilable.

La classification et l'analyse d'ordination indirecte (AFC) des relevés est faite en fonction de l'indice de similarité de Bray-Curtis. L'Indice de Bray-Curtis donne autant de poids aux différences d'abondance observées pour les espèces rares que pour les espèces abondantes.

L'indice de Bray-Curtis est donné dans la formule ci-dessous :

$$BCd_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^n |X_{ik} - X_{jk}|}{\sum_{k=1}^n (X_{ik} + X_{jk})}$$

i et j représentent les deux relevés de la matrice des données ; k représente une colonne de la matrice de données (espèce) ; x_{ik} est la valeur de la variable k (abondance de l'espèce k) pour la ligne i ; x_{jk} est la valeur de la variable k (abondance de l'espèce k) pour la ligne j et n est le nombre total des variables (espèces) dans la matrice.

La partition de la variance floristique entre les paramètres édaphiques est réalisée à partir de l'analyse directe des gradients, principalement la CCA (Canonical Correspondance Analysis) qui permet de dégager les parts de variances floristiques expliquées par l'hétérogénéité environnementale.

Les groupements végétaux se distinguent par leurs diversités spécifiques, exprimées en termes de richesse spécifique, leurs structures exprimées en termes de densités et de surfaces terrières.

Pour déterminer les espèces caractéristiques dans chaque groupement, nous avons calculé l'indice de Valeur d'Importance (IVI). Dérivé de l'Importance Value Index de Curtis et McIntosh (1950) in Reistma (1988), cet indice représente la somme, pour chaque espèce *i*, de la densité relative (DR) et de la surface terrière relative (GR). Cet indice varie entre 0 et 200, c'est-à-dire que la somme des valeurs maximales d'indice de toutes les espèces d'une parcelle vaut 200.

$$IVI_{(i)} = DR_{(i)} + GR_{(i)}$$

Avec :

$$DR_{(i)} = 100 \times \frac{\text{Nombre d'individus d'une espèce}}{\text{Nombre total d'individus dans l'échantillon}}$$

$$GR_{(i)} = 100 \times \frac{\text{Surface terrière d'individus d'une espèce}}{\text{Surface terrière totale de l'échantillon}}$$

L'identification des espèces indicatrices de chaque groupement a été obtenue en utilisant l'indice de Valeur Indicatrice (IV) de chaque espèce (Dufrêne et Legendre, 1997) qui exprime le degré de fidélité et de constance des espèces dans chaque peuplement. Les tests t de student et rang ont été utilisés pour déterminer le seuil de significativité de l'IV de chaque espèce. Chaque peuplement a été caractérisé par l'indice des valeurs d'importance des espèces.

V.3. Résultats

V.3.1. Floristique globale

Au total 1901 individus ont été recensés, dans 16 relevés établis dans la réserve forestière de Yoko. Cette flore est riche de 123 espèces, 91 genres et 31 familles (APG III). Sur base de leur diversité relative en espèces, le tableau 19 montre une supériorité numérique des Fabaceae qui représentent 26.83 % de la richesse globale, suivies des Meliaceae (9.79 %), Malvaceae (5.69 %) et Sapotaceae (4.88 %) ; les Annonaceae, Moraceae et Apocynaceae représentent chacune 4.07 %. Onze familles sont représentées chacune par une seule espèce.

Tableau 19. Diversité relative globale des familles en genres et espèces dans la florule étudiée. Nb. ge : nombre des genres et Nb. sp : nombre d'espèces

N°	Famille	Nb. ge	%	Nb.sp	%	N°	Famille	Nb. ge	%	Nb. sp	%
1	Fabaceae	25	27,47	33	26,83	17	Anacardiaceae	2	2,20	2	1,63
2	Meliaceae	7	7,69	12	9,76	18	Combretaceae	2	2,20	2	1,63
3	Malvaceae	4	4,40	7	5,69	19	Chrysobalanaceae	1	1,10	2	1,63
4	Sapotaceae	5	5,49	6	4,88	20	Verbenaceae	1	1,10	2	1,63
5	Annonaceae	5	5,49	5	4,07	21	Aptandraceae	1	1,10	1	0,81
6	Moraceae	5	5,49	5	4,07	22	Bursaceae	1	1,10	1	0,81
7	Apocynaceae	3	3,30	5	4,07	23	Urticaceae	1	1,10	1	0,81
8	Euphorbiaceae	3	3,30	4	3,25	24	Huaceae	1	1,10	1	0,81
9	Myristicaceae	3	3,30	4	3,25	25	Ixonanthaceae	1	1,10	1	0,81
10	Strombosiaceae	3	3,30	4	3,25	26	Lecythidaceae	1	1,10	1	0,81
11	Putranjivaceae	1	1,10	4	3,25	27	Pandaceae	1	1,10	1	0,81
12	Clusiaceae	3	3,30	3	2,44	28	Rubiaceae	1	1,10	1	0,81
13	Phyllanthaceae	3	3,30	3	2,44	29	Rutaceae	1	1,10	1	0,81
14	Irvingiaceae	2	2,20	3	2,44	30	Sapindaceae	1	1,10	1	0,81
15	Cannabaceae	1	1,10	3	2,44	31	Simaroubaceae	1	1,10	1	0,81
16	Ebenaceae	1	1,10	3	2,44						

V.3.2. Principaux patrons de distribution des espèces

L'analyse des compositions floristiques des peuplements nous a permis de mettre en évidence deux principaux groupes des relevés (figure 42). Le résultat de l'AFC montre que les deux premiers axes expliquent 39,87% de la variabilité totale. La projection des relevés dans le plan factoriel constitué de deux premiers axes relève une première séparation, le long de l'axe 1 (26,2%) les relevés sur sol sableux de ceux sur sol argileux.

Afin de bien individualiser la distribution des relevés en ensembles floristiques bien distincts, une analyse de classification a été réalisée (figure 43). Les deux principaux groupements identifiés correspondent bien au gradient textural prédéfini (sol sableux et sol argileux). La classification de ces relevés sur base de similarité de Bray-Curtis permet de distinguer à partir de 25 % de similarité, 2 groupes de 8 relevés chacun. En analysant les caractéristiques écologiques, il y a lieu de constater que l'arbre hiérarchique résultant de cette classification automatique de nos relevés confirme l'existence de ces deux types de forêts et met en évidence une certaine affinité floristique entre les relevés sur sol sableux d'une part et les relevés sur sol argileux d'autre part.

La forêt sur sol sableux avec comme espèces indicatrices (valeurs indicatrices, I.V en parenthèse) *Scorodophloeus zenkeri* (0,99**)⁵, *Cynometra hankei* (0,94*), *Prioria balsamiferum* (0,92**), *Prioria oxyphyllum* (0,90**) et *Celtis mildbraedii* (0,83*). Par contre La forêt sur sol argileux se caractérise par les espèces *Pseudospondias microcarpa*, (0,99**), *Musanga cecropioides* (0,86*), *Grewia pinnatifida* (0,86), *Alstonia boonei* (0,83) et *Uapaca guinensis* (0,79).

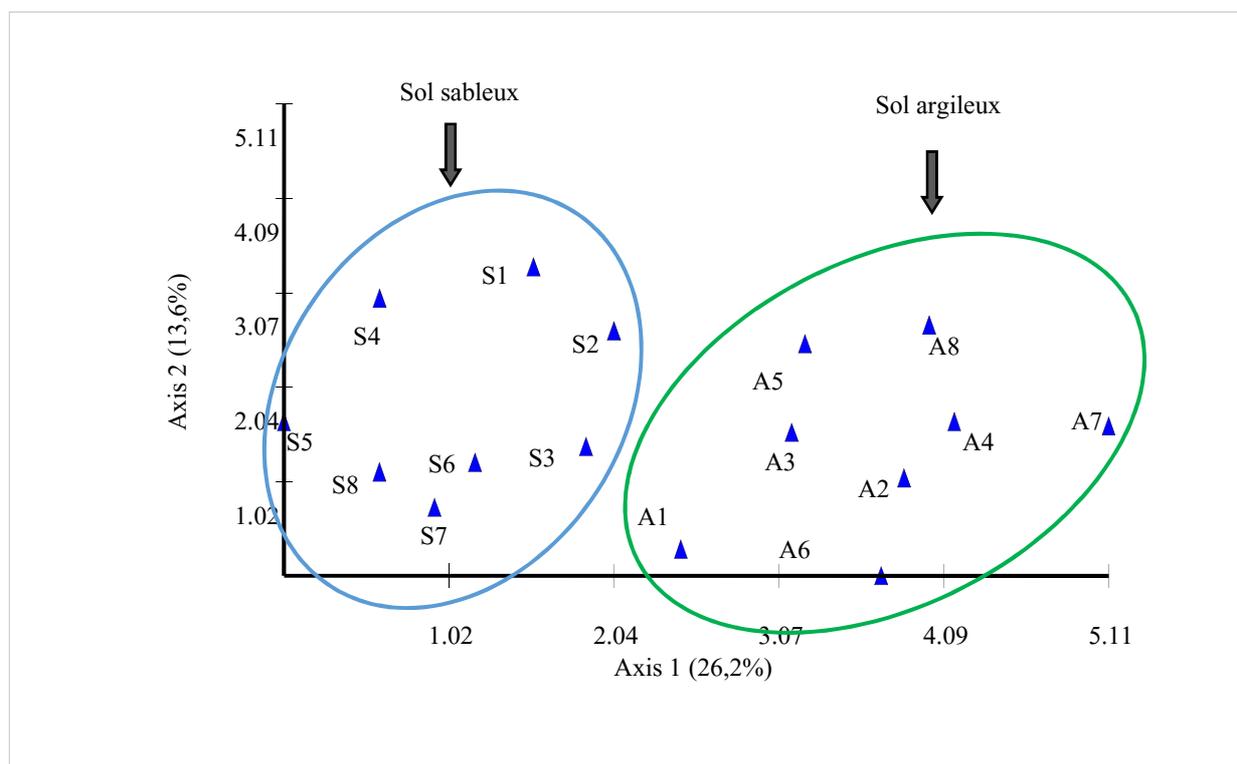


Figure 42. Ordination par l'AFC suivant les axes I et II sur base des données d'abondances de 123 espèces, 16 relevés. Axe 1 = 26,2% ; axe 2 = 13,6% de variance ; Inertie totale 1,96.

Le Phosphore et le taux de sable sont les variables édaphiques corrélées aux relevés qui constituent le groupement de la forêt sur sol sableux.

Le taux d'argile, la conductivité, le taux de matière organique et le pH sont corrélés à l'ensemble des relevés formant le groupement sur sol argileux.

⁵ Test de significativité : ** : 0.01 et * : 0.05

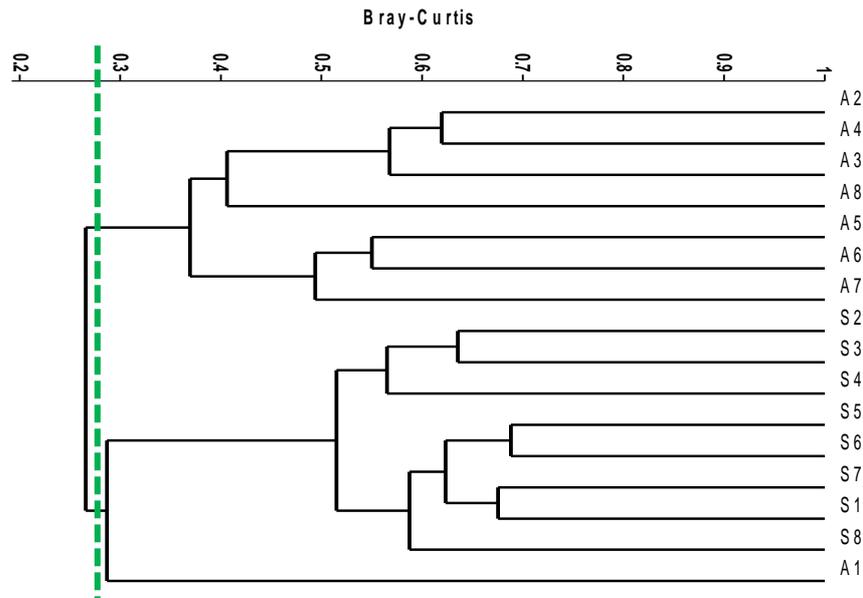


Figure 43 : Résumé du dendrogramme présentant les deux types forestiers.

V.3.3. Structure floristique des peuplements

Dans la forêt établie sur sol sableux, *Scorodophloeus zenkeri*, *Julbernardia seretii*, *Greenwayodendron suaveolens* et *Cynometra hankei* sont les espèces qui ont montré des valeurs d'abondance relative les plus élevées (> 5 %). Sur sol argileux par contre, ce sont les espèces *Petersianthus macrocarpus*, et *Julbernardia seretii* et *Trilepisium madagascariensis* qui sont les plus abondantes dans la forêt établie sur sol argileux.

En ce qui concerne la dominance relative, *Scorodophloeus zenkeri*, *Gilbertiodendron dewevrei*, *Julbernardia seretii*, *Prioria oxyphylla* et *Cynometra hankei* ont montré des valeurs élevées de la surface terrière dans les parcelles de la forêt sur sol sableux. Par contre ce sont les espèces *Pericopsis elata*, *Petersianthus macrocarpus*, *Julbernardia seretii* et *Gilbertiodendron dewevrei* qui sont plus abondantes dans les parcelles de la forêt sur sol argileux. Le tableau 20 présente les espèces les plus abondantes dans les deux types forestiers.

Tableau 20. Espèces abondantes avec leurs valeurs de la densité relative (DR) et de la dominance relative (DoR) dans les deux types forestiers.

Forêt su sol sableux			Forêt sur sol argileux		
Espèces	DR	DoR	Espèces	DR	DoR
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	22,02	18,97	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	11,53	9,98
<i>Julbernardia seretii</i>	10,32	9,33	<i>Julbernardia seretii</i>	6,61	7,26
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	6,75	2,83	<i>Trilepisium madagascariensis</i>	4,93	3,52
<i>Cynometra hankei</i>	5,16	5,70	<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	4,37	2,03
<i>Prioria balsamiferum</i>	4,37	3,77	<i>Musanga cecropioides</i>	4,03	2,33
<i>Annonidium mannii</i>	3,67	2,10	<i>Pericopsis elata</i>	3,70	10,94
<i>Prioria oxyphylla</i>	2,98	5,85	<i>Grewia pinnatifida</i>	3,14	1,81
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	2,88	12,18	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	2,91	4,76
<i>Guarea cedrata</i>	2,58	3,23	<i>Celtis tessmannii</i>	2,91	2,11
<i>Panda oleosa</i>	2,38	1,57	<i>Uapaca guineensis</i>	2,69	2,77
<i>Dialium corbisieri</i>	2,08	2,19	<i>Strombosia grandifolia</i>	2,58	2,08
<i>Schotia romii</i>	1,88	1,13	<i>Guarea cedrata</i>	2,58	2,49
<i>Celtis mildbraedii</i>	1,69	1,91	<i>Panda oleosa</i>	2,35	1,76
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	1,69	1,64	<i>Pseudospondias microcarpa</i>	2,24	2,94
<i>Staudtia kamerunensis</i>	1,59	0,92	<i>Grewia trinervia</i>	2,02	1,50
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	1,39	1,36	<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	2,02	1,09
<i>Drypetes likwa</i>	1,39	0,83	<i>Annonidium mannii</i>	2,02	0,97
<i>Diogoia zenkeri</i>	1,29	0,71	<i>Pterocarpus soyauxii</i>	1,90	2,42
<i>Anthonotha fragrans</i>	1,19	1,82	<i>Blighia welwitschii</i>	1,90	1,58
<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	1,19	0,68	<i>Alstonia boonei</i>	1,68	1,90
<i>Blighia welwitschii</i>	1,09	1,22	<i>Funtumia elastica</i>	1,46	1,14
<i>Grossera multinervis</i>	1,09	0,57	<i>Grossera multinervis</i>	1,23	0,39
<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	0,89	0,63	<i>Anthonotha fragrans</i>	1,12	1,15
<i>Xylia ghesquierei</i>	0,89	0,56	<i>Parinari glabra</i>	1,01	1,68
<i>Celtis tessmannii</i>	0,89	0,53	<i>Albizia gummifera</i>	1,01	1,68
<i>Albizia gummifera</i>	0,79	0,97	<i>Canarium schweinfurthii</i>	0,90	2,28
<i>Guarea thompsonii</i>	0,69	0,98	<i>Staudtia kamerunensis</i>	0,90	0,52
<i>Strombosia pustulata</i>	0,69	0,36	<i>Schotia romii</i>	0,90	0,48
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	0,69	0,63	<i>Zantoxylum gillettii</i>	0,78	0,78
<i>Strombosia grandifolia</i>	0,60	0,61	<i>Klainedoxa gabonensis</i>	0,78	1,05

Les figures 44 et 45 donnent pour chaque type forestier les espèces qui présentent l'indice d'importance le plus élevé.

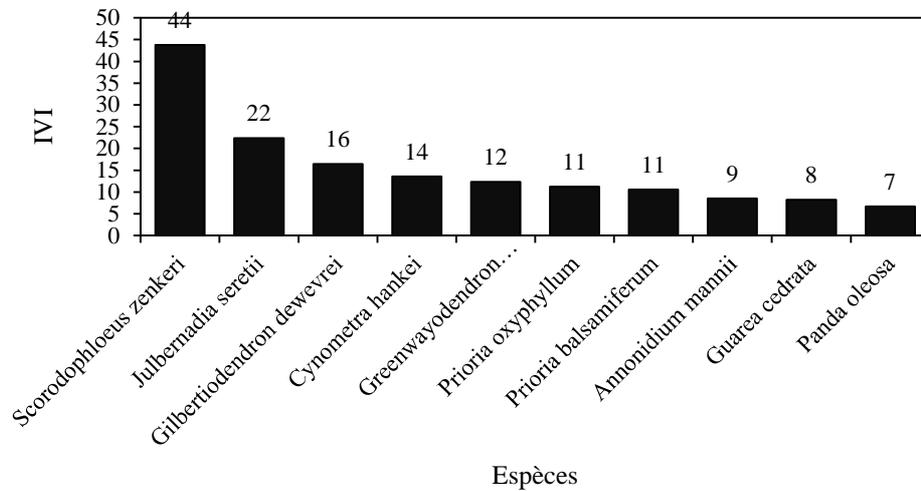


Figure 44. Espèces importantes dans la forêt sur sol sableux

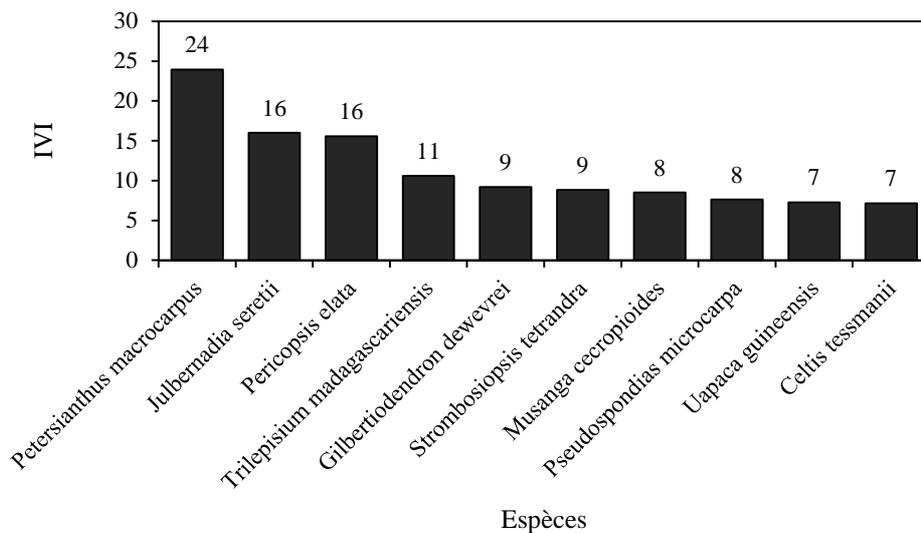


Figure 45. Espèces importantes dans la forêt sur sol argileux.

Les espèces les plus importantes se démarquent bien en fonction de type forestier ; sur sol sableux on observe la prépondérance de *Scorodophloeus zenkeri* et *Julbernardia seretii* ; tandis que sur sol argileux ce sont les espèces *Petersianthus macrocarpus*, *Julbernardia seretii* et *Pericopsis elata* qui sont les mieux représentées.

La structure floristique dans les différents relevés de chaque type forestier est donnée dans les tableaux 21 et 22 ci-dessous : Le nombre moyen de pieds d'arbres/ha sur sol sableux est de 126

individus contre 112 individus sur sol argileux. Ceci représente la surface terrière moyenne de 24.13 m²/ha sur sol sableux et de 23.3 m²/ha sur sol argileux. La richesse spécifique moyenne est de l'ordre de 36 espèces sur sol sableux et de 41 espèces sur sol argileux.

Tableau 21. Valeurs de D_{130} moyen, de la surface terrière (G), de nombre de pieds et de nombre d'espèces pour la strate A dans les 8 relevés réalisés sur sol sableux.

Relevés	Surface cumulée (ha)	D_{130} moyen (cm)	G (m ² /ha)	Pieds (N)	Espèces	Espèces cumulées
1	1	48,75	19,03	102	31	31
2	2	51,9	26	123	42	56
3	3	47,83	23,7	132	36	65
4	4	52,15	25,62	120	33	73
5	5	46,29	24,73	147	35	81
6	6	46,95	27,86	161	43	87
7	7	50,32	24,45	123	37	88
8	8	52,48	21,62	100	34	92
Moy		49,58	24,13	126	36,375	
E-t		2,46	2,74	20,73	4,21	
CV (%)		4,97	11,36	16,45	11,56	

Tableau 22. Valeurs de D_{130} moyen, de la surface terrière, de nombre de pieds et de nombre d'espèces pour la strate A dans les 8 relevés réalisés sur sol argileux.

Relevés	Surface cumulée (ha)	D_{130} moyen (cm)	G (m ² /ha)	Pieds (N)	Espèces	Espèces cumulées
1	1	52,31	17,19	80	40	40
2	2	53,17	27,86	105	39	64
3	3	48,9	24,45	118	42	76
4	4	47,58	21,62	121	53	85
5	5	53,82	32,06	141	38	89
6	6	45,9	22,99	139	39	94
7	7	52,01	20,18	95	35	98
8	8	52,09	20,03	94	42	104
Moy		50,72	23,30	111,63	41	
E-t		2,88	4,77	21,95	5,35	
CV (%)		5,68	20,49	19,66	13,04	

A partir des données issues de ces deux tableaux, nous sommes parvenus à tracer les courbes aire-espèces qui expriment l'augmentation de nombre d'espèces en fonction de la surface croissante (figure 46) pour les deux types de substrat. Ces courbes montrent qu'à surface égale, la richesse spécifique reste plus élevée sur sol argileux que sur sol sableux et traduiront ainsi une diversité élevée de la forêt dans les groupements établis sur sol argileux que sur sol sableux.

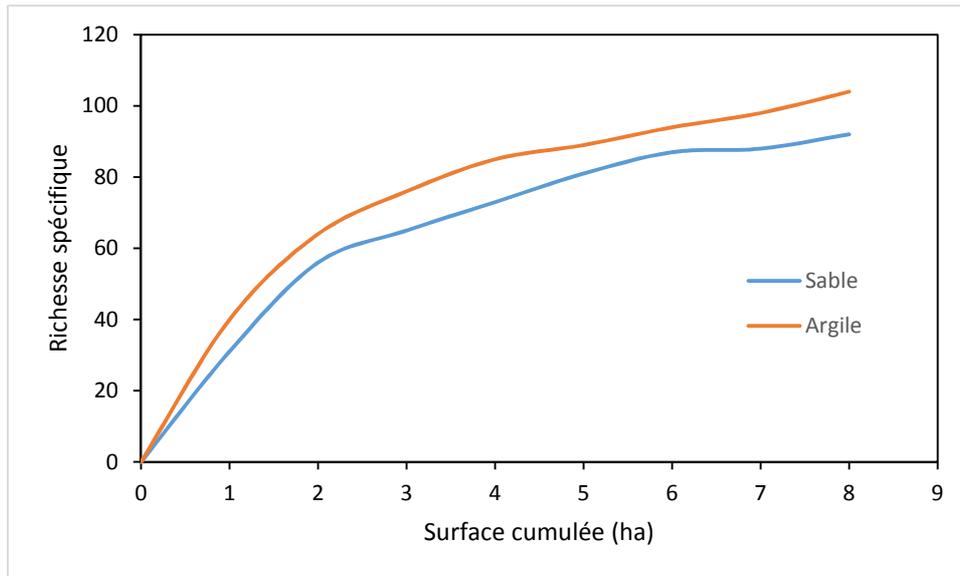


Figure 46. Courbe aire-espèces de deux types forestiers.

V.3.4. Déterminisme édaphique sur les groupements

Le déterminisme édaphique sur les groupements de la strate arborescente supérieure des forêts de Yoko est illustré dans la figure 47. L'analyse canonique de correspondance (ACC) réalisée avec les abondances spécifiques contraintes par les 8 variables édaphiques sélectionnées montre que ces dernières expriment 66,2% de l'inertie totale (1,3/1,96). Les deux premiers axes expliquent 37,63% de la variance totale. Les résultats de l'ACC confortent ceux de l'AFC (Figure 47). Ces résultats montrent que l'axe 1 (25,27%) sépare les relevés sur sable des relevés sur argile. La proportion de sable et le phosphore sont positivement corrélés aux relevés sur sable. La conductivité électrique présente une très forte corrélation avec l'axe 2.

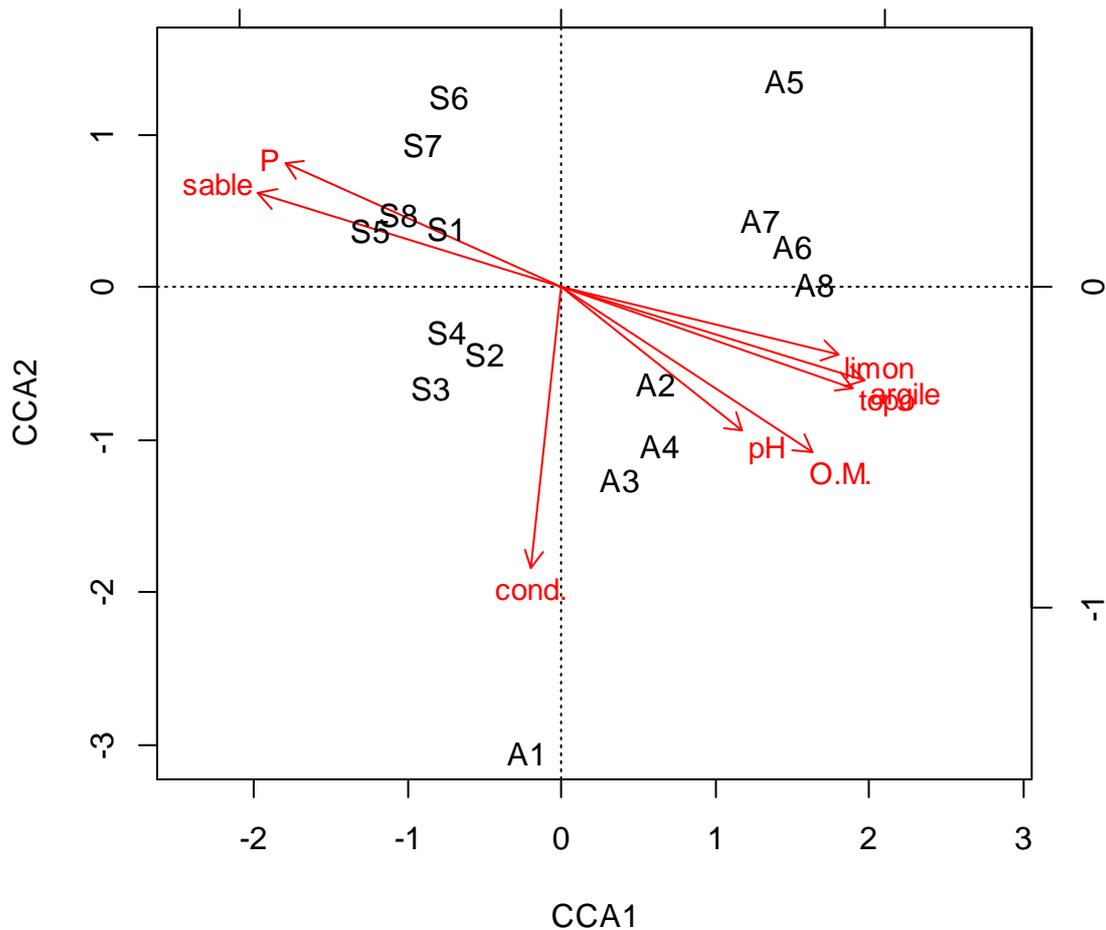


Figure 47. CCA réalisée avec tous les relevés et les variables édaphiques significatives

Ces résultats indiquent que la composition floristique et le regroupement des espèces de la strate arborescente supérieure de Yoko sont liés à la texture du sol et à certains de ses propriétés chimiques (le pH, le Phosphore assimilable et la matière organique).

V.4. Discussion

Les résultats de l'AFC et de la Classification ont permis de déterminer des limites entre les groupements qui présentent des groupes de relevés bien individualisés, accentués par des différences marquées de propriétés édaphiques entre les sols sableux et argileux (granulométrie, pH, taux de matière organique, concentration en phosphore et conductivité).

Ces résultats sont loin des situations où les limites sont bien tranchées comme c'est le cas dans les inselbergs (Parmentier, 2003), entre les situations des forêts marécageuses et de terre ferme (Nshimba, 2008) ou encore entre les forêts continentales, côtières, submontagnardes (Senterre, 2005) et montagnardes (Pierlot, 1966 ; Bouxin, 1977).

La diversité spécifique à l'échelle locale, exprimée en terme de richesse spécifique ne montre pas des grandes différences entre les groupements en présence ; mais semble augmenter au niveau du groupement sur sol argileux. Les groupements identifiés partagent en commun de nombreuses espèces. Il n'est donc pas certain que la différence de texture du sol (sol sableux et sol argileux) influence fortement la richesse spécifique à l'échelle locale, mais plutôt la composition floristique. Cette situation peut être associée à une faible démarcation entre les deux types de substrats. En effet, la proportion élevée de sable même dans la fraction argileuse montre bien que le sol de Yoko est en général sablo-argileux. Tandis que le turnover d'espèces entre les relevés, c'est-à-dire la diversité beta est lié en grande partie aux variations des propriétés édaphiques.

Dans l'ensemble de 123 espèces de la strate arborescente recensées dans le dispositif, 70 espèces sont communes aux deux types de sol. Cependant, 53 autres ne se retrouvent que dans un seul type de substrat selon la répartition suivante :

- 35 espèces dans les groupements établis sur sol argileux et
- 18 espèces dans ceux établis sur sol sableux.

Les groupements sur sol argileux sont donc très diversifiés en termes d'espèces différentielles que les groupements sur sol sableux. Le fait que la composition des espèces différentielles soit plus diversifiée sur sol argileux que sur sol sableux peut se justifier d'une part par l'hétérogénéité spatiale observée dans les différents relevés établis sur ce substrat et d'autre part par la variabilité des facteurs édaphiques corrélés à ce substrat. L'hétérogénéité des conditions de substrat peut ainsi fournir des habitats différents permettant l'installation des nouvelles espèces rares et différentielles.

Parmentier (2003) a aussi déterminé une richesse floristique élevée dans le groupement des franges forestières par rapport à d'autres groupements d'Inselbergs d'Afrique centrale atlantique. L'auteur a attribué cette grande diversité à l'hétérogénéité des conditions de substrats (affleurement rocheux à des niveaux variables).

L'analyse comparative des abondances relatives montre que *Scorodophloeus zenkeri* est l'espèce qui a la plus grande différence d'abondance relative entre les deux types forestiers, et qu'elle est la plus dominante sur sol sableux (Figure 48).

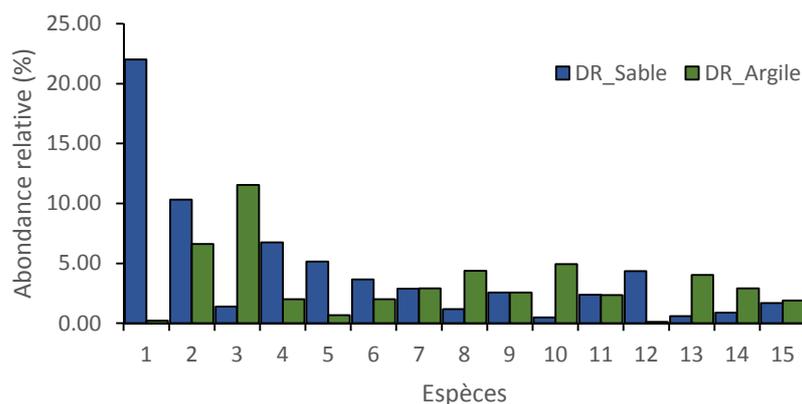


Figure 48. Abondance relative comparée de quinze espèces les plus abondantes dans les deux types de forêt de Yoko.

Légende : 1 : *Scorodophloeus zenkeri*, 2 : *Julbernardia seretii*, 3 : *Petersianthus macrocarpus*, 4 : *Greenwayodendron suaveolens*, 5 : *Cynometra hankei*, 6 : *Anonidium mannii*, 7 : *Gilbertiodendron dewevrei*, 8 : *Strombosiopsis tetrandra*, 9 : *Guarea cedrata*, 10 : *Trilepisium madagascariensis*, 11 : *Panda oleosa*, 12 : *Prioria balsamifera*, 13 : *Musanga cecropioides*, 14 : *Celtis tessmannii*, 15 : *Pterocarpus soyauxii*.

La dominance de *Scorodophloeus zenkeri* et de *Julbernardia seretii* dans le groupement sur sol sableux semble être dictée par les facteurs édaphiques et topographie. En effet selon Vandeweghe (2004) et Lebrun et Gilbert (1954) *Scorodophloeus zenkeri* domine généralement les plateaux sableux et forme avec *Julbernardia seretii* un noyau d'espèces dominantes dans l'alliance *Oxystigmo-Scorodophloeion* (Lebrun et Gilbert 1954). Le même constat a été fait dans la Réserve de Biosphère de Dja au Cameroun, où *Scorodophloeus zenkeri* domine dans les groupements situés dans la partie la plus élevée de cette réserve (Kouob, 2009). La dominance de *Petersianthus macrocarpus* et de *Pericopsis elata* sur sol argileux semble un peu surprenante ; ces espèces ont été observées en très grande densité et en agrégat dans quelques relevés du groupement de la forêt sur sol argileux. La dominance de ces deux espèces héliophiles dans les relevés sur sol argileux témoignerait d'après les conclusions de Boyemba (2011), d'une ancienne perturbation anthropique. En effet, d'après cet auteur, avant la construction des routes par les colonisateurs belges, il y a environ 1 siècle, « les populations locales vivaient dans les forêts, et y pratiquaient l'agriculture. Les signes de leur présence dans la forêt de Yoko sont encore visibles aujourd'hui. On peut y observer la présence de grandes étendues de forêts dominées par des espèces pionnières à longue durée de vie (plusieurs décennies voire centaines d'années, comme *Petersianthus macrocarpus*, *Pericopsis elata*, ...), des *Marantaceae*, des *rotins*, etc. ». La plus grande richesse spécifique du groupement sur argile par rapport au groupement sur sable pourrait ainsi provenir d'une dynamique sylvigénétique plus intense

observée dans les relevés où dominant les espèces héliophiles dans la réserve de Yoko. Prévost et Sabatier (1993) ont démontré des résultats similaires en comparant la diversité spécifique de plusieurs sites en relation avec la dynamique forestière (densité des espèces héliophiles) en Guyane française.

L'analyse syntaxonomique des groupements identifiés et caractérisés dans les deux types de forêts de la réserve de Yoko nous permet, sur base de leurs compositions floristiques et de leurs physionomies, de les insérer dans l'Ordre phytosociologique *Piptadenio-Celtidetalia* Lebrun et Gilbert (1954) et dans l'Alliance *Oxystigmo-Scorodophloeion* Lebrun et Gilbert (1954). En effet, d'après Lebrun et Gilbert (1954) les forêts de cet ordre constituent des groupements édaphiques ou syngénétiques caractérisés physionomiquement par un mélange intime des essences sempervirentes et caducifoliées. Ces groupements s'étendent dans l'ensemble de la cuvette forestière congolaise et dans le Mayumbe (Donis, 1948).

Conclusion partielle

L'objectif de ce travail était d'identifier les groupements végétaux de la strate arborescente des forêts denses semi-caducifoliées de la Réserve de Yoko. Au cours de cette étude, nous avons obtenu par la technique d'ordination (AFC), 2 groupements végétaux regroupés en deux grands ensembles forestiers à savoir, les forêts établies sur le sol sableux et celles établies sur un substrat argileux. L'analyse Canonique de Correspondance (CCA) réalisée avec les données pédologiques a révélé que les regroupements observés ont été dictés par la nature du substrat colonisable.

De ces résultats, nous considérons qu'à l'intérieur d'un cycle forestier, il existe un modèle spatial de regroupement dicté par la texture du sol qui se définit en terme de composition spécifique.

Nous estimons qu'afin d'approfondir le déterminisme édaphique dans la variabilité floristique des forêts tropicales, que des analyses pédologiques très poussées complétées par des inventaires aussi complets soient réalisés. En outre, l'analyse des facteurs historiques (biogéographiques) et stochastiques devra également être approfondie ainsi que des études ciblées (pour certains taxons) pour avoir une idée sur le fonctionnement et les forces motrices de regroupement des végétaux en forêt dense tropicale.

Chapitre VI. Variation à l'échelle méso-locale de la composition floristique dans une forêt dense humide: rôle des facteurs édaphiques et topographiques.

VI.1. Introduction

Comprendre les mécanismes qui régissent les assemblages des populations d'arbres et les processus responsables d'une grande diversité des espèces en milieu forestier tropical est une question centrale en écologie des communautés (Condit et *al.*, 2005 ; Chase, 2014).

La différenciation des niches, eu égard aux spécificités d'habitats a été émise comme une des hypothèses déterministes qui modulent la coexistence et la distribution des espèces dans les communautés très diversifiées (Hutchinson, 1961 ; Grubb, 1977).

Dans cette vision de la structuration des communautés, la compétition interspécifique est reconnue comme le mécanisme fondamental de la coexistence, et dont la différenciation des niches en est une conséquence (Flores, 2005). Ainsi, les espèces occupent des habitats différents et se répartissent le milieu en fonction de la nature et de la disponibilité des ressources dont elles dépendent (Ackerly, 2003).

Pour les espèces d'arbres des forêts tropicales, certaines études théoriques ont mis l'accent sur le regroupement conspécifique comme un moyen de réduction de l'exclusion compétitive qui favoriserait la coexistence d'un grand nombre d'espèces (Pitman et *al.*, 2001 ; Molino et Sabatier, 2001 ; Kneitel et Chase, 2004).

Différents mécanismes peuvent expliquer l'origine de ce type de structuration spatiale. L'hétérogénéité d'habitats (Clark et *al.*, 1998 ; Tuomisto et *al.*, 2003) et la limitation de la dispersion des diaspores (Pitman et *al.*, 1999 ; Hubbell, 2001 ; Hardy et Sonké, 2004) sont respectivement des mécanismes exogènes et endogènes qui peuvent générer de tels modes de structuration spatiale.

Il est généralement admis que la variation des conditions environnementales entre les sites a des effets notables sur la structure et la composition floristiques (Sabatier et *al.*, 1997). Ces différences notables comprennent également la distribution spatiale d'espèces d'arbres dans les forêts tropicales denses humides en fonction de conditions édaphiques et topographiques sur lesquelles elles sont installées (Newbery et *al.*, 1986 ; Basnet, 1992).

Cependant, les opinions varient largement sur l'impact de ces facteurs en fonction de l'échelle considérée, et jusqu'à récemment, ces études se sont focalisées majoritairement aux échelles locales (Poulsen et *al.*, 2006 ; Chuyong et *al.*, 2011 ; Vleminckx et *al.*, 2015) et régionales (Pitman et *al.*, 2001 ; Condit et *al.*, 2002 ; ter Steege et *al.*, 2006 ; Réjou-Méchain et *al.*, 2008 ; Fayolle et *al.*, 2012 ; Fayolle et *al.*, 2014).

Pourtant, il est actuellement admis que les facteurs locaux ne sont pas indépendants des processus intervenant aux échelles supérieures (Chase et Leibold, 2003 ; Blundo et *al.*, 2012) et de plus en plus, la comparaison des facteurs édaphiques locaux est analysée aux échelles intermédiaires (Clark et *al.*, 1998 ; Couteron et *al.*, 2003 ; Mirkka et *al.*, 2006).

Le paysage forestier d'Uma dans le DCOM du secteur forestier central représente la limite nord-ouest du massif forestier du Parc National de Maïko. Dans ce paysage on observe des variations édaphiques et physiographiques qui se traduisent par trois zones forestières le long d'un gradient nord-sud à partir de la rivière Tshopo vers le piémont d'inselbergs (qui constituent un prolongement d'une chaîne de petites collines vers les massifs forestiers du Parc National de la Maïko). Le long de ce gradient physiographique se succèdent les forêts planitiales situées dans la vallée de la rivière Tshopo, Zone I (350 m d'altitude), des forêts sur sols profonds et bien drainés, Zone II (500-750 m) et les forêts sur éboulis rocheux aux pieds d'inselbergs, Zone III (750-900 m) étudiées par Lyagabo (2012) qui a mis en évidence une différence structurale de ces trois peuplements.

La question reste celle de savoir si cette différence structurale et de composition floristique observée dans ces trois peuplements est corrélée aux facteurs édaphiques de chaque peuplement ?

Répondre à cette question constitue un atout pour approfondir les lois qui régissent l'organisation spatiale des communautés végétales et la maîtrise des paramètres environnementaux qui influencent cette organisation en vue d'amorcer le plan d'aménagement de ce paysage forestier peu connu floristiquement. C'est dans ce sens que la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani a établi des dispositifs semi-permanents de 3 ha dans chacun de ces 3 types forestiers afin de documenter l'abondance de toutes les espèces d'arbres. Ces parcelles sont installées dans des terrains variés pour évaluer comment les espèces d'arbres se regroupent au regard de la variation de l'environnement définie par la texture du sol et l'altitude.

Dans cette étude, les méthodes d'analyses multivariées ont été appliquées pour quantifier la contribution de quelques paramètres physico-chimiques et topographiques de sols dans l'organisation spatiale de la diversité en arbres à l'échelle de la forêt hétérogène du secteur forestier central congolais. Il s'agit d'étudier la corrélation entre la variation spatiale des facteurs écologiques et la variation floristique des peuplements d'arbres le long d'un gradient édaphique à l'échelle paysagère. Dans ce sens, nous voulons étudier la réponse des communautés d'arbres en fonction de la variation des propriétés physiques et minérales du sol dans le secteur forestier central du bassin congolais.

Les questions spécifiques qui guident nos investigations sont les suivantes :

- (1) Les propriétés physico-chimiques du sol varient-elles fortement dans les trois types forestiers du massif d'Uma ?
- (2) En tenant compte du degré de spécificité édaphique, la structure du peuplement et la composition floristique diffèrent-elles entre types forestiers ?
- (3) La richesse spécifique du peuplement est-elle associée à un habitat particulier ?
- (4) Dans quelle mesure les distributions des abondances spécifiques d'arbres sont-elles associées à certains paramètres édaphiques ?

VI.2. Matériel et méthodes

VI.2.1. Site de l'étude

Les données floristiques et environnementales (édaphiques) ont été collectées dans le paysage forestier du terroir d'Uma qui se trouve au nord-est de la cuvette centrale congolaise à environ 90 km à l'est de la ville de Kisangani, entre 0°34' N et 25°52' E. L'altitude moyenne est de 500 m et le climat est de type équatorial avec une température moyenne annuelle proche de 25 °C. Les précipitations annuelles varient de 1500 à 2000 mm, avec une moyenne de 1750 mm (Vandenput, 1981). La région est marquée par une longue période de saison pluvieuse mais interrompue par deux courtes saisons sèches : la première entre décembre et février et la seconde entre juin et août (Nshimba, 2008). La végétation est une mosaïque de jachère, forêt secondaire et forêt ombrophile à *Gilbertiodendron dewevrei* ainsi que de forêt semi-caducifoliée localisées souvent sur des zones à topographie contrastée ; en effet le paysage contient des chaînes d'inselbergs qui s'élèvent par endroits à plus de 800 m de haut et qui confèrent au paysage une physiographie particulière et contrastée.

VI.2.2. Protocole de collecte des données

Un transect discontinu d'environ 30 km a été tracé en direction nord-sud en partant de la rivière Tshopo vers le piémont d'inselberg. L'objectif de ce transect était de mettre en évidence l'hétérogénéité floristique et de sonder les surfaces supposées homogènes pour installer les parcelles d'inventaires. C'est dans ce cadre que trois zones (I, II et III) ont été identifiées et dans chacune d'elles un dispositif composé de 12 placettes de 0,25 ha (50 x 50 m) a été installé suivant les schémas ci-dessous (Figure 49) :

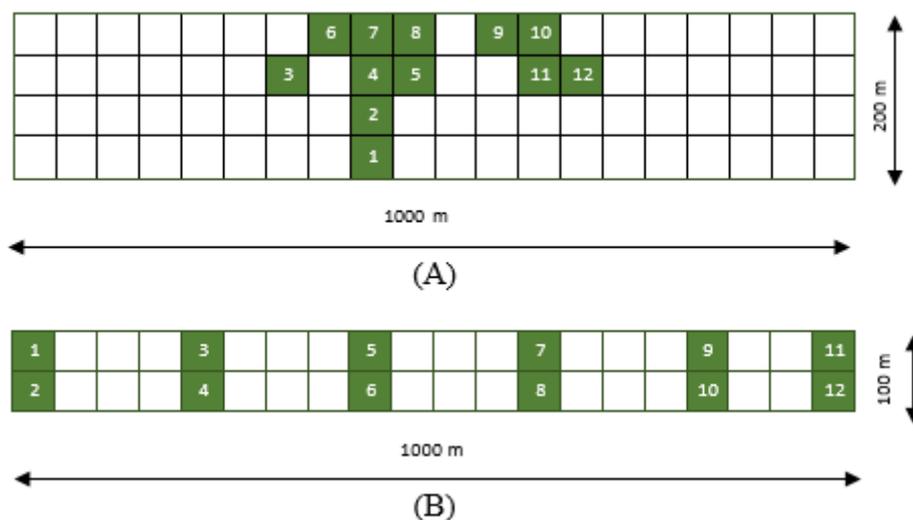


Figure 49. Schémas des dispositifs d'échantillonnage des arbres (A), Zone I et (B) Zones II et III.

Les trois zones ont été choisies en fonction de variations édaphiques qu'elles présentent. La zone I est située sur un substrat vallicole non loin de la rivière Tshopo, la zone II se localise sur un sol profond et bien drainé et la zone III au piémont d'un inselberg sur un substrat rocailleux. La texture (sable, argile) a été grossièrement déterminée sur le terrain et les analyses pédologiques ont permis par après de vérifier ces estimations.

Tableau 23 : Caractéristiques écologiques et structurales de trois zones d'étude.

Site	Coordonnées géographiques	Nature de sol	Nbre de parcelles	Altitude moyenne(m)
Zone I	00° 38' N et 025° 51' E	Argileux	12	435
Zone II	00° 32' N et 025° 51' E	Sablo-argileux	12	476
Zone III	00° 27' N et 025° 51' E	Sablo-rocailleux	12	520

Dans chaque placette de 50 m x 50 m tous les arbres à DBH \geq 10 cm ont été comptés, mesurés et identifiés. Pour chaque placette quatre échantillons du sol sont collectés à 30 cm sous la litière à quatre endroits différents ; ces quatre échantillons ont été mélangés pour en constituer un

échantillon composite de 20 grammes soumis aux analyses. Les paramètres analysés sont les suivants : la granulométrie (taux de sable, argile et limons), le pH, le taux de matière organique, la conductivité et la concentration du phosphore assimilable pour les plantes.

Les analyses pédologiques ont portées essentiellement sur la granulométrie classique (% de sable, argile et limon) en utilisant les colonnes de sédimentation suivant la loi de Stokes (Baize, 2000), la concentration en phosphore ($\mu\text{g/ml}$) a été mesurée par la méthode Ølsen à bicarbonate de sodium, le pH et la conductivité ($\mu\text{Siemens/cm}$) ont été déterminés au pHmètre, et conductimètre et le pourcentage de la matière organique a été obtenu par la pesée des échantillons du sol avant et après calcination dans un four à 450°C .

VI.2.3. Analyse des données

Pour comparer la structure de peuplement entre les trois zones, les densités et les surfaces terrières moyennes ont été calculées dans chacun de ces dispositifs de 3 ha, puis les moyennes et les écart-types ont été calculés par placettes de chaque type d'habitat. Pour comparer la diversité entre les types d'habitats, nous avons calculé la richesse spécifique standardisée, $S_{(50)}$ et l'indice de Fisher α a été également par placette pour contrôler les différences des abondances des tiges entre les types d'habitats (Condit *et al.*, 1998). Les intervalles de confiance ont été obtenus sur bases des écarts entre placettes de différents types d'habitats. La similarité floristique interzone a été analysée par le biais de l'indice de Morisita-Horn. Pour tester les différences entre les paramètres structuraux, floristiques et édaphiques dans les trois zones, l'analyse de variance à un facteur a été appliquée en considérant les moyennes de chaque paramètre.

L'identification des espèces indicatrices de chaque habitat a été obtenue en utilisant l'indice de valeur indicatrice (IV) de chaque espèce (Dufrene et Legende, 1997) qui exprime le degré de fidélité et de constance des espèces dans chaque habitat. Les tests t de student et de rang (rank) ont été utilisés pour déterminer le seuil de significativité de l'IV de chaque espèce.

La variabilité des paramètres édaphiques ainsi que leur corrélation ont été obtenues par l'Analyse en Composante principale (ACP). Pour étudier les variations floristiques entre ces trois zones, une Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) a été réalisée pour regrouper les placettes qui présentent une structure floristique semblable. Enfin, les effets des variables édaphiques sur les variations floristiques ont été étudiés en réalisant une Analyse Canonique de Correspondance (ACC).

VI.3. Résultats

VI.3.1. Caractéristiques floristiques des peuplements forestiers étudiés

VI.3.1.1. Différenciation floristique entre les trois zones

Les deux premiers axes de l'AFC séparent nettement les parcelles des trois zones (figure 50). Les espèces caractéristiques de la zone I en termes d'indice de valeur indicatrice (IV) sont: *Microdesmis yafungana* (0,7***), *Dialium pentandrum* (0,71**), *Trichilia gilletii* (0,7**), *Irvingia grandifolia* (0,65**), *Macaranga monandra* (0,63*) et *Irvingia gabonensis* (0,55*). Dans la zone II les espèces caractéristiques sont les suivantes : *Gilbertiodendron dewevrei* (0,89***), *Diospyros iturensis* (0,67**), *Diospyros bipendensis* (0,64**), *Diospyros hoyleana* (0,64**), *Lanea welwitschii* (0,62**) et *Trichilia tessmannii* (0,57*). En fin, la zone III est caractérisée par les espèces ci-après : *Uapaca guineensis* (0,89***), *Carapa procera* (0,82***), *Berlinia grandiflora* (0,81***), *Pentaclethra macrophylla* (0,7***), *Dialium pachyphyllum* (0,67*) *Allanblackia floribunda* (0,64**), *Maranthes glabra* (0,64**) et *Pterygota bequaertii* (0,57*).

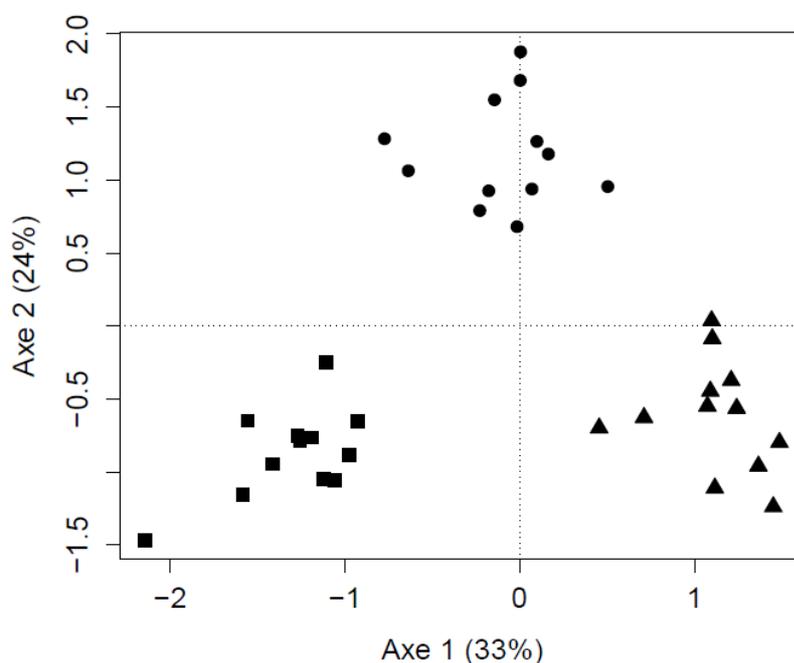


Figure 50. Ordination des placettes d'inventaire par l'AFC. Le Plan factoriel 1-2 explique 57% de la variabilité totale ; 33 % pour l'axe 1 et 24 % pour l'axe 2. Cercle = parcelles de la zone I, carré = parcelles de la zone II et triangle = parcelles de la zone III.

VI.3.1.2. Richesse et diversité spécifiques des peuplements

Au total, nous avons inventorié 3601 pieds d'arbres répartis de la manière suivante : 1356 pieds dans la zone I, 1002 dans la zone II et 1243 dans la zone III. Ce qui représente une densité moyenne respective de 452 ; 334 et 414 individus/ha. La richesse spécifique globale est de 186 espèces. La zone III est plus diversifiée avec 142 espèces, suivie de la zone I avec 127 espèces et la zone II moins riche avec 106 espèces.

Les différences de la diversité spécifique exprimée en termes de la richesse spécifique standardisée ($S_{(50)}$) et de l'indice α de Fisher sont statistiquement significatives entre les trois zones ($F= 17,09$; $p\text{-value}= 0,0001^{***}$ pour le $S_{(50)}$ et $F= 15,6$; $p\text{-value}= 0,0004^{***}$ pour α de Fisher). Les parcelles de la zone III sont très diversifiées que celles des zones I et II (Figure 51).

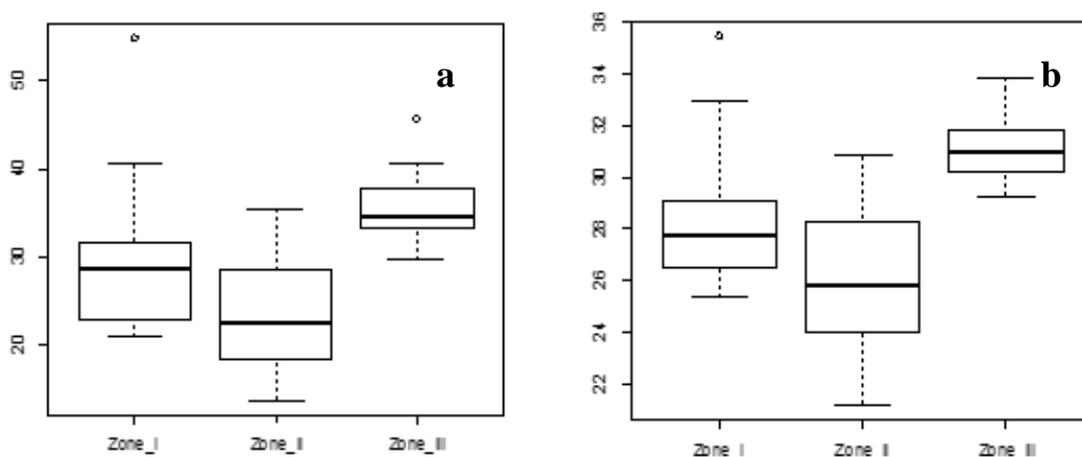


Figure 51. Dispersion des valeurs de l'indice de Fisher alpha (a) et de $S_{(50)}$ (b) pour les trois zones.

Tableau 24. Synthèse des caractéristiques floristiques des peuplements forestiers étudiés avec k , le nombre d'arbres ré-échantillonnés à partir du peuplement à N individus.

Paramètres floristiques	Zone I	Zone II	Zone III
Richesse spécifique ($k= N$)	127	106	142
$k= 50$	30,5	28,67	33,07
$k= 100$	46,9	44,67	51,35
$k= 500$	97,17	90,45	108,07
$k= 1000$	118,66	105,96	134,03
Nbre de Famille	35	30	31
Simpson	0,96	0,96	0,97
Fisher alpha	34,31	29,94	41,32

L'évolution de la richesse spécifique, telle que présentée dans le tableau 24, est illustrée et complétée par la figure 52. Une différence apparaît clairement entre la zone III d'une part et les

zones I et II d'autre part. Pour chaque valeur de k considérée, la richesse spécifique est toujours plus élevée dans la zone III. Par contre entre la zone I et la zone II, l'évolution de la richesse spécifique est fonction du nombre d'individus ré-échantillonnés. La différence apparaît moins marquée entre ces deux zones lorsque la valeur de k est faible ($k < 500$), mais dans tous les cas, la zone I est plus riche en espèces que la zone II.

Floristiquement les peuplements de la zone I constituent une communauté végétale assez différente de celles des zones II (MH = 0,46) et III (MH = 0,34) (Tableau 25).

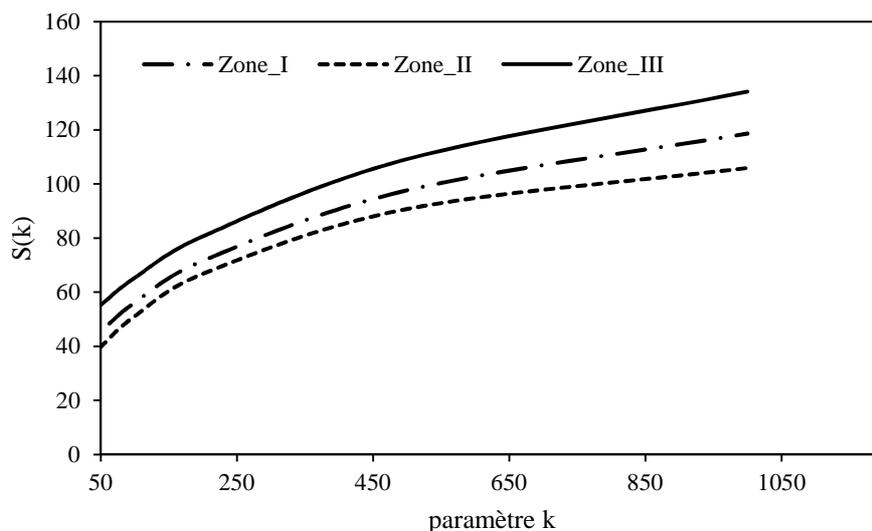


Figure 52. Courbes de raréfaction pour les trois zones

Tableau 25. Similarité floristique interzones évaluée par l'indice de Morisita-Horn (diagonale inférieure) et l'indice NNESS (diagonale supérieure)

NNESS/Morisita-Horn			
	Zone I	Zone II	Zone III
Zone I	1	0,6	0,38
Zone II	0,59	1	0,47
Zone III	0,34	0,46	1

VI.3.2. Structure spatiale des variables édaphiques

Toutes les variables édaphiques à l'exception de la conductivité électrique et du taux de phosphore montrent des différences significatives entre les trois zones de notre étude (Tableau 26). Les zones III et II présentent des proportions (%) moyennes plus élevées de sable avec une

moyenne respective de 51.2 et 47.29 % ; tandis que la zone I donne une proportion moyenne plus élevée d'argile avec une moyenne de 41.54 %.

Tableau 26. Valeurs moyennes et écart-types des différentes variables édaphiques dans les trois types de sols des forêts étudiées. * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$; n.s = non significative.

Propriétés du sol	ANOVA		Zones		
	F	(P)	ZONE I	ZONE II	ZONE III
Conductivité	0,92	n.s	47,77 ± 14,8	40,79 ± 19,5	49,83± 16,5
Taux matière organique	16,71	*	9,84 ± 3,8	6,33 ± 3,5	7,26 ± 2,8
Phosphore	1,65	n.s	17,6 ± 4,9	14,48 ± 6,03	13,54 ± 6,1
pH	6,709	**	3,88 ± 0,2	4,24 ± 0,4	3,88 ± 0,1
Taux d'argile	6,68	**	41,54 ± 13,1	22,07 ± 8,5	37,51 ± 17,9
Taux de sable	9,57	***	34,17 ± 4,6	47,29 ± 7,9	51,2 ± 14,6
Taux de Limon	8,23	**	24,79 ± 9,7	30,46 ± 10,9	11,26 ± 14,2

Les mêmes tendances apparaissent dans le diagramme de l'ACP (figure 53), les variables édaphiques sont clairement discriminées dans les axes en fonction de leur corrélation. On peut remarquer dans le diagramme de l'ACP que le taux de sable est inversement corrélé au taux argile et au pH ; tandis que le taux de limon est inversement corrélé à l'altitude. Les variables suivantes présentent une corrélation positive au taux d'argile : la matière organique et la conductivité électrique. La concentration en Phosphore assimilable est en revanche fortement associée au taux de limon. L'axe 1 sépare d'une part les parcelles de la zone III (sableuses) des parcelles des zones I et II (argilo-sableuses) d'autre part. Cet axe traduit aussi un gradient d'altitude et sépare les parcelles du piémont d'inselbergs aux parcelles de la vallée de la rivière Tshopo. Les axes 1 et 2 contiennent 40 % de la variance totale des propriétés du sol.

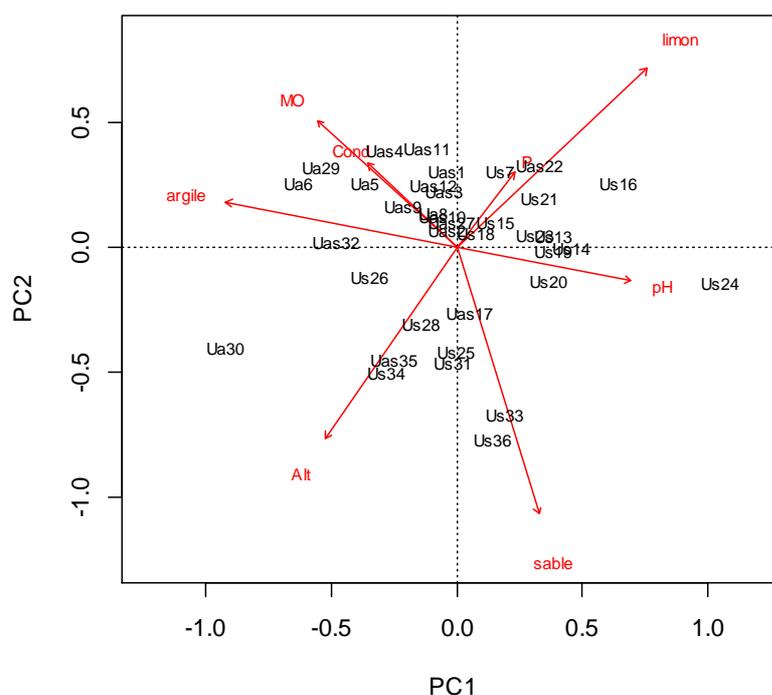


Figure 53. Ordination des parcelles x variables édaphiques par l'ACP. Les points de sondages sont représentés en noirs et les variables édaphiques en vecteurs rouges. Les axes 1 et 2 expliquent 40% de la variabilité de jeu de données.

Les coefficients de corrélation de Pearson, entre les propriétés du sol et les trois premiers axes de l'ACP sont donnés dans le tableau 27.

Tableau 27. Pourcentage de variance expliqué par les trois premiers axes de l'ACP entre les propriétés du sol et * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$; n.s = non significative. Var= variance.

Propriétés du sol	Axe 1	Axe 2	Axe 3	var	p-value
Sable	0,24	-0,96	-0,10	0,5	***
Argile	0,52	0,84	0,11	0,36	**
Limon	-0,99	0,06	-0,01	0,28	*
Matière organique	0,08	0,98	-0,12	0,18	n.s
Phosphore	-0,27	0,95	0,13	0,13	n.s
pH	-0,76	-0,6	0,22	0,27	*
Conductivité	0,96	-0,14	-0,23	0,78	***

La lecture de la figure 53 et du tableau 27 montre que le sable est très négativement corrélié avec l'axe 2 et légèrement corrélié à l'axe 1.

On observe une certaine variabilité au sein de ces trois zones. En effet, les parcelles sont installées sur des sols plus hétérogènes. Quelques parcelles de la zone I s'entremêlent avec celles de la zone II et III.

VI.3.3. Déterminisme de l'hétérogénéité édaphique sur la composition floristique

L'analyse du déterminisme des facteurs environnementaux par la CCA intègre les variables floristiques et les variables édaphiques. Dans les plans factoriels on peut remarquer que les positions des parcelles sont corrélées aux vecteurs des variables édaphiques. On note une structure spatiale très agrégée des parcelles de la zone II qui sont corrélées au pH et au limon. En revanche, les parcelles de la zone III assez dispersées sont, corrélées au taux de sable et à l'altitude. Les parcelles de la zone I plus ou moins agrégées sont contraintes par le phosphore, le taux d'argile et la matière organique. Les deux premiers axes expriment au moins 32% de la variabilité totale expliquée (Figure 54).

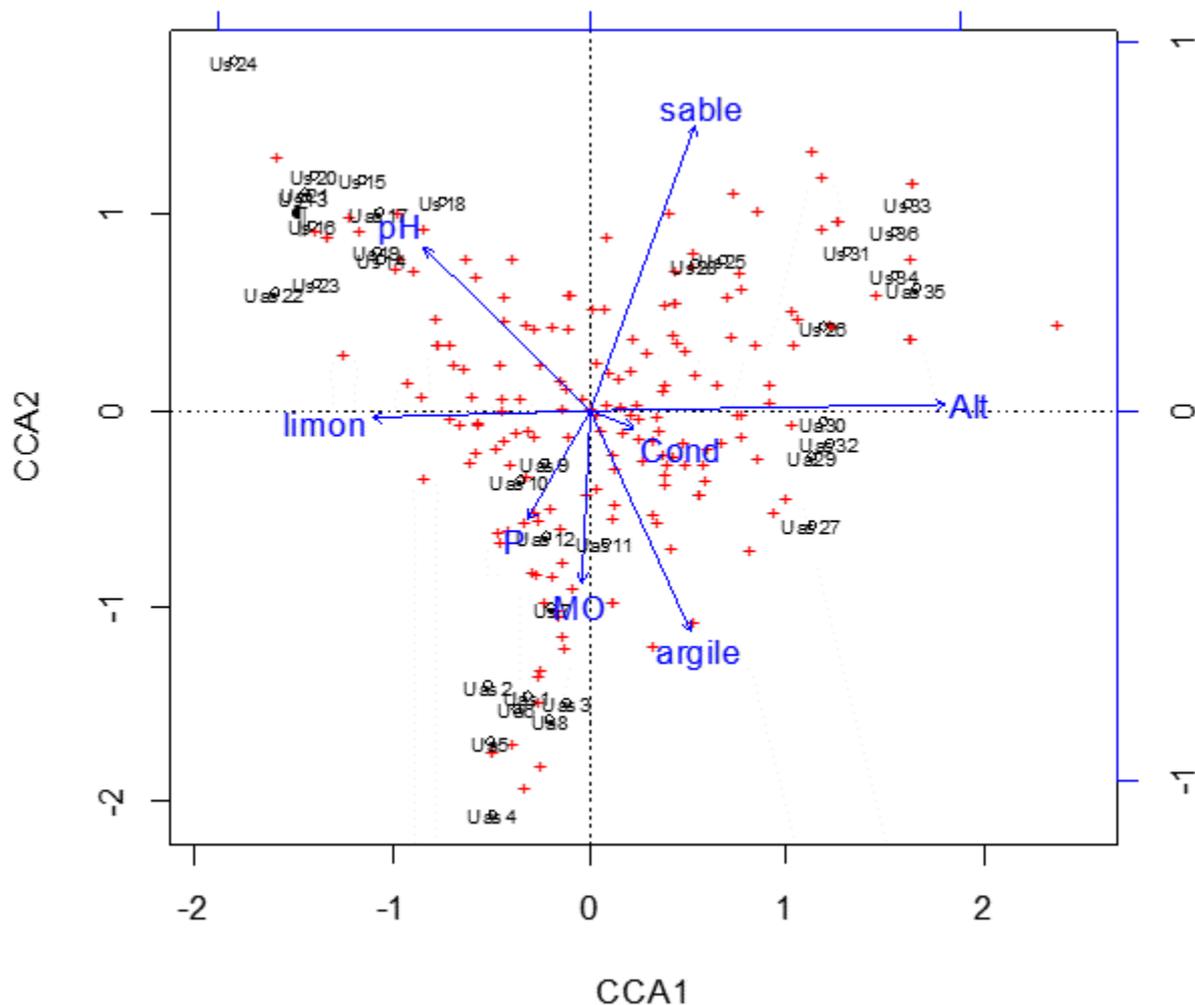


Figure 54. Plan factoriel 1-2 de l'ordination directe par l'Analyse canonique des correspondances. Les variables édaphiques contraintes expliquent 32% de l'inertie totale.

VI.4. Discussion

VI.4.1. Variance du gradient édaphique

Les trois zones de notre étude sont objectivement distinctes du point de vue des conditions édaphiques. Ces résultats concordent avec ceux obtenus dans d'autres sites forestiers à l'échelle locale notamment au sud-est du Brésil (Oliveira-Filho et *al.*, 2001) et dans la réserve forestière de Yoko en R.D. Congo (Vleminckx et *al.*, 2015). En effet, on observe des différences bien marquées de propriétés édaphiques entre les trois habitats. Ces variables montrent une hétérogénéité très prononcée dans les parcelles à tendance argileuse. En général, la plupart de ces variables sont fortement corrélées entre-elles. Ce qui rend difficile l'interprétation de leur impact respectif sur les déterminants floristiques (Sollins, 1998 ; Boyemba, 2011).

En effet, d'après Sollins (1998), le déterminisme édaphique en milieu forestier est souvent difficile à interpréter, surtout en ce qui concerne les propriétés chimiques du sol car ces variables changent le plus souvent au cours du temps. A l'instar du pH qui varie de 0,5 unité au cours d'une année dans la forêt tropicale, selon les études de l'auteur précité. Newbery et *al.*, (1988) ont également démontré une variation de la concentration en phosphore entre la saison sèche et la saison pluvieuse. Ces facteurs, combinés aux différents processus stochastiques (limitation de la dispersion par exemple), tendent à réduire la prédiction des variables édaphiques sur la composition floristique.

Ainsi, pour rendre explicitement valable toute interprétation des variables édaphiques, Baize (2000) recommande toujours de tenir compte de la composition granulométrique et spécifiquement la proportion d'argile. En effet, la composition granulométrique est la variable la plus fortement corrélée avec les autres données analytiques et conditionne directement le comportement et le fonctionnement d'un horizon (Baize, 2000). En ce qui concerne l'argile plus particulièrement, elle est la fraction granulométrique la plus active qui s'associe à la matière organique, retient facilement l'eau et fixe les cations et anions sur ses sites d'échanges avec les végétaux (Bruand, 1990). Bien que la zone III de notre site présente une proportion assez élevée de sable, la moyenne générale du taux d'argile dépasse les 30 %, seuil minimum au-delà duquel on observe un comportement « argileux » (Bruand, 1990).

VI.4.2. Les facteurs édaphiques affectent la diversité et la composition spécifique

La variation dans la composition spécifique est évidente dans les trois habitats de notre étude. La granulométrie (sable, argile, limon), la conductivité électrique et le pH sont les principaux facteurs qui discriminent les parcelles et les espèces dans les différents axes de la CCA (tableau 28). L'importance relative de la topographie (liée à l'altitude) dans l'organisation spatiale de la composition floristique a été également démontrée. En effet, les abondances de certaines espèces dont *Heisteria parvifolia* et *Carapa procera* ont montré une corrélation positive avec l'altitude (figure 55). Ces deux espèces sont les plus nombreuses dans les parcelles installées au piémont d'inselberg dont l'altitude avoisine les 650 m. La présence d'*Anthonotha macrophylla* dans les habitats hydromorphes et argileux est également bien documentée (Lejoly et al., 2010). Par ailleurs, l'absence totale de *Scorodophloeus zenkeri* dans nos inventaires de Uma pourtant proche de Yoko semble un peu surprenante. C'est une espèce typique à tendance grégaire des forêts matures de terre ferme dans la région de Kisangani qui semble être bien corrélée aux sols sableux des plateaux (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Vleminckx et al., 2015). Une explication possible de son absence à Uma est que *S. zenkeri* a besoin d'un sol bien drainé, évitant ainsi le bassin sédimentaire au bord des cours d'eau ainsi que les sols argileux mal drainés. Cette préférence écologique pourrait expliquer son absence dans la forêt d'Uma.

L'analyse de la diversité spécifique montre une différence significative entre les trois habitats. La richesse spécifique est plus élevée dans la zone III de la haute altitude que dans les deux autres situées dans la basse altitude. La cause plausible de cette richesse élevée dans la zone III est la très forte hétérogénéité générée par la présence d'inselberg dans cette zone qui structure le paysage en plusieurs microhabitats susceptibles d'accueillir plusieurs espèces. En effet, il est généralement reconnu qu'en présence d'un faible gradient altitudinal, la richesse spécifique augmente des forêts de basse altitude vers les forêts collinaires du fait d'une forte hétérogénéité environnementale qui conduit à une diversité de microclimats et donc de microhabitats (Lieberman et al., 1996, Gotelli et Colwell, 2001 ; Bhattarai et Vetaas, 2003, Tchouto 2004 ; Gonmadje, 2012). Dauby (2012), en comparant la richesse spécifique entre un paysage collinaire et un autre côtier de basse altitude au Gabon, a abouti aux conclusions similaires. Senterre (2005) a également mis en évidence une augmentation de la richesse spécifique entre les situations de bas de pente et collinaires dans les forêts matures de la Guinée équatoriale. D'autres auteurs, par contre, ont trouvé que la diversité diminuait avec l'altitude (Oliveira-Filho et Fontes, 2000). La raison avancée pour expliquer cette baisse de diversité en fonction de l'altitude est double : premièrement, les zones de basse altitude constituent des successions secondaires dont le degré de perturbation augmenterait la diversité, en deuxième lieu,

l'augmentation de l'altitude s'accompagne le plus souvent d'une baisse de température qui devient ainsi un facteur limitant pour la plupart d'espèces tropicales. La comparaison de la diversité des forêts de basse altitudes et montagnardes en est une belle illustration (Vande Weghe, 2004).

De nombreuses études, particulièrement dans les forêts denses sempervirentes, ont montré que les espèces d'arbres peuvent être inféodées à un habitat pour ses conditions édaphiques ou topographiques particulières. Boyemba (2011) a établi des relations entre certaines variables édaphiques dont le taux d'argile et la densité de *Pericopsis elata* à l'échelle locale de Yoko en RDC. Newbery et al. (1986) ont mis en évidence une différenciation floristique entre les sols sableux et argileux dans une forêt dense au Cameroun. Réjou-Méchain et al., (2008) ont reconnu le déterminisme édaphique comme principale origine de la structuration des communautés d'arbres à l'échelle régionale en République centrafricaine. Tuomisto et al., (2003) ont démontré un turnover important en fonction de la distance et lié au type de sol en Amazonie.

Les pourcentages de la variabilité expliqués par les variables édaphiques dans l'ensemble de notre jeu de données est de 32 % et valent 52 % lorsqu'on ne considère que les espèces les plus abondantes (≥ 20 individus) (figure 55). Ce pourcentage change donc en fonction de la taille de l'échantillon. Ces pourcentages peuvent également varier en fonction de l'échelle spatiale (Réjou-Méchain et al., 2008 ; Vleminckx et al., 2015), en fonction du nombre des variables ou encore en fonction du compartiment structural étudiés (Senterre, 2005) ce qui rend difficilement comparables les valeurs obtenues avec celles des autres travaux.

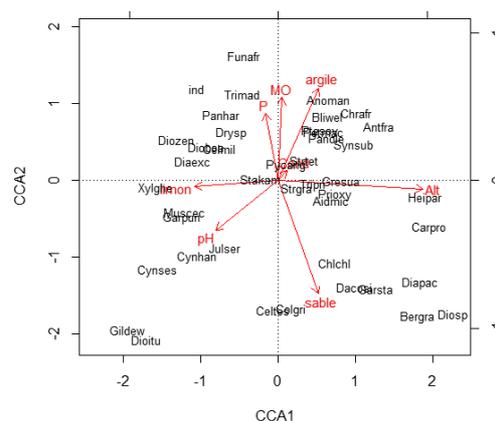


Figure 55. Plan factoriel 1-2 de l'ordination directe par l'Analyse canonique des correspondances. Les variables édaphiques contraintes expliquent 52% de l'inertie totale.

Conclusion partielle

Cette étude a mis en évidence l'influence des facteurs édaphiques et topographiques dans la structuration spatiale des peuplements d'arbres à l'échelle méso-locale dans une forêt dense humide congolaise. La texture du substrat est apparue comme le facteur le plus déterminant sur la variation de la composition floristique des peuplements d'arbres dans les trois zones de notre étude. L'ensemble des variables environnementales retenues explique plus de 30 % de variance floristique observée. Il est aussi évident que le reste de la variance floristique non expliquée par les variables retenues reflètent probablement l'histoire de la végétation et l'impact des facteurs stochastiques dus à la nature même des espèces (causes endogènes). Ces résultats sont importants surtout pour l'aménagement des espaces forestiers en général et pour la gestion des populations d'espèces d'arbres exploitables qui montrent des préférences très marquées pour certains habitats.

Chapitre VII. Effet de l'hétérogénéité édaphique et de la distance géographique sur la composition floristique des forêts de basse altitude des environs de Kisangani.

VII.1. Introduction

Comprendre les facteurs responsables des patrons spatiaux du regroupement des espèces d'arbres dans les écosystèmes aussi riches comme les forêts tropicales est une question complexe et un enjeu fondamental en écologie des communautés (Réjou-Méchain et *al.*, 2008). Ceci revient à quantifier la part relative des facteurs liés aux spécificités d'habitats, notamment édaphiques et celle liée à la distance qui sépare ces habitats dans l'évaluation du turnover spécifique ou de la variation de composition floristique (diversité β).

Cette question est souvent abordée sous deux principaux angles théoriques. La théorie déterministe, ou des niches, considère que la distribution spatiale des espèces est dépendante de l'hétérogénéité environnementale notamment édaphique (Grubb, 1977 ; Tuomisto et *al.*, 2003). Inversement, la théorie neutraliste considère que toutes les espèces dans une communauté sont fonctionnellement égales et possèdent une autoécologie similaire (Hubbell, 2001). De ce point de vue, la similarité ou la variation dans la composition entre sites est alors régit, soit par la capacité de dispersion de chaque espèce, soit par les différences historiques liées à la colonisation des espèces (Condit et *al.*, 2002).

Plusieurs auteurs ont déjà souligné le rôle pertinent de l'hétérogénéité environnementale dans la variation de la composition et diversité floristique dans la forêt tropicale, en particulier celui du type de substrat édaphique (Gartlan et *al.*, 1986 ; Clark et *al.*, 1998 ; Tuomisto et *al.*, 2003 ; Poulsen et *al.*, 2006 ; Condit et *al.*, 2013 ; Garibaldi et *al.*, 2014 ; Vleminckx et *al.*, 2015). Les facteurs liés à la distance tels que la limitation de dispersion, les barrières et la distance géographiques et les autres événements stochastiques peuvent également jouer un rôle important dans la variation de la composition floristique en forêt tropicale.

Les études visant à élucider la contribution relative des propriétés édaphiques par rapport à la distance géographique sur la composition spécifique des arbres sont peu nombreuses, surtout en ce qui concerne les forêts tropicales de la RDC. Aussi, l'impact de la distance et de la variabilité du sol entre les entités forestières à différentes échelles spatiales varie en fonction de l'évolution écologique, géologique et historique de chaque entité (Chase et Myers, 2011).

A ce jour, le déterminisme édaphique à large échelle de la diversité d'arbres reste peu documenté en Afrique centrale en dehors de l'étude de Réjou-Méchain et *al.*, (2008) et de Fayolle et *al.*, (2012) à l'échelle régionale. A notre connaissance, seules deux études ont comparé les effets des propriétés édaphiques et la distance géographique sur la composition floristique dans les forêts des environs de Kisangani (Amani, 2011 ; Vleminckx et *al.*, 2015). Ces travaux ont révélé une différence floristique très marquée entre deux habitats très contrastés (sol sableux vs sol argileux) dans la forêt de la réserve de Yoko et cela à une échelle spatiale locale très fine (< 1 km²).

Dans l'optique d'une gestion durable et d'aménagement des entités forestières en perspective aux environs de Kisangani, il est capital d'approfondir nos connaissances dans cette optique en vue d'amorcer des plans d'aménagement des forêts du bassin du Congo basés sur des modèles fondés sur la floristique et la pédologie.

Ainsi, dans la continuité des études menées aux échelles locales (Amani, 2011 ; Vleminckx et *al.*, 2015) nous avons résolu d'aborder dans ce chapitre la question du déterminisme édaphique et de la distance géographique dans la diversité β à une échelle assez large en considérant deux blocs forestiers aux environs de Kisangani et séparés par le fleuve Congo. Il s'agit des forêts de la Réserve forestière de Yoko (rive gauche) et d'Uma (rive droite) distante d'environ 100 km.

Nos questions de recherche sont:

1. La composition floristique est-elle similaire dans les forêts de deux sites géographiquement éloignées ?
2. Observe-t-on une baisse de similarité floristique en fonction de la distance entre les deux sites forestiers situés dans une même région climatique ?
3. Cette relation est-elle toujours valable si l'on prend en compte la nature du substrat édaphique ?

VII.2. Matériel et méthodes

VII.2.1. Sites de l'étude et méthodes de collecte des données

Les données ont été collectées dans deux sites forestiers aux environs de Kisangani : Yoko (00°17'N; 25°18'E ; 420 m d'altitude) et Uma (00°33'N, 25°47'E ; 500 m d'altitude), séparés par le fleuve Congo. Environ 30 km séparent Kisangani de Yoko au sud et Uma est à environ 90 km plus à l'est de Kisangani.

L'inventaire des arbres et la collecte des données pédologiques ont été effectués dans 62 parcelles de 0,25 ha chacune (26 à Yoko et 36 à Uma) installée dans un emplacement le moins perturbé possible dans la forêt semi-caducifoliée de deux sites et géoréférencées à l'aide d'un GPS.

Tous les arbres ≥ 10 cm de diamètre à 130 cm du sol ont été mesurés, marqués et leur détermination a été faite par des botanistes expérimentés suivant les caractéristiques végétatives et reproductrices telles que définies dans les guides d'identification (Letouzey, 1982; Wilks et Issembé, 2000).

Les échantillons de sol ont été prélevés dans quatre endroits différents à une profondeur de 0-30 cm dans chaque parcelle puis mélangés en un échantillon composite pour les analyses pédologiques après séchage à l'air libre.

Ces analyses pédologiques ont portées essentiellement sur la granulométrie classique (% de sable, argile et limon) en utilisant les colonnes de sédimentation suivant la loi de Stokes (Baize, 2000). La concentration en phosphore ($\mu\text{g/ml}$) a été mesurée par la méthode Ølsen à bicarbonate de sodium, le pH et la conductivité ($\mu\text{Siemens/cm}$) ont été déterminés au pHmètre et au conductimètre, respectivement. Le pourcentage de la matière organique a été calculé comme étant la différence de masse entre les pesées des échantillons de sol avant et après calcination dans un four à 450° C.

VII.2.2. Analyse des données

Pour déterminer l'échelle et l'importance relative des facteurs édaphiques et de la distance spatiale dans le changement de la composition floristique, nous avons utilisé quatre méthodes différentes toutes s'appuyant sur la mesure de similarité entre les sites :

- L'indice de similarité floristique : nous avons utilisé l'indice de similarité de Morisita-Horn (M-H) pour évaluer le degré de ressemblance des parcelles. Cet indice, calculé avec le logiciel BiodivR (Hardy, 2009), donne un poids important aux espèces abondantes ;
- La régression linéaire : nous avons construit des courbes de la similarité floristique pour des paires des parcelles en fonction de la distance géographique qui les sépare. La pente de régression a permis de quantifier le degré de la structuration spatiale de la diversité ; Ces courbes nous ont renseigné sur la diversité β . Une pente négative traduit un turnover d'espèces en fonction de la distance ;

- Le test de Mantel : nous avons appliqué ce test pour tester l'effet « habitat » ou « sol » et la distance géographique sur la composition floristique. Il permet de tester la significativité de la pente de régression entre la similarité floristique et la distance géographique ;
- Les analyses multivariées : L'AFC permet d'ordonner les sites et les espèces en se basant sur la répartition des espèces. L'ACP proposée permet d'ordonner les sites en fonction des variables édaphiques. Et l'ACC permet d'examiner la variation de la composition floristique en tenant compte des variables édaphique.

Ces analyses permettent de vérifier s'il y a un effet de la limitation par la dispersion sur les patrons de la structuration spatiale des espèces et donnent l'information sur la variation de la diversité β ou le turnover le long d'un habitat homogène ou entre deux habitats différents (Legendre et Legendre, 1998).

La diversité spécifique locale dans chaque parcelle d'inventaire a été évaluée à l'aide de l'indice α de Fisher qui ne nécessite que la connaissance de l'effectif d'individus dans une parcelle et du nombre d'espèces correspondant (Leigh et Loo De Lao, 2000).

La densité relative, la fréquence relative et la dominance relative des espèces dans chaque site ont été analysées pour évaluer la structure floristique de la communauté.

VII.3. Résultats

VII.3.1. Abondance des espèces et variabilité floristique dans les peuplements

Dans l'ensemble des parcelles installées dans les deux sites, nous avons inventorié 6187 individus répartis en 259 espèces ; 2586 individus à Yoko (26 parcelles) et 3601 individus à Uma (36 parcelles). Dans la forêt de Yoko, 212 espèces ont été identifiées, tandis que dans la forêt d'Uma nous avons répertorié 186 espèces. La richesse spécifique et la diversité moyenne exprimée par l'alpha de Fisher par parcelle (0,25 ha) sont respectivement de 44 ($\pm 8,8$) espèces et 31,7 ($\pm 9,1$) à Yoko et de 43 ($\pm 9,3$) espèces et 29,7 ($\pm 8,6$) à Uma. La liste des 15 espèces les plus abondantes dans chaque site est donnée dans le tableau 28 ci-dessous.

Tableau 28. Les quinze espèces les plus abondantes dans les deux sites. D^{-ha} : nombre d'individus/ha, DR : densité relative, FR : fréquence relative et Sr : pourcentage d'occurrence.

Yoko					Uma				
Espèce	D^{-ha}	DR	FR	Sr	Espèce	D^{-ha}	DR	FR	Sr
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	21.38	5.38	0.78	34.62	<i>Diospyros boala</i>	22.56	5.64	2.12	91.67
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	16.46	4.14	1.47	65.38	<i>Anonidium mannii</i>	20.11	5.03	1.48	63.89
<i>Rinorea oblongifolia</i>	14.31	3.60	1.47	65.38	<i>Julbernardia seretii</i>	19.89	4.97	2.32	100
<i>Staudtia kamerunensis</i>	12.62	3.17	1.91	84.62	<i>Pancovia harmsiana</i>	19.67	4.92	1.93	83.33
<i>Grossera multinervis</i>	12.31	3.09	1.99	88.46	<i>Aidia micrantha</i>	18.44	4.61	2.06	88.89
<i>Cola griseiflora</i>	11.23	2.82	1.39	61.54	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	18.33	4.58	2.06	88.89
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	9.08	2.28	0.26	11.54	<i>Staudtia kamerunensis</i>	15.44	3.86	2.32	100
<i>Pycnanthus angolensis</i>	8.46	2.13	1.73	76.92	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	11.22	2.80	1.03	44.44
<i>Julbernardia seretii</i>	8.15	2.05	1.47	65.38	<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	10.67	2.67	1.86	80.56
<i>Aidia micrantha</i>	7.54	1.89	1.47	65.38	<i>Panda oleosa</i>	8.44	2.11	1.67	72.22
<i>Heisteria parvifolia</i>	7.54	1.89	1.30	57.69	<i>Pycnanthus angolensis</i>	8.00	2.00	1.99	86.11
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	7.38	1.86	1.47	65.38	<i>Drypetes sp</i>	7.89	1.97	1.93	83.33
<i>Anonidium mannii</i>	7.08	1.78	1.47	65.38	<i>Cynometra hankei</i>	7.44	1.86	1.61	69.44
<i>Drypetes likwa</i>	6.77	1.70	1.56	69.23	<i>Cola griseiflora</i>	5.33	1.33	1.29	55.56
<i>Zanthoxylum gillettii</i>	6.77	1.70	0.87	38.46	<i>Strombosia grandiflora</i>	5.11	1.28	1.67	72.22

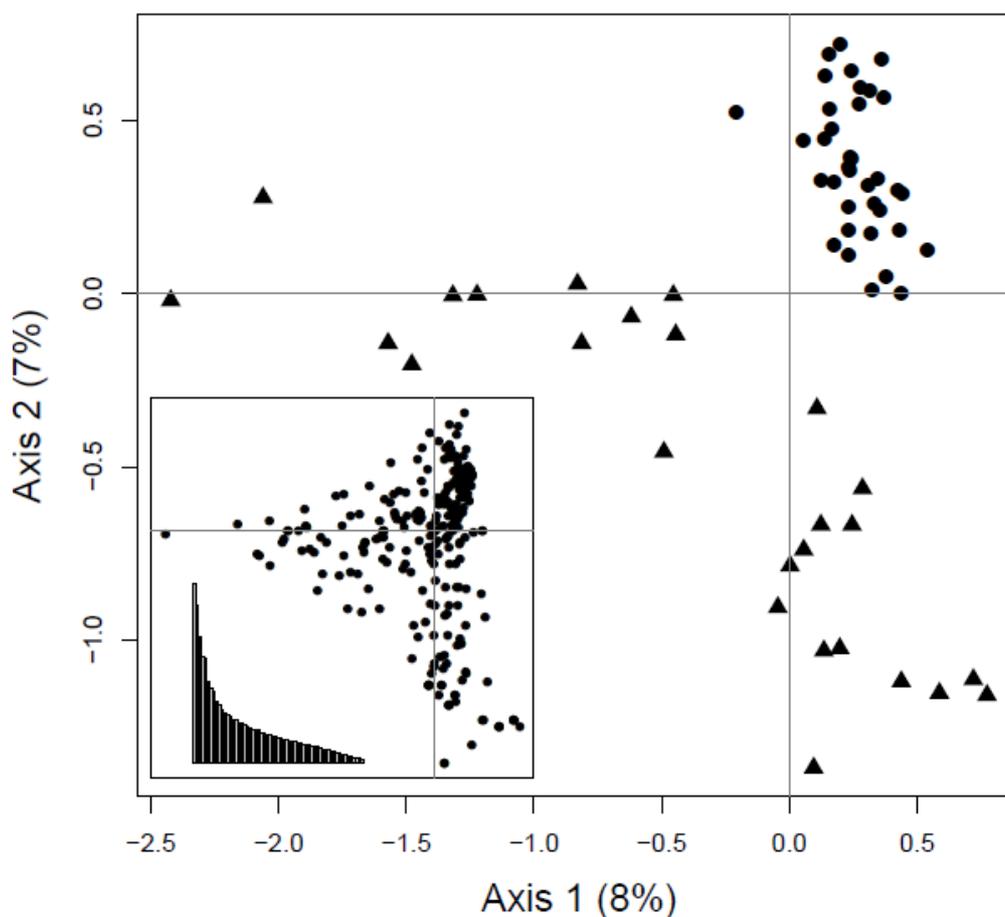


Figure 56. Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) : ordination des parcelles sur les axes 1 et 2 (horizontal-vertical) avec les données d'abondance des espèces. Rondes = parcelles d'Uma et triangles = parcelles de Yoko. A l'intérieur de la figure, le plan des espèces (points ronds) ainsi que l'histogramme des valeurs propres. Les deux premiers axes expriment 15 % de l'inertie totale.

Les deux premiers axes de l'AFC réalisée expriment globalement 15% de l'inertie totale en raison de 8% pour l'axe 1 et 7% pour l'axe 2 (Figure 56). Les valeurs propres et les pourcentages cumulés pour les quatre premiers axes sont présentés dans le tableau 29. L'analyse factorielle de correspondance montre une nette séparation entre les parcelles de Yoko de celles d'Uma. On remarque que les parcelles d'Uma forment un groupe homogène très compact témoignant une faible variabilité dans leurs compositions floristiques, alors que celles de Yoko sont plus dispersées, expression d'une grande variabilité de la composition floristique.

Tableau 29. Variance expliquée par les quatre premiers axes de l'AFC sur la matrice de 62 parcelles x 259 espèces.

Axes	1	2	3	4	Inertie totale
Valeurs propres	0,36	0,32	0,25	0,21	4.542
Pourcentage de variance cumulée	8,00	7,00	5,6	4,7	

VII.3.2. Ordination des variables édaphiques

Le tableau 30 ci-dessous compare les valeurs des propriétés édaphiques dans les deux sites de notre étude. Trois paramètres édaphiques diffèrent significativement entre les deux sites. Il s'agit des taux de sable, du pH et de limon qui ont montré des valeurs moyennes statistiquement différentes dans les deux sites. Les sols de Yoko sont plus sableux que les sols d'Uma qui, en revanche contiennent plus de limon que ceux de Yoko.

Tableau 30. Valeurs moyennes et écart-types des différentes variables édaphiques dans les deux sites étudiés. * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; n.s = non significative ; H test : test de Kruskal-Wallis.

Propriétés du sol	H test		sites	
	F	(P)	Yoko (N= 26)	Uma (N= 36)
Conductivité	2,05	n.s	49,65 ± 13,1	46,13 ± 17,07
Taux matière organique	1,63	n.s	6,7 ± 3,4	7,81 ± 3,65
Phosphore	0,07	n.s	15,43 ± 8,54	15,21 ± 5,82
pH	16,42	***	4,37 ± 0,45	4 ± 0,31
Taux d'argile	1,54	n.s	38,28 ± 17,11	33,71 ± 15,85
Taux de sable	6,44	*	57,8 ± 21,24	44,22 ± 12,19
Taux de Limon	24,26	***	3,8 ± 12,21	22,01 ± 13,95

Les deux premiers axes de l'ACP représentent 43,2% de l'inertie totale de la matrice des données parcelles x variables environnementales (figure 57). Le diagramme de l'ACP montre une corrélation inverse entre le taux d'argile et le taux du sable (séparés par l'axe 2 du plan factoriel). Le pH est corrélé aussi inversement avec le limon et la conductivité. L'axe 1 du plan sépare en fonction de la composition des variables édaphiques, les parcelles associées au pH des parcelles qui sont par contre corrélées au taux d'argile et au taux de la matière organique. L'axe 2 semble largement correspondre à un gradient de phosphore (P) observé sur les deux sites.

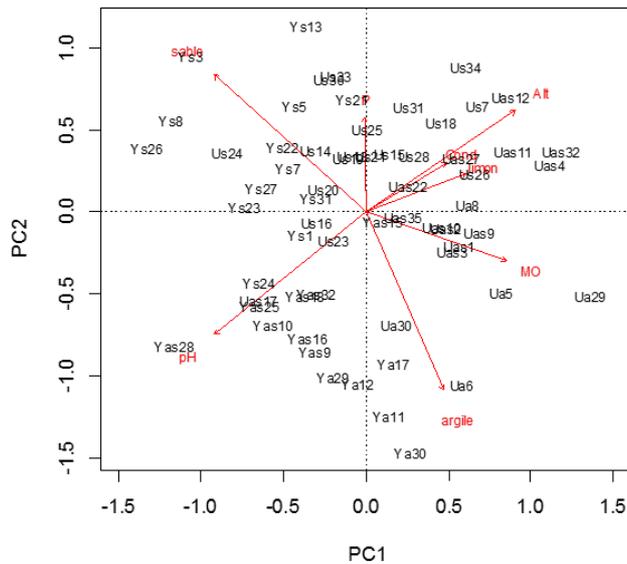


Figure 57. Ordination des parcelles x variables édaphiques par l'ACP. Les points de sondages sont représentés en noirs et les variables édaphiques en vecteurs rouges.

VII.3.3. Déterminisme édaphique sur la composition floristique

Les deux premiers axes de l'ACC expriment environ 10% de l'inertie totale. On observe une différence de composition floristique entre les deux sites pondérés par des variables édaphiques (figure 58). L'axe 1 expliquant 6,21% de la variance sépare les parcelles contenant le plus de limon des parcelles contenant le plus de sable avec un pH élevé. En revanche, l'argile contribue fortement à expliquer l'axe 2 (3,54% de la variance) qui discrimine les différences inter et intrasites.

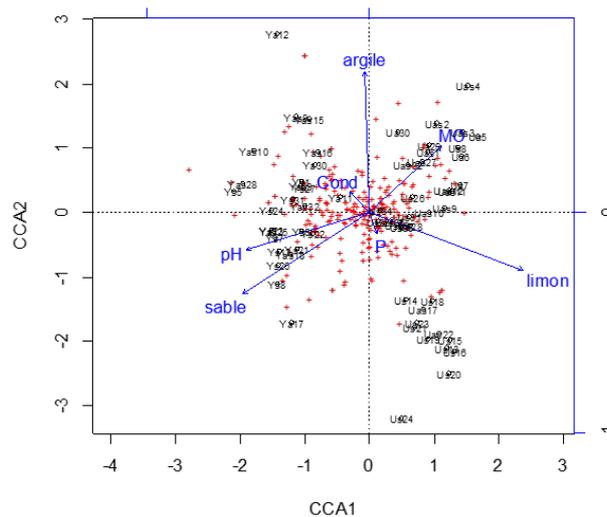


Figure 58. Plan factoriel 1-2 de l'ordination directe par l'Analyse canonique des correspondances. Les deux premiers axes expriment respectivement 6,21 et 3,54 % de l'inertie totale. Les croix rouges représentent les espèces d'arbres.

VII.3.4. Importance relative de la distance spatiale vs variation édaphique sur la composition floristique

La figure 60 ci-dessous montre l'évolution de la similarité floristique en fonction de la distance qui sépare les parcelles d'une part et les deux sites d'autre part ; les variations les plus importantes sont observées pour les parcelles distantes de plus de 60 km. Ces observations révèlent l'impact de la distance spatiale dans l'organisation ou la composition spécifique dans les forêts des environs de Kisangani. Que ce soit sur l'ensemble de jeu de données (figure 59a) ou sur le jeu de données de chaque type de sol (figures 59b et 59c), la similarité semble augmenter sensiblement entre les parcelles les plus proches géographiquement (à gauche de graphe) que sur les celles les plus éloignées (à droite de graphe). Comparée entre type de substrat, la baisse de la similarité semble être plus prononcée entre les parcelles sur argile que sur sol sableux. On observe donc une certaine tendance à la structuration de la diversité dans l'espace, correspondant ainsi à une autocorrélation spatiale de la composition floristique.

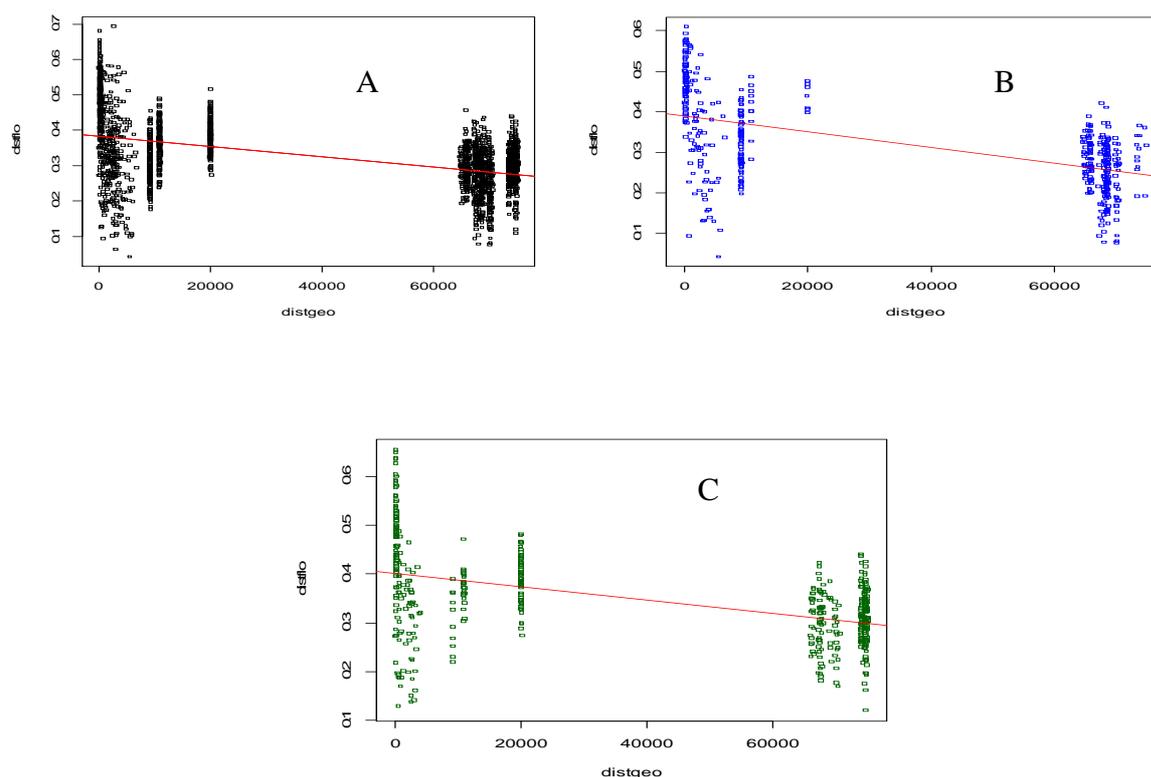


Figure 59. Variation de la similarité floristique en fonction de la distance géographique dans les deux sites sur sol généralement argileux. A = ensemble des données ; B = parcelles sur sol sableux et C = parcelles sur sol argileux.

En analysant le turnover spécifique, nous avons remarqué les effets conjugués de l'hétérogénéité environnementale et de la distance géographique dans la baisse de la similarité entre les parcelles en fonction de la distance qui les sépare. Les corrélations ont été mesurées entre les matrices suivantes :

Distance spatiale – similarité floristique,

Variables édaphique – similarité floristique,

Distance géographique – variables édaphiques.

Ces différentes analyses de corrélations montrent toutes des valeurs hautement significatives. La comparaison de la corrélation entre les matrices montre que celle-ci est plus élevée et significative dans la matrice Distance spatiale – similarité floristique. Ce qui suggère un impact très significatif de l'effet « spatiale » que « édaphique » sur le turnover spécifique (Tableau 31).

Tableau 31. Résultats de test de Mantel pour évaluer l'impact de variables écologiques et de la distance géographique. Les observations sont basées sur 999 permutations. (Dist veg : similarité floristique ; Dist géo : distance géographique ; Dist éco : similarité édaphique).

Corrélation	Statistique de corrélation de Mantel	p-value
Globale		
Dist veg – Dist éco	0.26	0.001
Dist veg – Dist géo	0.47	0.001
Dist éco – Dist géo	0.20	0.001
Sable		
Dist veg – Dist éco	0.34	0.001
Dist veg – Dist géo	0.56	0.001
Dist éco – Dist géo	0.26	0.001
Argile		
Dist éco – Dist géo	0.22	0.016
Dist veg – Dist géo	0.47	0.001
Dist éco – Dist géo	0.20	0.002
Nombre de randomisation		999

VII.4. Discussion

Le rôle du substrat et de la distance géographique dans l'organisation spatiale de la diversité spécifique des forêts denses de terre ferme des environs de Kisangani a été l'objet principal de ce chapitre. Notre attention s'est focalisée sur les compositions floristiques et leur variation (turnover) entre deux sites forestiers en fonction de l'hétérogénéité édaphique et de la distance géographique qui sépare les parcelles d'inventaire floristique.

VII.4.1. Composition et similarité floristique

Nous avons recensé au total, 259 espèces dont 52,5% (136 espèces) étaient communes aux deux sites d'étude. Le site de Yoko présente une plus grande richesse en espèces exclusives (73 espèces) que le site d'Uma (50 espèces). Les deux sites étudiés sont relativement riches en espèces d'arbres et partagent en commun la plupart des espèces abondantes. Ce constat corrobore Pitman et *al.*, (2001) et Ter Steege et *al.*, (2013) à propos de la distribution et de l'abondance des espèces d'arbres dans les forêts tropicales. Ces travaux ont relevé une hyperdominance régionale de certaines espèces d'arbres dans la forêt tropicale amazonienne.

L'analyse factorielle de correspondance (AFC) réalisée (figure 56) montre une nette séparation entre les parcelles de Yoko et celles d'Uma et témoigne ainsi de la différence de la composition floristique entre les deux entités forestières. La mise en évidence de la distribution des abondances spécifiques dans chaque site montre également que ces deux sites se distinguent notablement (Tableau 29). *Gilbertiodendron dewevrei*, *Scorodophloeus zenkeri*, *Rinorea oblongifolia*, *Staudtia kamerunensis* et *Grossera multinervis* sont très abondantes à Yoko ; tandis que, *Diospyros boala*, *Anonidium mannii*, *Julbernardia seretii*, *Pancovia harmsiana* et *Aidia micrantha* le sont à Uma. Pour de nombreux auteurs ayant caractérisé les forêts du bassin du Congo, comme Lebrun et Gilbert (1954), Vande weghe (2004) et Boyemba (2006), ces espèces sont abondantes et caractéristiques du stade climacique des forêts tropicales humides de la région.

De nombreux travaux ont déjà mis en évidence les différences de la richesse et de la composition floristique entre entités forestières dans les forêts tropicales à différentes échelles spatiales. Ainsi, plusieurs communautés végétales ont été décrites et continuent à être décrites dans plusieurs régions et dont la composition et la richesse spécifique varient entre elles (Lubini, 1982 ; Mandango, 1982 ; Schimtz, 1988 ; Kouka, 2000 ; Yongo, 2002 ; Belesi, 2009). Mosango (1990) et Nshimba (2008) ont démontré dans leurs études à l'échelle locale respective des îles Kongolo et Mbiye du fleuve Congo, que la richesse spécifique et la composition floristique locale variaient entre les différents groupements en présence. Hakizimana (2012), dans son étude sur la flore du Burundi a mis en évidence une faible similitude entre deux blocs forestiers pourtant géographiquement proches. Les mêmes observations ont été faites dans deux sites forestiers séparés de 11 km dans la forêt de Kakamega au Kenya (Fashing et Mwangi, 2004). Ces variations mettent en évidence la grande variabilité floristique entre les communautés étudiées, ce qui traduit l'hétérogénéité des forêts tropicales. Cette hétérogénéité floristique s'accompagnant parfois d'une variabilité structurale (Pierlot, 1966 ; Bouxin, 1977).

VII.4.2. Variation floristique : rôle relatif des variables environnementales

L'ordination directe par l'analyse canonique des correspondances (Figure 59) identifie clairement les patrons de la différenciation floristique entre les parcelles installées dans les deux sites. Sur base des propriétés granulométriques (argile, limon et sable), associées à quelques variables chimiques des sols de deux sites, on intercepte l'impact de l'hétérogénéité environnementale sur la similarité des parcelles et leur organisation spatiale. Trois groupes distincts correspondant chacun au type de sol et à la situation géographique se sont individualisés. Cela traduit bien l'hétérogénéité spatiale des variables édaphiques et de la composition floristique dans les forêts de nos deux sites. Dans cette différenciation floristique observée, le gradient texturale et de l'acidité du sol (pH du sol) semble être les facteurs environnementaux les plus importants en relation avec la composition floristique à l'échelle locale (entre les parcelles les plus proches) et à grande échelle (entre les parcelles les plus éloignées).

Le rôle des facteurs édaphiques dans la distribution spatiale d'abondance d'arbres des forêts tropicales est abondamment et longuement démontré et discuté dans le monde. Dans cette étude, nous n'avons pas rencontré *Scorodophloeus zenkeri* dans les parcelles d'Uma dont la moyenne du taux d'argile est significativement élevée par rapport aux parcelles de Yoko où l'espèce est abondante. En effet, cette espèce est reconnue comme caractéristique des formations semi-caducifoliées qui dominent les plateaux sablonneux à l'intérieur de la cuvette centrale (Lebrun et Gilbert, 1954). Le constat fait dans la région d'Uma sur la route Kisangani-Ituri (obs. pers.) montre plutôt un substrat caractérisé par une cuirasse latéritique et argileux. Vleminckx et al., (2015) en comparant l'abondance de quelques espèces entre les parcelles établies sur sol sableux et celles établies sur sol argileux à une fine échelle locale ont également noté une quasi absence de *Scorodophloeus zenkeri* dans les parcelles sur sol argileux à Yoko. Ce qui suggère que *S. zenkeri* est moins compétitive sur sol argileux. L'effet du type de sol sur la distribution des espèces d'arbres a été également rapporté par Harris (2002) qui a signalé l'abondance de *Triplochiton scleroxylon* sur le sol rouge et argileux de la réserve de Dzanga-sangha en République centrafricaine. Gartlan et al., (1986) et Sollins (1988) ont également signalé le rôle combiné du drainage et de la concentration du phosphore assimilable dans la distribution de certaines espèces végétales dans la forêt tropicale au Cameroun. Le rôle du pH et de la conductivité électrique a été noté dans l'étude sol-végétation (Jafari et al., 2003). Ter steege et

al., (2006) ont enfin, démontré comment la fertilité influence la distribution de certains arbres en Amazonie.

La variabilité exprimée par les variables édaphiques sélectionnées dans notre étude représente 10 % de la variance prise en compte par les variables environnementales. Une grande part de la variance reste donc non expliquée et suggère l'influence des autres facteurs dans l'explication de la composition floristique dans les forêts tropicales de notre région.

VII.4.3. Distance géographique et différenciation de niche: une mesure du turnover spécifique

Le processus d'isolement par la distance (*distance-decay*, en anglais) reflète comment la diversité est spatialement distribuée, ce qui doit être pris en compte dans la conservation et l'aménagement des populations d'espèces dans une communauté (Morlon et *al.*, 2008). Ce processus peut être le reflet de la capacité limitée de dispersion de la plupart des espèces d'arbres à diaspores lourdes (van der Burgt, 1997) ou du phénomène d'autocorrélation spatiale des variables environnementales exprimé par l'hétérogénéité spatiale (Tuomisto et *al.*, 2003 ; Hardy et Sonké, 2004 ; Palmer, 2005).

Les études écologiques impliquant l'impact de l'hétérogénéité environnementale et du processus de l'isolement par la distance dans la distribution spatiale des espèces végétales ont été conduites dans la majorité des forêts tropicales du monde. Ces études ont toutes comme objectif, la compréhension de l'écologie et des processus responsables de la diversité des espèces pour une meilleure planification de la gestion et d'aménagement de la biodiversité ainsi que des écosystèmes. Condit et *al.*, (2002) et Bohlman et *al.*, (2008) ont tous démontré dans leurs études que la diversité- β des espèces d'arbres dans les forêts tropicales des quatre pays du bassin amazonien (Brésil, Pérou, Panama et Equateur) diminuait entre les parcelles en fonction de la distance géographique (Figure 60). Dans les forêts d'Afrique centrale, Hardy et Sonké (2004) ont mis en évidence une structure spatiale agrégative de la plupart des espèces inventoriées dans des parcelles de la forêt dense du Dja au Cameroun (Figure 61). Ils ont montré que la probabilité que deux arbres sélectionnés aléatoirement dans un même habitat appartiennent à la même espèce décroît en fonction de la distance qui les sépare, mettant ainsi en évidence un impact de la limitation de la dispersion.

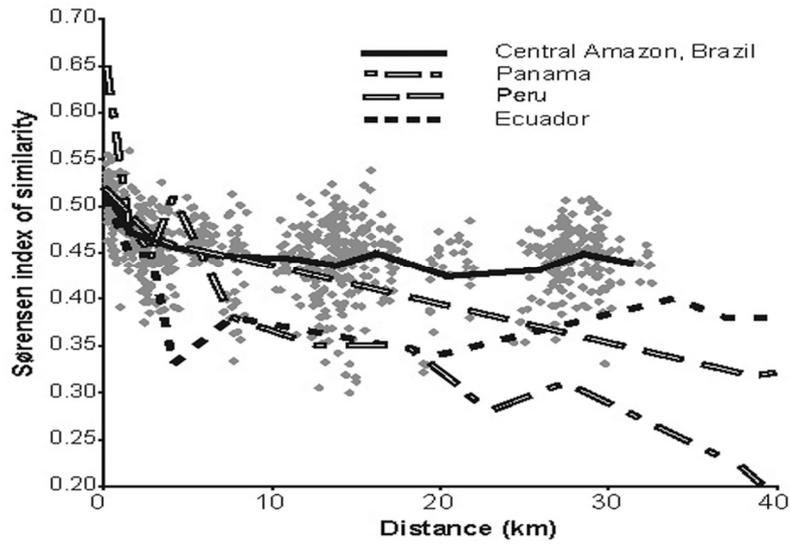


Figure 60. Exemple de l'isolement par la distance dans les forêts de terre ferme des pays du bassin amazonien (d'après Bohlman et al. 2008).

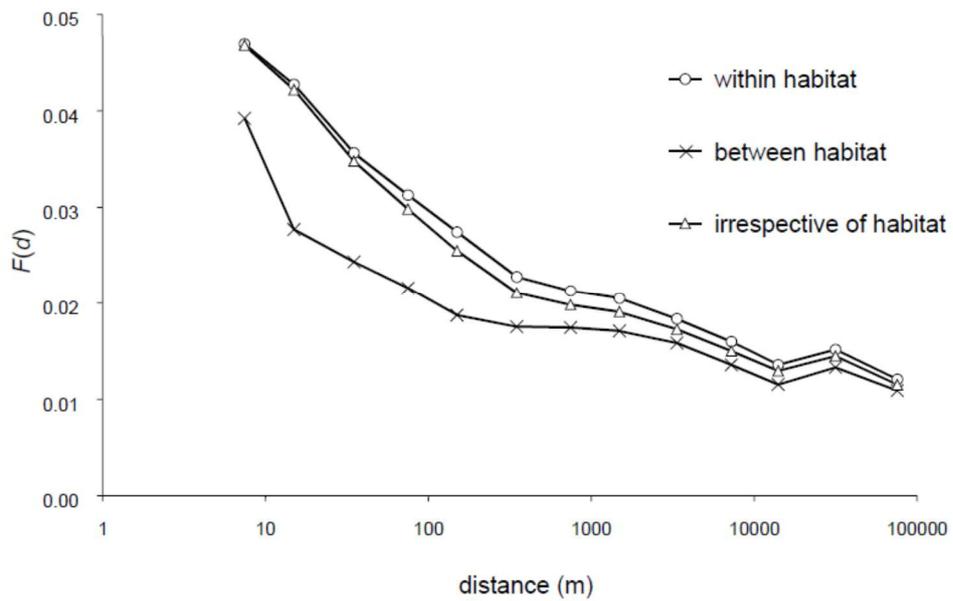


Figure 61. Exemple de l'effet de l'hétérogénéité d'habitat sur la similarité spécifique dans la forêt tropicale d'Afrique centrale (D'après Hardy et Sonké, 2004). $F(d)$ représente la probabilité que deux individus soient conspécifiques en fonction de la distance.

Conclusion partielle

Cette étude avait pour objectif de déterminer le rôle relatif du déterminisme édaphique et de la distance spatiale dans le changement de la composition spécifique (turnover) lequel processus peut être interprété comme le résultat de la niche écologique dans les forêts denses du nord-est de la cuvette centrale congolaise. Nous avons pu démontrer dans ce chapitre que les facteurs environnementaux et spatiaux agissent de manière conjuguée au turnover spécifique. A l'échelle locale c'est l'hétérogénéité environnementale qui structure les communautés végétales. Par contre, lorsque l'échelle spatiale dévient assez grande, l'autocorrélation spatiale dévient très importante et favorise l'implication de la distance spatiale dans le regroupement conspécifique.

Nous avons ainsi contribué à la compréhension de la structuration spatiale de la diversité spécifique d'arbres qui s'avère particulièrement importante dans le processus de la conservation et de l'utilisation soutenue de la biodiversité des forêts des environs de Kisangani dans le contexte général de leur aménagement durable. En effet, ces genres d'études sont importants pour plusieurs raisons. La mise en évidence des facteurs environnementaux dans la distribution est un outil indispensable pour améliorer la gestion des populations d'arbres en fonction de leur exigence de niche. Et la prise en compte de l'isolement géographique permet de mesurer la capacité d'une espèce d'arbre à se maintenir dans des conditions environnementales nouvelles (Bohlman et *al.*, 2008).

Chapitre VIII. Discussion générale

VIII.1. Analyse rétrospective des méthodes utilisées

VIII.1.1. Protocole d'inventaire et échantillonnage

Dans cette étude, la collecte des données a été réalisée sur base de la technique d'inventaire en plein. Classiquement, les dispositifs de collecte des données se sont intéressés au peuplement d'arbres de 10 cm de diamètre et plus. Cette valeur seuil a été choisie dans notre étude afin de rendre nos résultats comparables à ceux obtenus dans d'autres dispositifs en Afrique centrale (Doucet, 2003 ; Sonké, 2004 ; Gonmadje, 2012). Le choix de notre protocole fut établi sur la base d'un compromis entre la taille et le nombre d'unités d'échantillonnage. Il est vrai et en accord avec Blanc (1998) qu'une surface d'échantillonnage élevée améliore la qualité de la description d'une formation, mais limite forcément le nombre des formations à décrire et par conséquent, limite l'analyse de la variabilité des peuplements à une échelle large, principal objectif de notre étude. Dans ce sens, nous avons opté pour les petites surfaces (0,25 ha) pour l'étude de la variation de la diversité spécifique et les grandes surfaces (1 ha), pour l'analyse des groupements végétaux. Cependant, notre approche méthodologique présente un désavantage ; celui de minimiser l'information fournie par le sous-bois qui représente une part non négligeable de la diversité dans le cadre de la dynamique forestière (Phillips et *al.*, 2003 ; Senterre, 2005 ; Kouob, 2009).

VIII.1.2. Identification et nomenclature

Etudier la biodiversité d'une région nécessite la connaissance du nom de chaque espèce, en ce sens, l'identification est une des étapes clés dont la taxonomie sert de fondation. Ce travail d'identification a servi le socle sur lequel les analyses réalisées dans cette thèse se sont appuyées. Bien que le travail d'identification ait été réalisé sur le terrain par des botanistes locaux expérimentés et dont les connaissances exceptionnelles ont largement contribué à la qualité de ce travail, la constitution d'herbiers même avec du matériel stérile nous a permis d'atteindre la proportion de 93 % d'individus identifiés jusqu'à l'espèce, 6,7 % au niveau de genre et famille et 0,3 % restent indéterminés. Ces chiffres atteignent l'ordre de grandeur généralement documenté pour la plupart des travaux d'identification en Afrique centrale (Nshimba, 2008 ; Dauby, 2012). Nous avons donc visité l'Herbarium de Yangambi qui est la plus grande institution en la matière en RDC ; de l'Université Libre de Bruxelles (BRLU) mais aussi de l'Université de Kisangani pour la comparaison de la plupart de notre matériel avec celui de chacun de ces établissements.

VIII.1.3. Analyse de la diversité

L'analyse des données de la florule étudiée s'est focalisée sur les diversités taxonomiques (spécifique en particulier), sur leur variation et distribution spatiales et la différenciation des groupements, ainsi que sur l'impact des facteurs environnementaux sur cette structuration. Le choix des indices de diversité a été guidé par les caractéristiques des données dont nous disposons et par le souci de rendre comparables nos résultats avec ceux des autres auteurs afin de les replacer dans le contexte de l'Afrique centrale. C'est dans ce sens que l'indice tel que *alpha de Fisher* et l'estimateur non paramétrique $S_{(k)}$ ont été largement utilisés dans l'évaluation de la diversité spécifique pour faciliter les comparaisons. En effet, *alpha de Fisher* est un indice stable qui tient uniquement compte du nombre d'individus observés dans un peuplement (Magurran, 2004) et la richesse spécifique standardisée, $S_{(k)}$ est un estimateur non biaisé par la taille de l'échantillon et permet ainsi de comparer la diversité de deux échantillons de taille différente par un rééchantillonnage répété de k individus sur base de la formule de Hurlbert (1971). Les données issues de la littérature permettent actuellement de faire des comparaisons plus larges avec divers sites africains (Parmentier et *al.*, 2011 ; Gonmadje et *al.*, 2011 ; Dauby, 2012) en utilisant l'indice $S_{(50)}$. Les autres indices de la diversité locale couramment utilisés ont été également appliqués dans ce travail bien que souvent biaisés par l'effort d'échantillonnage suite à un nombre différent d'individus dans les différentes parcelles ou stations. C'est le cas de la richesse spécifique, les indices de Shannon et de Simpson qui dépendent le plus souvent de la structure du peuplement (Jost, 2007 ; Dauby et Hardy, 2011). Pour la diversité beta, nous avons privilégié respectivement les indices de Morisita-Horn et NNESS. Ces derniers nous ont permis d'évaluer le turnover spécifique en considérant respectivement les espèces abondantes et les espèces rares.

VIII.1.4. Variation de la composition floristique

Pour réaliser les analyses floristiques et mettre en lien la composition floristique et les facteurs environnementaux, nous avons créé des tableaux « parcelles x espèces » et « parcelles x variables ». Parmi les outils disponibles pour analyser ces genres des tableaux, les algorithmes d'analyses multivariées constituent un choix approprié pour explorer les relations entre la structure du peuplement et l'environnement (Kent et Coker, 1992 ; Legendre et Legendre, 1998). Ces analyses ont été utilisées il y a quelques années dans l'étude de la caractérisation de la végétation en RDC à la place des tableaux phytosociologiques classiques, notamment par Nshimba (2008), Lisingo (2009) et Amani (2011). Il existe une multitude de méthodes

d'analyses multivariées qui se résument en deux principales catégories : les *ordinations* et les *classifications* (pour plus de détail, nous recommandons de lire Legendre et Legendre, 1998). Bien que ces analyses multivariées permettent de rendre compte du degré d'affinité entre diverses communautés végétales, elles ont chacune d'entre elles une part de subjectivité. A cet effet, il appartient alors, selon Senterre (2005), à l'utilisateur de choisir la méthode qui convient le mieux et qui donne des résultats escomptés en tenant compte des observations et des réalités du terrain.

Pour cette étude, nous avons fait usage de l'Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) pour étudier le gradient floristique ; de l'Analyse en Composante Principale (ACP) pour établir des liens entre les variables environnementales et enfin, l'Analyse Canonique de Correspondance (CCA) dans le but de déterminer la part explicative des variables environnementales dans la variabilité floristique.

En ce qui concerne spécifiquement la CCA, la définition des variables environnementales est une étape cruciale. Il existe un grand nombre des paramètres environnementaux mesurables sur le terrain, il s'agira ainsi de faire un bon choix et cela dépend des objectifs poursuivis et des moyens logistiques dont on dispose. De manière générale, dans les études de caractérisation de la végétation à grande échelle l'on recommande les paramètres facilement observables sur le terrain et dont l'échantillonnage ne ralentit pas la collecte des données floristiques elles-mêmes (Senterre, 2005).

La variation spatiale de la composition floristique (diversité bêta) peut être liée à la variation environnementale mais peut être également le résultat de la capacité de dispersion limitée des espèces. La détection de l'autocorrélation spatiale des abondances des espèces entre parcelles à différentes échelles permet de visualiser la diversité bêta. S'il existe une autocorrélation spatiale, celle-ci peut être effectivement le résultat de la dispersion limitée, mais aussi de la structuration spatiale de l'environnement. Ainsi, au cours de ce travail, nous avons appliqué l'indice de similarité de Morosita-Horn (Hardy, 2009) et estimé sa variation entre les parcelles en fonction de la distance qui les sépare.

VIII.2. Retour sur les résultats obtenus

Les différents résultats obtenus dans cette étude permettent de comprendre un peu mieux l'organisation spatiale des peuplements d'arbres dans la cuvette centrale congolaise qui, par rapport aux peuplements similaires d'Afrique centrale atlantique ou d'Amérique et d'Asie tropicales restent sous-étudiés. Deux niveaux d'analyse ayant été considérés pour cela : celui de la comparaison de la richesse en arbres et de la structure du peuplement dans les différents blocs forestiers et celui de l'influence des paramètres édaphiques sur les patrons de la composition floristique des peuplements.

L'étude sur la structure spatiale de la richesse spécifique et de la variabilité floristique a permis d'appuyer la grande richesse en arbres dans les forêts du Secteur forestier central en général et le District centro-oriental de la Maïko en particulier (Ndjele, 1988). Elle a permis également de relever les affinités floristiques entre les forêts mixtes et monodominantes dans chaque site où celles-ci se développent. Et l'étude des corrélations entre les paramètres environnementaux et la végétation nous a démontré le rôle déterminant de la texture du sol et de certaines propriétés chimiques du sol dans l'organisation spatiale de la diversité floristique des peuplements d'arbres.

VIII.2.1. Affinités floristiques entre les sites et les peuplements forestiers

VIII.2.1.1. Richesse et diversité spécifique

Le peuplement d'arbres en étude dans ce travail est aussi riche et diversifié, avec 382 espèces appartenant à 194 genres et 50 familles. Globalement, cette diversité reste faible par rapport à celles des autres forêts d'Afrique Centrale Atlantique (ACA) principalement du Gabon (Doucet, 2003 ; Dauby, 2012), du Cameroun (Sonké, 1998 ; Tchouto, 2004 ; Gonmadje et *al.* 2011) et de la Guinée Equatoriale (Senterre et *al.*, 2004) et plus riche que celles du Congo-Brazzaville situées dans le centre de la cuvette centrale (Kouka, 2000). Mais la diversité locale moyenne, exprimée par l'indice α de Fisher ne s'écarte pas de la moyenne reconnue pour l'Afrique centrale ($\alpha = 27.7$; Parmentier et *al.*, 2007).

En ce qui concerne notre région d'étude, les sites les plus diversifiés localement et proches floristiquement sont ceux de Yoko et d'Uma situés tous au sud de notre zone d'étude aux environs de Kisangani. Par contre les sites de Rubi-tele et de la RFO en Ituri situés au nord, bien que floristiquement proches sont moins diversifiés. Les forêts mixtes sont globalement

plus diversifiées que les forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei*. A la RFO par contre, l'importance des espèces rares augmente la diversité de la forêt monodominante au point de concurrencer la richesse de la forêt mixte adjacente. Ce qui n'est pas le cas dans les autres sites de notre région et au Cameroun (Kouob, 2009 ; Peh, 2009). La variation dans la composition floristique des forêts monodominantes entre les quatre sites de notre région suggère des échanges floristiques avec les forêts mixtes.

VIII.2.1.2. Composition floristique et structure de peuplement

L'Approche à grande échelle des forêts denses humides de basse et moyenne altitude se base couramment sur l'analyse de la composition floristique ou de la distribution des abondances de la strate arborescente (Pitman et al., 1999 ; Réjou-Méchain et al., 2011 ; Fayolle et al., 2014). Cette strate a été souvent privilégiée car mieux adaptée aux études à grandes échelles (Réjou-Méchain et al., 2008) mais aussi du fait que les indicateurs le plus utilisés pour caractériser les forêts denses de terre ferme sont avant tout structurels (Gillet, 2013).

Après avoir recherché à *posteriori* les espèces indicatrices (avec le programme IndVal) pour les différents types forestiers individualisés dans ce travail (chapitre III, tableaux 8 et 9), le cortège d'espèces indicatrices dans les forêts denses de la partie nord-est de la cuvette centrale se différencie de celui décrit par Sonké (1998) et Kouob (2009) dans les forêts denses de basse et moyenne altitude du sud-est camerounais ; du nord de la République du Congo (Gillet, 2013) et du centre de Gabon (Doucet, 2003) ; toutes situées dans la région Guinéo-Congolaise. Cependant, on peut noter les éléments communs dont certaines à tendance grégaire ci-après : *Gilbertiodendron dewevrei*, *Scorodophloeus zenkeri*, *Julbernardia seretii*, *Cynometra alexandri*, *Staudtia kamerunensis*, *Diospyros iturensis*, *Strombosiopsis tetrandra*, *Coelocaryon preussii*, *Irvingia gabonensis* et *Celtis tessmannii*.

Quant au cortège floristique caractéristique des forêts à *Gilbertiodendron dewevrei*, il a été analysé de manière singulière par Sabongo (2015) dans trois sites dans les régions de Kisangani et de l'Ituri en RDC. Ce travail a démontré l'existence de trois communautés différentes sur le plan de composition floristique correspondant aux dominantes locales de chaque site, qui présentent par ailleurs un fond floristique commun constitué des espèces telles que : *Julbernardia seretii*, *Cola griseiflora*, *Anonidium mannii*, *Pancovia harmsiana* et *Staudtia kamerunensis*. Nos inventaires révèlent cependant la présence de quelques espèces abondantes des forêts mixtes qui ont montré une corrélation positive avec la dominance de *G. dewevrei*

dans les forêts monodominantes. Il s'agit de *Pancovia harmsiana* et *Cynometra alexandri* (site de la RFO), *Julbernardia seretii* et *Diospyros crassiflora* (site de Rubi-Tele), *Anonidium mannii* (site d'Uma) et *Cola griseiflora* et *Grossera multinervis* (site de Yoko). Ce qui permet d'observer un changement dans la composition des espèces accompagnatrices de *Gilbertiodendron dewevrei* en fonction des dominantes locales de chaque site. Ceci conforte l'hypothèse selon laquelle le cortège qui accompagne *G. dewevrei* change en fonction des sites (Hart, 1985 ; Gillet, 2013 ; Sabongo, 2015). Toutefois, il se rapproche toujours comme nous l'avons démontré dans ce travail du fond floristique de la forêt mixte adjacente.

VIII.2.2. Déterminisme environnemental des patrons de compositions spécifiques

Dans les chapitres V, VI et VII, nous avons démontré que la composition d'espèces d'arbres dans l'espace peut être induite par la variation des caractéristiques édaphiques, mettant ainsi un accent supplémentaire du rôle de la niche écologique dans les regroupements des espèces en communautés, un sujet peu documenté dans la cuvette centrale congolaise (Vleminckx, 2015).

Même en faisant usage d'un petit nombre de variables, le déterminisme édaphique a été clairement détecté au niveau des peuplements d'arbres, que ce soit à l'échelle locale où les événements stochastiques sont plus importants (Chase, 2014) qu'aux échelles méso-locale et paysagère où la distance géographique joue un rôle prépondérant dans la structuration des communautés (Hardy et Sonké, 2004 ; Palmer, 2005 ; Morlon et *al.*, 2008).

Les pourcentages de la variance floristique expliquée par les variables édaphiques valent 66,2 %, 32 % et 10 % respectivement pour les communautés à l'échelle locale, méso-locale et paysagère. Ces résultats montrent que le pourcentage de la variance augmente en restreignant l'échelle d'observation. Ceci reflète en fait, un effet limitant de la distance spatiale sur la prédictibilité édaphique des patrons de la composition floristique des peuplements.

Avec les pourcentages obtenus dans ce travail, il n'est pas possible de comparer nos résultats avec ceux d'autres auteurs. En effet, d'après Senterre (2005) la variance expliquée augmente en fonction du nombre et de la nature des variables environnementales prises en compte ainsi qu'en fonction de la résolution (nombre de fois qu'une variable est mesurée par unité de surface). La plupart des travaux impliquant les facteurs environnementaux dans la structuration spatiale des communautés végétales ont montré des valeurs très variables de pourcentage de la variance expliquée. Dans son étude sur les déterminants écologiques de la flore des inselbergs, Parmentier (2003) a obtenu une valeur de 29 % de la variance expliquée par 8 variables

environnementales à une échelle régionale en Afrique centrale atlantique. Quant à Senterre (2005), il obtenait 27 % avec seulement 4 variables. Réjou-Méchain et *al.*, (2008) ont relevé également une valeur faible d'environ 10 % pour les peuplements d'arbres au sud de la République centrafricaine.

Le faible pourcentage de l'inertie exprimée par les variables environnementales est très commun dans les forêts tropicales (Réjou-Méchain, 2009). D'autres travaux effectués surtout dans les forêts néotropicales, à une échelle spatiale large font également mention d'impact des facteurs environnementaux, principalement édaphiques sur la composition floristique avec une faible variance expliquée par ces facteurs (Sabatier et *al.*, 1997 ; Clark et *al.*, 1999 ; Couteron et *al.*, 2003). Cependant, à en croire Réjou-Méchain (2009) cette apparente faible variance exprimée ne signifie pas que l'environnement ne détermine pas la composition spécifique des communautés d'arbres.

VIII.2.3. La texture du sol : un déterminant majeur de la composition des espèces

Parmi les principaux grands facteurs limitant la distribution spatiale des espèces dans les forêts tropicales de basse altitude, l'on reconnaît de manière générale la température qui joue sur le processus d'évapotranspiration des végétaux, la précipitation, les fluctuations climatiques du passé, les caractéristiques édaphiques ainsi que la concurrence entre les espèces (Veenendaal et *al.*, 1996).

Cependant, puisque la température et les précipitations présentent une faible amplitude dans l'ensemble de la cuvette centrale congolaise (Sys, 1960), il est vraiment difficile de percevoir leurs effets sur la distribution des peuplements d'arbres dans cette région.

Dans cette étude, nous nous sommes concentrés principalement sur la texture du sol pour analyser son impact sur la structuration des communautés d'arbres dans le District phytogéographique de la Maïko. La texture du sol exerce évidemment un effet sur la composition floristique des peuplements. En dehors de la texture, nous avons également examiné certaines propriétés chimiques du sol, bien que très limitées en termes des variables. Il a été observé dans cette étude qu'à l'échelle locale, en plus de la texture, le phosphore, la matière organique et la conductivité électrique ont eu un effet très important dans le regroupement des espèces dans la réserve forestière de Yoko, alors qu'à l'échelle paysagère seul, le pH concourt avec la texture à la discrimination des communautés.

L'hétérogénéité édaphique induite par les caractéristiques texturales du substrat a déjà été relevée dans plusieurs études comme moteur de la variation spatiale de la distribution des communautés d'arbres dans la forêt tropicale. Des variations à une fine échelle locale ont été rapportées par Vleminckx et *al.*, (2015) dans la réserve forestière de Yoko (RDC).

Conclusion générale et perspectives

1. Conclusion

La forêt dense humide de basse altitude du bassin nord-est de la Cuvette Centrale Congolaise est connue pour sa grande diversité en espèces d'arbres. La difficulté dans la définition typologique de ce milieu forestier repose dans les variations incessantes observées dans sa composition floristique dues à une grande hétérogénéité spatiale. Du point de vue floristique, plusieurs études sur cette forêt ont eu à établir localement sa composition, sa structure et l'abondance des principaux taxons. En dépit du fait que cette quantification ait apportée plusieurs éclaircissements sur la dynamique des peuplements d'arbres et qu'elle ait en outre permis de mieux connaître la flore de la région, il a été rarement prises en compte les aspects relatifs à la variation spatiale de sa diversité d'un site à l'autre et à l'impact des conditions environnementales sur cette distribution.

Nous avons dans cette thèse cherché à analyser d'une part, comment cette diversité varie d'un site à l'autre, tout comme d'un type forestier à l'autre ; et d'autre part, mettre en évidence les facteurs environnementaux explicatifs de cette variation dans les différents blocs forestiers du nord-est du bassin congolais.

Trois objectifs spécifiques étaient poursuivis dans cette thèse :

- Evaluer la diversité floristique des arbres et comparer la richesse spécifique des peuplements dans quelques blocs forestiers ;
- Etudier les liens et la variabilité floristiques de deux types forestiers (monodominants et mixtes) et
- Evaluer l'impact de l'hétérogénéité environnementale (principalement les propriétés édaphiques) et de la distance géographique sur la composition floristique et le turnover d'espèces aux échelles locale, méso-locale et régionale.

Sur le plan richesse et diversité floristique, les forêts étudiées sont aussi riches en espèces d'arbres. Nous avons noté une variation dans la structure spatiale de la richesse spécifique et de la composition floristique dans les différents blocs forestiers. Celle-ci est principalement due à la nature spécifique des peuplements étudiés mais aussi de l'hétérogénéité environnementale très marquée dans les blocs les plus diversifiés localement. La richesse spécifique n'est

cependant pas très élevée par rapport aux forêts d'Afrique centrale atlantique ou d'Amérique du sud. Mais avec une forte diversité due à un déséquilibre entre d'une part, très peu d'espèces abondantes et d'autre part un grand nombre d'espèces rares ou peu fréquentes, ces forêts remplissent bien les caractéristiques des écosystèmes tropicaux. Les endémiques « Guinéo-congolaises » représentent plus de 90 % des espèces. Il a été démontré qu'il existe dans la cuvette centrale une forte variabilité entre la forêt hétérogène et la forêt monodominante qui s'exprime aussi bien au niveau structural qu'au niveau floristique.

Sur le plan de la composition floristique, les résultats obtenus ont permis une mise en évidence certes limitée en termes de la variance expliquée mais statistiquement significative des propriétés physico-chimiques du sol sur la composition en espèces d'arbres. A l'échelle locale nous avons ressorti une différence floristique bien marquée entre le sol sableux et le sol argileux. Nous avons démontré aux échelles méso-locale et du paysage que le turnover spécifique était également influencé par l'hétérogénéité spatiale des variables édaphiques liées à la distance géographique qui sépare les entités floristiques. Nos résultats suggèrent donc l'impact du déterminisme édaphique dans la structuration spatiale des communautés d'arbres au sein de la cuvette centrale congolaise.

La conclusion générale de cette thèse soutient donc que les caractéristiques édaphiques sous le couvert des forêts denses humides contribuent de manière significative à l'organisation spatiale d'espèces d'arbres, mais ces effets dépendent le plus souvent du contexte environnemental et de l'échelle spatiale d'observation.

2. Perspectives

Même si les objectifs poursuivis dans cette étude ont été globalement atteints, toutes les questions sur l'organisation spatiale de la diversité végétale et de l'impact des facteurs environnementaux sur cette organisation n'ont pas été pour autant abordées et approfondies dans le cadre de cette thèse.

Pour ce travail, nous nous sommes principalement focalisé sur les peuplements d'arbres qui constituent la composante la plus importante d'une forêt. La prise en compte de la diversité du sous-bois forestier et des lianes permettra d'améliorer notre connaissance dans l'évaluation de la richesse spécifique globale et la dynamique successionnelle de ces forêts.

Il sera également important, en vue d'améliorer et d'augmenter la part de la variance floristique expliquée, d'investiguer de manière approfondie d'autres variables environnementales non prises en compte dans le cadre de cette étude (microclimat forestier, intensité de perturbation, anthropisation ancienne, etc.). Tous ces facteurs pris ensemble permettront de mieux comprendre l'organisation de la structure de la végétation et d'en préciser sa variabilité.

Une meilleure valorisation des forêts de la cuvette centrale congolaise passe également par l'installation et la multiplication des parcelles permanentes, à l'instar du dispositif de l'Ituri afin de documenter la dynamique naturelle des populations d'arbres et d'estimer les stocks de carbone dans les différents types forestiers dans le cadre de la promotion de la REDD+ en RDC.

Enfin, **ce qui nous préoccupe au plus haut point**, c'est d'envisager des travaux basés sur la phylogénie et la phylogéographie des espèces d'arbres de la cuvette centrale congolaise. Ils permettront de mieux comprendre comment les espèces se sont différenciées au cours de l'évolution. Les questions liées à la structure phylogénétique des communautés offre des perspectives très intéressantes en termes de compréhension des phénomènes de filtrages environnementaux (Hardy et Senterre, 2007), notamment en couplant ce type d'approche avec une approche basée sur les traits fonctionnels (Réjou-Méchain, 2009).

Références bibliographiques

- Ackerly, D.D., 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 164: 165-184.
- Alexandre, D.Y., 1998. Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de la Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 34 : 47-72.
- Alonso, D., Etienne, R.S. et McKane, A.J., 2006. The merits of neutral theory. *Trends Ecol. Evol.* 21 : 451-457.
- Amani, Y.I.C., 2011. Vegetation patterns and role of edaphic heterogeneity on plant communities in semi-deciduous forest from Congo basin. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 262 p.
- Angu, A.K., Oyono, P.R., Lescuyer, G., Feintrenie, L., Achu, R.S., Endamana, D., Mvondo, S.A., Eyebé, A.J., Walters, G., Le Bel, S., Fargeot, C., Tsanga, R. et Kiyulu, J. 2014. Les sociétés rurales et les pratiques d'utilisation multiple des terres : perception des projets de conservation et de développement dans le cadre des systèmes d'utilisation multiple des terres en Afrique centrale, in De Wasseige et al. Édés « Les forêts du bassin du Bongo, Etat des forêts 2013 », pp 241-268.
- Apema, A. K., 1995. Synthèse phytosociologique des végétations aquatique et semiaquatique du Zaïre. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 736 p.
- APG III. 2009., An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161 : 105–121.
- Ashton, P.S. et Brunig, E.F., 1975. The variation of tropical moist forest in relation to environmental factors and its relevance to land-use planning. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft*, 109: 59-86.
- Aubreville, A., 1957. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Bois et Forêts des Tropiques*, 57 : 23-27.
- Aubréville, A., 1970. Vocabulaire de biogéographie appliquée aux régions tropicales. *Adansonia* (Sér. 2) 10 p.
- Aveling, C., 2010. Le patrimoine mondial dans le bassin du Congo. Centre du patrimoine mondial de l'UNESCO. 64 p.
- Baize, D., 2000. Guide des analyses en pédologie. Techniques et Pratiques. *INRA*, Paris, 254 p.

- Baker, T. R., Burslem, D. F. R. P. et Swaine, M. D., 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19(2): 109-125.
- Baraloto, C., Morneau, F., Bonal, D., Blanc, L. et Ferry, B., 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four neotropical tree genera. *Ecology*, 88(2): 478-489.
- Barbaro, L., 1999. Dynamique agro-écologique des communautés de pelouses sèches calcicoles du Vercors méridional. Thèse de doctorat, Université Joseph Fournier de Grenoble I, 180 p.
- Barthès, B., 1991. Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)*, 46 (4): 303-320.
- Basnet, K., 1992. Effect of topography on the pattern of trees in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) dominated rain forest of Puerto Rico. *Biotropica*, 24: 31-42.
- Bhattarai, K.R. et Vetaas, O.R., 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 327-340.
- Beina, D., 2011. Diversité floristique de la forêt dense semi-décidue de Mbaïki, République centrafricaine : étude expérimentale de l'impact de deux types d'intervention sylvicole, Thèse de doctorat, Université de Picardie Jules Verne, 218 p.
- Belesi, H., 2009. Etude floristique, phytogéographique et phytosociologique de la végétation du Bas-Kasaï en République Démocratique du Congo. Thèse de doctorat, Université de Kinshasa, 565 p.
- Biloso, M.A., 2008. Valorisation des produits forestiers non ligneux des plateaux de Bateke en périphérie de Kinshasa (RD Congo). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 167 p.
- Blanc, L., Flores, O., Molino, J-F., Gourlet-Fleury, S., Sabatier, D., 2003. Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Revue forestière française*, 55: 131-146.
- Blanc, L., 1998. Les formations forestières du Parc National de Cat Tien (Viêtnam) : caractérisation structurale et floristique, étude de la régénération naturelle et de la dynamique successionnelle. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1, 206 p.

- Blundo, C., Malizia, L.R., Blake, J.G. and Brown, A.D., 2012. Tree species distribution in Andean forests : influence of regional and local factor. *Journal of Tropical Ecology*, 28 : 83-95.
- Bohlman, S.A., William F.L., Laurance, S.G., Nascimento, H.E.M, Fearnside, P.M et Andrade, A., 2008. Importance of soils, topography and geographic distance in structuring central Amazonian tree communities. *Journal of Vegetation Science*, 19(6): 863-874.
- Boutique, R., 1951. Flore du Congo Belge et du Rwanda-Urundi. Spermatophytes. *Annonaceae*. Vol.II, *Publ. I.N.E.A.C.*, pp 256-390.
- Bouxin, G., 1977. Structure de la strate arborescente dans un site de la forêt de montagne du Rwanda (Afrique centrale). *Vegetatio*, 33 (2/3) : 65-78.
- Born, C. 2007. Diversité génétique et dynamique des forêts d'Afrique centrale : une étude multi-échelle de la structure génétique d'un arbre pionnier, *Aucoumea klaineana*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 79 p.
- Boyemba, B., 2006. Diversité et régénération des essences forestières exploitées dans les forêts des environs de Kisangani (RDC). Mémoire de DEA, Université Libre de Bruxelles, 101 p.
- Boyemba, B., 2011. Ecologie de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 166 p.
- Bray, J.R., et Curtis, J.T., 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27 (4): 325-349.
- Bruand, A., 1990. Improved prediction of water-retention properties of clayey soils by pedological stratification. *Journal Soil Sciences*, 41: 491-497.
- CARPE, 2005. Les forêts du bassin du Congo: Evaluation préliminaire. http://carpe.umd.edu/products/PDF_Files/FOCB_APrelimAssess.pdf.
- Chase, J.M., 2003. Community assembly: When should history matter? *Oecologia*, 136: 489-498.
- Chase, J.M., 2014. Spatial scale resolves the niche *versus* neutral theory debate, *Journal of vegetation science*, 25: 319–322.
- Chase, J.M. et Leibold, M. A., 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago, IL, US.
- Chase, J. M., et Myers J. A., 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 366: 2352–2363.

- Chave, J., 2000. Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale. *Ann. Phys. Fr.* 25, n°6: 1-184.
- Chave, J., 2004. Natural theory and community ecology. *Ecology letters*, 7: 241-253.
- Chave, J. et Leigh, E.G., 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theor. Pop. Biol.*, 62: 153–168.
- Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Denslow, J. S. and Guariguata, M. R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of NE Costa Rica. Pp. 285-309 in Dallmeier, F. et Comiskey, J. A. (eds.), *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies*. Parthenon Publishing, Paris. 671 pp.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of ecology and systematic* 31 : 343-346.
- Chesson, P., et Warner, P., 1981. Environnemental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 117 (6): 923-943.
- Chuyong, G.B., David, K., Harms, K.E., Ducan W.T., Condit, R. et Comita L.S., 2011. Habitat specificity and diversity of tree species in an African wet tropical forest. *Plant Ecology*, 212:1363–1374.
- Clark, D. B., Clark, D. A et Read, J. M., 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86: 101-112.
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A., 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80: 2662–2675.
- Colyn, M., 1991. L'importance géographique du bassin du fleuve Zaïre pour la spéciation: le cas des Primates simiens. *Ann. Sci. Zool. Mus.*, 264: 1-250.
- Condit, R., Foster, R.B., Hubbell, S.P., Sukumar, R., Leigh, E.G., N., M., Loo de Lao, S., LaFrankie, J.V., et Ashton, P.S., 1998. Assessing forest diversity on small plots: calibration using species-individual curves from 50-ha plots. In: Dallmeier, J.A. (Eds.). *Forest biodiversity research, monitoring and modeling. Conceptual background and old world case studies*, The Parthenon publishing group, 247-266.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R., Nunez, V., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., H.C., M.-L., Losos, E., Hubbell, S., 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- Condit, R, Ashton P, Baslev H, Brokaw N, Bunyavejchewin S, Chuyong G, Co L, Dattaraja HS, Davies S, Esufali S, Ewango CEN, Foster R, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hernandez C, Hubbell S, John R, Kenfack D, Kirakiprayoon S, Hall P, Hart T, Itoh A, LaFrankie J, Liengola I, Lagunzad D, Lao S, Losos E, Magard E, Makana J,

- Manokaran N, Navarette H, Mohammed Nur S, Okhubo T, Pérez R, Smaper C, Hua Seng L, Sukumar R, Svenning JC, Tan S, Thomas D, Thomson J, Vallejo M, Villa Muñoz G, Valencia R, Yamakura T, Zimmerman J. 2005. Tropical tree alpha-diversity: results from a worldwide network of large plots. *Biol Skr*, 55: 565–582.
- Condit, R., Engelbrecht, M.J.B., Pinob, D., Pérez, D. and Turnera, D., 2013. Species distributions in response to individual soil nutrients and seasonal drought across a community of tropical trees, *PNAS Early Edition*, 1-5.
- Cornelissen, T., Stiling, P. and Drake, B., 2003. Elevated CO₂ decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species. *Global Change Biology*, 10: 27-36.
- Colwell, R.K. et Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions* 345: 101-118.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, Version 8.0. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Couteron, P., Pelissier, R., Mapaga, D., Molino, J.F., and Teillier, L. 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172 : 89-108.
- Curtis J.T. et McIntosh R.P., 1950. The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31: 434-455.
- Dallmeier F., Kabel M. et Rice R. 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest. In : Dallmeier F. (ed.). Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. MAB Digest 11. UNESCO, Paris, 11-46.
- Dauby G. et Hardy O.J. 2011. Sampled-based estimation of diversity sensu stricto by transforming Hurlbert diversities into effective number of species doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06860.x 34: 001–012, 2011 *Ecography*.
- Dauby, G. 2012. Structuration spatiale de la diversité intra- et interspécifique en Afrique centrale. Le cas des forêts gabonaises. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 249 p.
- De Cáceres, M., 2013. How to use the indicpecies package (ver. 1.7.1), Centre Tecnològic Forestal de Catalunya, Spain, 29 p.
- De Heinzelin, J. 1952. Sols, paléosols et désertifications anciennes dans le secteur nord-oriental du bassin du Congo. *Publ. I.N.E.A.C.* coll. in 4°: 168 p.
- Desclée, B., Mayaux, P., Hansen, M., Lola, A.P., Sannier, C., Mertens, B., Häusler, T., Ngambou, R.S., Poilve, H., Gond, V., Rahm, M., Haarpaintner, J. et Kibambe, J.P.L.

2014. Evolution du couvert forestier du niveau national au régional et Moteurs de changement, in De Wasseige et al. Édés « Les forêts du bassin du Bongo, Etat des forêts 2013 », pp 21-46.
- Devred, R. 1958. La végétation forestière du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. *Bull. Soc. Roy. For. Belg.*, 65 (6) : 409- 468.
- Donis, C. 1948. Essai d'économie forestière au Mayumbe. *Publ. INEAC*, Sér. scient. n° 37, 92 pp.
- Doucet, J-L., 2003. L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre de Gabon. Thèse de doctorat, Faculté universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, 323 p.
- Droissart, V. 2009. Etude taxonomique et biogéographique des plantes endémiques d'Afrique centrale atlantique : le cas des Orchidaceae. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 247 p.
- Dufrêne, M. et Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning, J. C. et Wright, S. J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295 : 636-637.
- Evrard, C. 1968. Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la cuvette centrale Congolaise. *Publ. INEAC*, Sér. Sc. 110 : 295 p.
- Eriksson, O et Jakobsson, A. 2000. Recrutement trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*, 13 : 411-423.
- Fashing, P.J. et Mwangi, G., 2004, Spatial variability in the vegetation structure and composition of an east African rain forest. *African Journal of ecology* 9 :189-197.
- Favrillon, V., Gourlet-Fleury S., Bar-Hen A. and Dessard, H., 1998. Parcelles permanentes de recherche en forêt dense tropicale humide. Eléments pour une méthodologie d'analyse des données. CIRAD-Forêt, 67 p.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., Mortier, F., Swaine, M., Réjou-Méchain, M., Doucet, J.L., Fauvet, N., Cornu, G. et Gourlet-Fleury, S. 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *PLoS ONE* 7(8) : e42381. doi:10.1371/journal.pone.0042381.
- Fayolle, A., Michael, D. Swaine, Jean-François Bastin, Nils Bourland, James A. Comiskey, Gilles Dauby, Jean-Louis Doucet, Jean-François Gillet, Sylvie Gourlet-Fleury, Olivier J. Hardy, Ben Kirunda, François N. Kouamé and Andrew J. Plumptre. 2014. Patterns of tree species composition across tropical African forests, *Journal of Biogeography* doi:10.1111/jbi.12382.

- Flores, O. 2005. Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise: les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 231 p.
- Fonty, E. 2011. Étude de l'écologie du *Spirotropis longifolia* DC Baill. (Leguminosae-Papilionoideae) : Espèce monodominante dans les forêts de Guyane française, Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 208 p.
- Fournier, F., et Sasson, A., 1983. *Ecosystème* : Structure, Fonctionnement, Evolution. Collection d'écologie 21, Masson Paris, 2^{ème} édition, 447 p.
- Freestone, A. L. et Harrison, S. 2006. Regional enrichment of local assemblages is robust to variation in local productivity, abiotic gradients, and heterogeneity. *Ecology Letters* 9 (2) : 95–102.
- Gartlan, S., Newbery, D.M., Thomas D.W. et Waterman P.G., 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest reserve, Cameroon. *Vegetatio* 65: 131-148.
- Garibaldi, C., Niesto-Ariza, B., Macia, M-J. et Cayuela, L. 2014. Soil and geographic distance as determinants of floristic composition in the Azuero Peninsula (Panama). *Biotropica* 46 (6): 687-695.
- Geerinck, D., 2014. Flore d'Afrique centrale (République démocratique du Congo-Rwanda-Burundi). [44], Ericaceae, Jardin Botanique de Meise, Belgique, 31 p.
- Gentry, H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gentry, H. 1988. Changes in Plant Community Diversity and Floristic Composition on Environmental and Geographical Gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75 : 1-34.
- Gérard, P. 1960. Etude de la forêt dense à Gilbertiodendron dewevrei dans la Région de l'Uélé. *Publ. INEAC, Sér. Sc.* 87:1-159.
- Germain, A. et Evrard, C., 1956. Etude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*. *Publ. I.N.E.A.C., Série Scient.* 65: 105p.
- Gillet, F. 2000. La phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique, Université de Neuchâtel, 68 p.
- Gillet, J-F. 2013. Les forêts à Marantaceae au sein de la mosaïque forestière du nord de la République du Congo: Origines et modalités de gestion. Thèse de doctorat, Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech, 194 p.

- Gilbert, G. et Troupin, G. 1951. Flore du Congo Belge et du Rwanda-Urundi. Spermatophytes. Myristicaceae. Vol.II, *Publ. I.N.E.A.C* pp 390-399.
- Gilson, P., Van Wambeke, A. et Gutzwiller, R. 1956. Carte des sols et de la végétation du Congo belge et du Ruanda-Urundi. Notice explicative de la carte des sols et de la végétation. 6, Yangambi, Planchette 2, Yangambi. *Publ. I.N.E.A.C* 35 p.
- Gonmadje, C. F., Doumenge, C., Mckey, D., Tchouto, G. P. M., Sunderland, T. C. H., Balinga, M. P. B. et Sonké, B. 2011. Tree diversity and conservation value of Ngovayang's lowland forests, Cameroon. *Biodiversity and Conservation* 12:2627–2648.
- Gonmadje, C.F. 2012. Diversité et biogéographie des forêts d'Afrique atlantique: le cas du massif de Ngovayang (Cameroun). Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 280 p.
- Gonzalez, H. M. A. 2009. Etude de diversité spécifique et phylogénétique de communautés de plantes ligneuses en Afrique tropicale. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, 267 p.
- Gotelli, N. J. et Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4: 379–391.
- Guillaumet, J.L. et Kahn, F. 1979. Description des végétations forestières tropicales. Approche morphologique et structurale. *Candollea*, 34(1): 109-131.
- Greene, D. et Johnson, E. 1994. Estimating the mean annual seed production of trees. *Ecology* 75 (3) : 642-647.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Bot. Rev.* 52, 107–145.
- Hakizimana, P. 2012. Analyse de la composition, de la structure spatiale et des ressources végétales naturelles prélevées dans la forêt dense de Kigwena et dans la forêt claire de Rumonge au Burundi. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 247 p.
- Hall, J.B et Swaine, M.D. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest: Forest vegetation in Ghana; Junk, W., The Hague éd. 383 p.
- Hall, J. S., McKenna, J. J., Ashton, P. M. S. et Gregoire, T. G. 2004. Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology* 85(8): 2171-2183.
- Hallé, F. et Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, Masson et Cie, 178 p.

- Hamilton, A.C. 1989. African forests. In: Tropical rain forest ecosystems: Biogeographical and Ecological Studies (Ecosystems of the world 14B). Leith, H. et Werger, M.J.A. (eds), Elsevier, Amsterdam, pp. 155-182.
- Hardy, O. et Sonke, B. 2004. Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon: assessing the role of limited dispersal and niche differentiation. *Forest Ecology and Management* 197 (1/3): 191-202.
- Hardy, O., 2009. BiodivR 1.1. A program to compute indices of species diversity within sample and species similarity between samples using rarefaction principles to reduce sampling bias. <http://www.ulb.ac.be/sciences/ecoevol/biodivr.html>
- Harms, K. E., Condit, R., Hubbell, S.P., et Foster, R.B. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* 89 (6): 947-959.
- Harris, D. J. 2002. Vascular plants of the Dzanga-Sangha Reserve, Central African Republic., *Scripta Botanica Belgica* 23: 274 p
- Hart, T. B. 1985. The ecology of a single-species-dominant forest and a mixed forest in Zaire, Africa. Thèse de doctorat, Michigan State University, East Lansing, 215 p.
- Hart, T.B., J.A. Hart et P.G. Murphy. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist* 133: 613-633.
- Hart, T.B., 2007. Evaluation de l'état de conservation du Domaine de chasse de Rubitele. Inventaires fauniques, contexte historique et recommandations pour assurer la conservation du site en rapport avec la réhabilitation de la Route Nationale 4. Rapport AGRECO, projet PRO-ROUTES, 41 p.
- Hawthorne, W. 1996. Holes and the sums of parts in Ghanaian forest: regeneration, scale and sustainable use. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. *Biological Sciences* 104:75-176.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology* 61: 237-249.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree Dispersion, Abundance, and Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science* 203:1299-1309.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monograph in population biology. Princeton university Press, Oxford, 375 p.
- Hubbell, S.P. et Foster, R.B. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (eds.). Tropical Rain Forest Ecology and Management. Blackwell Scientific Publication, Oxford, U.K, pp 25-41.

- Hurlbert, S.H. 1971. The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative parameters. *Ecology* 52, 577-586.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, pp. 415-427.
- Hutchinson, G. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* 95: 137-147.
- Jabot, F., Etienne, R.S. et Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117 : 1308-1320
- Jafari, M., Chahouki, Z., Tavili, A. and Azarnivand, H. 2003. Soil-Vegetation relationships in Hoz-e-Soltan region of Qom province, Iran. *Pakistan Journal of Nutrition* 2 (6): 329-334
- Jamoneau, A. 2010. Relation entre les diversités α , β et γ de la flore vasculaire des fragments forestiers inclus dans les paysages agricoles contrastés. Thèse de doctorat, Université de Picardie Jules Verne, 217 p.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–528.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F. et Van Tongeren O.F.R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, 299 p.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88, 2427-2439.
- Jurasinski, G, Retzer V et Beierkuhnlein C. 2008. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* 159, 15-26.
- Kahindo, M. 2011. Potentiel en Produits Forestiers Autres que le Bois d'œuvre dans les formations forestières de la région de Kisangani. Cas des rotins *Eremospatha haullevilleana* De Wild. et *Laccosperma secundiflorum* (P. Beauv.) Kuntze de la Réserve Forestière de Yoko (Province Orientale, RD Congo). Thèse de doctorat, Université de Kisangani, 269 p.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kent M. et Coker P., 1992. Vegetation description and analysis. A practical approach. John Wiley et Sons, Chichester, UK., 363 p.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at molecular level. *Nature* 217 : 624-626.

- Kombebe, B. 2004. Diagnostic de la fertilité des sols dans la cuvette centrale congolaise. Cas des séries Yangambi et Yakonde. Thèse de doctorat, Faculté universitaire des sciences agronomiques de Gembloux, 424 p.
- Koponen, P., Nygren, P., Sabatier D., Rousteau ,A. and Saur, E. 2004. Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology* 173(1) : 17-32.
- Kneitel, J. M. and Chase, J. M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69-80.
- Kouka, L.A. 2000. Recherches sur la flore, la structure et la dynamique des forêts du Parc National D'Odzala (Congo-Brazzaville). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 488 p.
- Kouob, B, S. 2009. Organisation de la diversité végétale dans les forêts matures de terre ferme du sud-est Cameroun. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 188 p.
- Kumba, S., Nshimba, H., Ndjele, L., De Cannière, C., Visser, M. et Bogaert, J. 2013. Structure spatiale des trois espèces les plus abondantes dans la Réserve Forestière de la Yoko, Ubundu, République démocratique du Congo. *Tropicultura* 31 (1) : 53-61.
- Lande, R., DeVries, P. J. and Walla, T. R. 2000. When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos* 89: 601- 605.
- Laurance, WF, Alonso A, Lee, M. and Campbell, P. 2006. Challenges for forest conservation in Gabon, central Africa. *Futures* 38 : 454-470.
- Lebrun, J. 1936. La forêt équatoriale congolaise. *Bull. Agr. Congo belge* 27 (2) : 163- 193.
- Lebrun, J. 1947. La végétation de la plaine alluviale au Sud du Lac Edouard. Inst. Parcs nat. Congo belge, Mission J. Lebrun, T.1 et 2, 800 p.
- Lebrun, J. et Gilbert, G. 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC*, Série Sc. N° 63 : 89 p.
- Lebrun, J-P et Stork, A. L. 1991, 1992, 1995, 1997. Enumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Villes de Genève. 4 volumes.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7: 601-613
- Leigh, E.G. et Loo De Lao S., 2000. Fisher's Alpha: measuring tree diversity. *Center for Tropical Forest Science* 7-12.

- Leigh, E.G., Davidar P., Dick C.W., Terborgh J., Puyravaud J.P., Ter Steege H. et Wright S.J., 2004. Why do some tropical forests have so many species of trees? *Biotropica* 36(4): 447-473.
- Lejoly, J. 1995a. Biodiversité des ligneux dans le transect d'ALAT-MAKAY dans la Réserve de faune du Dja (Cameroun), Projet Ecofac, AGRECCO-CTFT, Bruxelles, 95 p.
- Lejoly, J. 1995b. Utilisation de la méthode de transects en vue de l'étude de la biodiversité dans la zone de conservation de la forêt de NGOTO (Rép. Centrafricaine). Projet Ecofac, Agrecco-C.T.F.T, Bruxelles, 114 p.
- Lejoly, J., 1996. Synthèse régionale sur la biodiversité végétale des ligneux dans les six sites du projet Ecofac en Afrique Centrale. Projet Ecofac, Agrecco CTFT, Bruxelles, 81 p.
- Lejoly, J., Ndjele, M-B. et Geerinck, D. 2010. Catalogue-flore des plantes vasculaires des districts de Kisangani et de la Tshopo (RD Congo). *Taxonomania* 30 : 1-308.
- Legendre P. et Legendre L. 1998. Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling, 20, Elsevier Science B.V., Amsterdam, 853 p.
- Léonard, J. 1952. Flore du Congo Belge et du Rwanda-Urundi. Spermatophytes. Caesalpiniaceae. Vol. III, *Publ. I.N.E.A.C* pp 234-554.
- Letouzey, R. 1982. Manuel de botanique forestière, Afrique tropicale. Tome 1 botanique générale. Centre technique forestier tropical, 461p.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G. S. et Peralta, R. 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. et Hartshorn, G. S. 1996. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology* 84:137-152.
- Lisingo, W.L., 2009. Typologie des forêts denses des environs de Kisangani par une méthode d'analyse phytosociologique multistrate. Mémoire DEA, Faculté des Sciences, Université de Kisangani, 91 p.
- Lomba B. L. et Ndjele M.-B., 1998. Utilisation de la méthode de transect en vue de l'étude de la phytodiversité dans la Réserve de Yoko (Ubundu, R.D. Congo. *Annales de la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani* (11) : 35-46.
- Lomba, B. 2007. Biodiversité des ligneux dans la Réserve forestière de Yoko, Mémoire DES, Faculté des Sciences, Université de Kisangani, 60 p.
- Lomba, B. 2011. Système d'agrégation et structures diamétriques en fonction des tempéraments de quelques essences dans les dispositifs permanents de Yoko et Biaro (Ubundu, Province orientale, R.D. Congo), Thèse de doctorat, Université de Kisangani, 239 p.

- Lubini, A. 1982. Végétation messicole et post culturale de Kisangani et de la Tshopo (Haut - Zaïre). Thèse de Doctorat, Université de Kisangani, 489 p.
- Lubini, A. 1997. La végétation de la Réserve de la biosphère de Luki. *Opera Bot. Belg.*, 10: 155 p.
- Lyagabo, K. 2012. Contribution à l'étude structurale comparative de 3 peuplements de la forêt d'Uma (Ubundu, Province Orientale), Mémoire DEA, Faculté des Sciences, Université de Kisangani, 36 p.
- MacArthur, R. et Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell, 256 p.
- Makana, J.-R. 1999. Forest structure, species diversity and spatial patterns of trees in Monodominant and mixed stands in the Ituri Forest, Democratic Republic of Congo. Mémoire de Master, Oregon State University, 118 p.
- Makana, J-R, Terese BH, Liengolaa I, Ewango C, Hart JA, et al. 2004. Ituri forest dynamics plots, Democratic republic of Congo. In: Losos EC, Leigh Jr. EC, editors Tropical forest diversity and dynamism. Chicago: University of Chicago Press, pp 492–505.
- Maley, J. 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Paleoecol Afr* 18: 307–334.
- Maley, J. 1996. Le cadre paléoenvironnemental des refuges forestiers africains: quelques données et hypothèses. In: L.J.G. van der Maesen et al. (eds.) The Biodiversity of african plants. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 519-535.
- Maley, J. 2002. A catastrophic destruction of African forests about 2,500 years ago still exerts a major influence on present vegetation formations. *Bulletin Inst. Development Studies* 33, 13-30.
- Maley, J. 2003. Synthèse sur l'histoire de la végétation et du climat en Afrique central au cours du Quaternaire récent. In A. Froment et J. Guffroy (eds.). Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales : actes du séminaire-atelier. Paris, IRD, 53-75.
- Mandango, M. 1982. Flore et végétation des îles du fleuve de Zaïre dans la Sous-Région de la Tshopo (Haut-Zaïre). Thèse de doctorat, Université de Kisangani, 425 p.
- Maréchal, C., Valérie, C., Cocquyt, C., Dauby, G., Dessein, S., Ian D-H., Dupain, G., Fischer E., Obang, DH., Groom, Q., Henschel, P., Jeffery, KJ., Korte, L., Lewis, SL., Luhunu, S., Maisels, F., Melletti, M., Ngoufo, R., Ntore, S., Palla, F., Scholte, P., Sonké, B., Stévert, T., Stoffelen, P., Van den Broeck, D., Walters, G et Williamson EA. 2014. Conservation et gestion de la Biodiversité in Les Forêts du Bassin du Congo. Etat des

- forêts 2013. Eds : de Wasseige C., Flynn J., Louppe D., Hiol F., Mayaux Ph.-2014. Weyrich. Belgique, 328 p.
- Masiala, G., 2009. Analyse d'une zone de contact de la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard avec la forêt semi-caducifoliée dans la réserve de la Yoko nord (RDC). Mémoire DEA. Faculté de sciences, Université de Kisangani, 103 p.
- Mayaux, P., Defourny, P., Devers, D., Hansen, M., Duveiller, G. 2006. Cartographie et évolution du couvert forestier en Afrique centrale. Les forêts du bassin du Congo. Etats des forêts 2006.
- Mayr, E. et O'Hara, R.J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40, 55-67.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Mark, B., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., Mac Cain, C.M., Mac Cune, A.R., Mac Dade, L.A., Mac PEEK, M.A., Thomas J. Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. and Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10, 315-331.
- Mirkka, M.J., Tuomisto, H., Clark, D.B et Olivas P. 2006. Effets of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation of floristic variation in rainforest ferns. *Journal of Ecology* 94: 191-195.
- Molino, J.F. et Sabatier D. 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294: 1702-1704.
- Mosango, M. 1990. Contribution à l'étude botanique et biogéochimique de l'écosystème forêt en région équatoriale (île Kongolo, Zaïre). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 442 p.
- Morlon, H., Chuyong, G., Condit, R., Hubbell, S., Kenfack, D., Thomas, D., Valencia, R., and Green, J.L. 2008. A general framework for the distance–decay of similarity in ecological communities, *Ecology Letters* 11: 1–14.
- Morley, R.J. 2000. Origin and Evolution of Tropical Rain Forests. John Wiley et Sons, Chichester.
- Morneau, F. 2007. Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française), Thèse de doctorat, Ecole de Génie Rural, des Eaux et Forêts, France, 241 p.
- Myers, N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- Newbery, D. M. et Proctor, J. 1984. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak IV. Associations between tree distribution and soil factors. *Journal of Ecology* 72: 475-493.
- Newbery, D. M.C.C., Gartlan, J. S., Mckey, D. B. et Waterman, P. G. 1986. The influence of drainage and soil phosphorus on the vegetation of Douala-Edea Forest reserve, Cameroun. *Vegetatio* 65: 149-162.
- Newbery, D. M., I. J. Alexander, D. W. Thomas, and J. S. Gartlan. 1988. Ectomycorrhizal rain-forest legumes and soil phosphorus on Korup National Park, Cameroon. *New Phytologist* 109: 433-450.
- Ndjele, M.B. 1988. Les éléments phytogéographiques endémiques dans la flore vasculaire du Zaïre. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 528 p.
- Nshimba, S.M. 2005. Etude floristique, écologique et phytosociologique des forêts inondées de l'île Mbiye à Kisangani, (R.D.Congo), Mémoire DEA, Université Libre de Bruxelles, 101 p.
- Nshimba, S.M. 2008. Etude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, R. D. Congo. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 272 p.
- Oksanen, J. 2013. Vegan: an introduction to ordination. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/method/vegantutor>.
- Oldeman R.A.A., 1989. Dynamics in tropical rain forests. In: Hom-Nielsen L.B. et al. (eds.). Tropical forests, botanical dynamics, speciation and diversity. *Academic Press London* 3-21.
- Oldeman, A.A. 1990. Forests: elements of silvology. Springer-verlag Berlin, Heidelberg, Germany, 624 p.
- Oliveira-Filho, A.T., et Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32(4b): 793-810.
- Oliveira-Filho, A.T., Curi, N., Vilela, A., et Carvalho, D.A. 2001. Variation in tree community composition and structure with changes in soil properties within a fragment of semideciduous forest in south-eastern Brazil. *Edinb. J. Bot* 58 (1): 139-158.
- Orme, CDL, Davies RG, Burgess M, et al. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature* 436 : 1016-1019.
- Palmer, M. 1994. Variation in species Richness-Towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29 (4): 511-530.

- Palmer, M. W. 2005. Distance decay in an old-growth neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 16: 161-166.
- Parmentier, I. 2003. Etude de la végétation des inselbergs de la forêt dense d'Afrique centrale atlantique. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 93 p.
- Parmentier, I., Stévant, T. et Hardy, O. 2005. The inselberg flora of atlantic central Africa. I. Determinant of species assemblages. *Journal of Biogeography* 32: 685-696.
- Parmentier, I., Malhi, Y., Senterre, B., Whittaker, R.J., Alonso, A., Balinga, M.P.B., Bakayoko, A., Bongers, F., Chatelain, C., Comiskey, J.A., Cortay, R., Kamdem, M.N.D., Doucet, J.L., Gautier, L., Hawthorne, W.D., Isembe, Y.A., Kouame, F.N., Kouka, L.A., Leal, M.E., Lejoly, J., Lewis, S.L., Nusbaumer, L., Parren, M.P.E., Peh, K.S.H., Phillips, O.L., Sheil, D., Sonke, B., Sosef, M.S.M., Sunderland, T.C.H., Stropp, J., Ter Steege, H., Swaine, M.D., Tchouto, M.G.P., van Gemerden, B.S., van Valkenburg, J., and Woll, H. 2007. The odd man out? Might climate explain the lower tree alpha-diversity of African rain forests relative to Amazonian rain forests? *Journal of Ecology* 95: 1058-1071.
- Parmentier, I., Harrigan, R. J., Buermann, W., Mitchard, E. T. A., Saatchi, S., Malhi, Y., Bongers, F., Hawthorne, W. D., Leal, M. E., Lewis, S. L. and others. 2011. Predicting alpha diversity of African rain forests: models based on climate and satellite-derived data do not perform better than a purely spatial model. *Journal of Biogeography* 38:1164–1176.
- Peh, K.S-H. 2009. The Relationship between Species Diversity and Ecosystem Function in Low- and High-diversity Tropical African Forests. Thèse de doctorat, University of Leeds, 218 p.
- Pélissier, R. 1995. Relation entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard – Lyon I, 236 p.
- Pélissier, R., Dray, S. and Sabatier D. 2002. Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology* 162: 142-156.
- Pélissier, R., et Couteron, P. 2007. An operational, analytical framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology* 95: 294-300.
- Pélissier, R., Couteron, P. et Hardy, O. 2010. Organisation spatiale de la diversité des arbres des forêts tropicales aux échelles régionales: enjeux méthodologiques et application. *Tropical forest ecology*, IRD, p 149-163.

- Phillips, O.L., Martínez, R.V., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Chuspe, Zans, M.-E., Sánchez, W.G., Peña Cruz, A., Timaná, M., Yli-Halla, M. and Rose, S. 2003. Efficient plot-based floristic assessment of tropical forests. *Journal of Ecology* 19: 629-645.
- Pierlot, R. 1966. Structure et composition de forêts denses d'Afrique Centrale, spécialement celles du Kivu. Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer, Classe des Sciences naturelles et médicales, N.S., XVI-4, Bruxelles, 367 p.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R. and Nunez, P. 1999. Tree species distributions in an Upper Amazonian Forest. *Ecology* 80 (8): 2651-2661.
- Pitman, N.C.A., Terborgh, J.W., Silman, M.R., Nunez, P., Neill, D.A., Ceron, C.E., Palacios, W.A., and Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology*, 82: 2101-2117.
- Plana, V. 2004. Mechanisms and tempo of evolution in the African Guineo-Congolian rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series Biological Sciences* 359: 1585-1594.
- Potts, M. D., Ashton, P. S., Kaufman, L. S. and Plotkin, J. B. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83(10): 2782-2797.
- Poulsen, A.D., Hafashimana, D., Eilu, G., Liengola, I.B., Ewango, C.E.N. et Hart, T.B. 2005. Composition and species richness of forest plants along the Albertine Rift, Africa. *Biol. Skr.* 55: 129-143.
- Poulsen, A. D., H. Tuomisto, et H. Balslev. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38: 468–478.
- Prévost, M-F., et Sabatier, D. 1993. Variations spatiales de la richesse et de la diversité du peuplement arboré en forêt guyanaise, Actes du colloque international de Phytogéographie tropicale. Paris, 263-276.
- Puig, H., 2001. Diversité spécifique et déforestation : l'exemple des forêts tropicales humides du Mexique. *Bois et Forêts des Tropiques* 268 (2) : 41-56.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18: 200-205
- Raven, P.H., Johson, G.B., Losos, J.B., et Sing, S.S., 2007, Biologie, De Boeck Université, Louvain la neuve, Belgique, 1250 p.
- Reitsma, J.M. 1988. Végétation forestière du Gabon. The Tropenbos Foundation. Ed. The Netherlands, 142 p.

- Réjou-Méchain, M., Péliissier, R., Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasi, R. and Thompson J.D. 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology* 24: 663-674.
- Réjou-Méchain, M. 2009. Origines de la structuration spatiale des communautés d'arbres en forêt tropicale. Approches multi-échelles en Afrique centrale. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 214 p.
- Réjou-Méchain, M., Flores O., Bourland, N., Doucet, JL., Fétéké, RF, Pasquier, A. and Hardy, OJ. 2011. Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of Ecology* 99(6): 1373–1381.
- Richards, P.W. 1952. The rain forest, an ecological study. Cambridge University Press, 450 p.
- Richards, P.W. 1996. The Tropical Rainforest, An ecological study, 2nd edn, Purseglove, J.W. 1975. *Raffia* palms. In ELBS and Longman (ed.), Tropical monocotyledons. Volumes 1 and 2 combined, pp: 439-440. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235 (4785): 167–171.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7 (1): 1-15.
- Robyns, W. 1958. Flore du Congo belge et du Rwanda Urundi. Tableau analytique des Familles. *Publ. INEAC*. Bruxelles, 69 p.
- Rollet, B. 1974. L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaines ; Paris, CTFT, 298 p.
- Rondeux, J. 1999. – La mesure des arbres et des peuplements forestiers. Presse universitaire de Gembloux, Belgique, 521 p.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prévost, M.-F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M. et Curmi, P., 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131: 81-108.
- Sabongo, Y. 2015. Etude comparative de la structure et de la diversité des forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard des régions de Kisangani et de l'Ituri (R.D.Congo). Thèse de doctorat, Université de Kisangani, 173 p.
- Sanderson, E.W., Redford, K. H., Vedder, A., Coppolillo, P. B et Ward, S. E. 2002. A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and Urban Planning* 58, 41–56.

- Schmitz, A. 1988. Révision des groupements végétaux décrits du Zaïre, du Rwanda et du Burundi. *Annales Sciences économiques, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren*, 315 p.
- Senterre, B. 2005. Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Belgique. 345 p.
- Sosef, M. 1994. Refuge Begonias: taxonomy, phylogeny and historical biogeography of *Begonia* sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rain forest refuges in Africa. *Wageningen Agricultural University Papers* 94 :1-306.
- Sollins, P., 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest : Does soil matter ? *Ecology* 79(1): 23-30.
- Sonké, B. 1998. Etudes floristiques et structurales des forêts de la Réserve de Faune du Dja (Cameroun). Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 276 p.
- Sonké, B. et Lejoly, J. 1998. Biodiversity study in Dja Fauna Reserve (Cameroon): using the transect method. In: C.R. Huxley, J.M. Lock et D.F. Cutler (eds.) *Chorology, Taxonomy and Ecology of the Floras of Africa and Madagascar*, Royal Botanic Gardens, Kew, 171-179
- Sonké, B. 2004. Forêts de la réserve du Dja (Cameroun), études floristiques et structurales. *Scripta Botanica Belgica*, vol 32, 144 p.
- Svenning, J.C., Kinner, D.A., Stallard, R.F., Englebrect, B.M.J. and Wright, S.J. 2004. Ecological determinism in plant community structure a cross a tropical forest landscape. *Ecology* 85 (9): 2526-2538.
- Sokpon, N. 1995. Recherches écologiques sur la forêt dense semi-décidue de Pobé au Sud-Est du Bénin: groupements végétaux, régénération naturelle et chute de litière. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, 350 p.
- Sys, C., 1960. Carte des sols et de la végétation du Congo Belge et du Rwanda-Burundi. Notice explicative de la carte des sols du Congo Belge et du Rwanda-Burundi. *Publ. I.N.E.A.C.*, Bruxelles, 84 p.
- Tchouto, M.G.P. 2004. Plant diversity in central African rain forest. Implications for biodiversity conservation in Cameroon. Thèse de doctorat, Wageningen University, Wageningen, 204 p.
- Tchouto, M. G. P., De Boer, W. F., De Wilde, J. J. F. E. and Van der Maesen, L. J. G. 2006. Diversity patterns in the flora of the Campo-Ma'an rain forest, Cameroon: do tree species tell it all? *Biodiversity and Conservation* 15: 1353-1374.

- Tchouto, M. G. P., de Wilde J. J. F. E., de Boer WF., van der Maesen LJG. and Cleef AM. 2009. Bio-indicator species and Central African rain forest refuges in the Campo-Ma'an area, Cameroon. *Systematics and Biodiversity* 7(1), 21–31.
- Ter Steege, H. 1994. Flooding and drought tolerance in seeds and seedlings of two *Mora* species segregated along a soil hydrological gradient in the tropical rain forest of Guyana. *Oecologia* 100:356–367.
- Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Sabatier, S., Castellanos, H., van der Hout, P., Daly, D.C., Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R. van Andel, T., Duivenvoorden, J., de Oliveira, A.A., Ek, R.C., Lilwah, R., Thomas, R.A., van Essen, J., Baider, C., Maas, P.J.M., Mori, S.A., Terborgh J., Nuñez-Vargas, P Mogollón, H. and Morawetz, W. 2003. A spatial model of tree α -diversity and -density for the Amazon Region. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2276.
- Ter Steege, H, Pitman, NC, Phillips, OL,... 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444–447.
- Ter Steege, H., Pitman, N. C., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomão, R. P., Guevara, J. E., ... et Fine, P. V. (2013). Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342(6156): 1243092.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., and Olivier, J.M. 1997. Ade-4: A multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7:75-83.
- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs : toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58 :3-15.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* 101 : 10854-10861.
- Torti, S.D., Coley, P.D., Kursar, T.A., 2001. Causes and Consequences of Monodominance in Tropical Lowland Forests. *The american naturalist*. 157 (2), 13p.
- Tuomisto, H., Ruokoleinen, k. and Yli-halla, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- UNESCO, 2010. Le patrimoine mondial dans le bassin du Congo. <http://unesdoc.unesco.org/images/0018/001886/188646f.pdf>
- Vancutsem, C., Pekel, J.-F., Evrard, C., Malaisse, F. and Defourny, P., 2006. Carte de l'occupation du sol de la République Démocratique du Congo au 1: 3 000 000. Université Catholique de Louvain, Presses Universitaires de Louvain, 30 p.
- Van Der Burgt, XM. 1997. Explosive Seed Dispersal of the Rainforest Tree *Tetraberlinia moreliana* (Leguminosae -Caesalpinioideae) in Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 13(1), 145-151.

- Vandenput R., 1981. Les principales cultures en Afrique centrale. Tournai édit. Lesaffre, 458 p.
- Vandeweghe, J.P. 2004. Forêts d'Afrique Centrale. La nature et l'homme. Éd. Lannoo SA Tielt-Belgique, 367 p.
- Valencia, R., Balslev, H. and Mino, G., 1994. High tree alpha-diversity in amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation*, 3(1): 21-28.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.-C., Hernandez, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. et Balslev, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92(2): 214-229.
- Veenendaal, E.M., Swaine, M.D., Agyeman, V.K., Blay, D., Abebrese, I.K. and Mullins, C.E. 1996. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology* 84: 83-90.
- Vleminckx, J. 2009. Facteurs déterminant l'organisation de la diversité végétale des strates supérieures dans les forêts tropicales humides du bassin congolais. Mémoire de Master, Université Libre de Bruxelles, 88 p.
- Vleminckx, J., Drouet, T., Amani, C., **Lisingo, J.**, Lejoly, J. et Hardy, O. 2015. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest. *Journal of Vegetation Science* 26: 134-144.
- Walter H. et Box Elgene., 1976. Global classification of natural terrestrial ecosystems. *Vegetatio* 32 (2): 75-81.
- Westoby, M. 1998. A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199: 213–227.
- Wilks, C. and Issembé, Y. 2000. Guide pratique d'identification des arbres de la Guinée équatoriale - région continentale (CUREF). Edition: Pré Presse Communications, France, 546 p.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- White, F. 1979. The Guineo-Congolian Region and its relationships to other phytochoria. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique/Bulletin van de National Plantentuin van België* 49:11–55.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa: a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO. Vegetation map of Africa. UNESCO, Paris, 356 p.

- White, L.J.T. et Edwards, A. 2001. Conservation en forêt pluviale africaine. Méthodes de recherche. Wildlife Conservation Society, New York, U.S.A., 456 p.
- Wright, S. 2001. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.
- Yongo, O. D. 2002. Contribution aux études floristique, phytogéographique et phytosociologique de la forêt de Ngotto (République Centrafricaine). Thèse de doctorat, Université de Lille et Université Libre de Bruxelles, 346 p.
- Zobel, M., 1997. The relative role of species pool in determining plant species richness : an alternative explanation of species coexistence. *Trends in Ecology and Evolution* 12 (7) : 266- 269.

Sites web consultés

Bases de données de Missouri Botanical Garden : www.mobot.org et www.tropicos.org

Bases de données de Conservatoire et Jardin botanique de la ville de Genève : www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa

Le réseau global d'archives du Logiciel R : <http://cran.r-project.org>

Le site de l'ULB : <http://www.ulb.ac.be/sciences/ecoevol/biodivr.html>

Annexes

Annexe 1. Abondance, Distribution phytogéographique et tempérament (Temp) des espèces inventoriées sur les 4 sites. NP = Espèce non pionnière, P = Espèce pionnière et T = Espèce tolérante à l'ombre.

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Afrostryrax lepidophyllus</i> MILDBR	Huaceae	OGC	T	0	0	18	2
<i>Azelia bipindensis</i> Harms	Fabaceae	BGC	NP	0	0	1	21
<i>Aidia micrantha</i> (K. SCHUM.) F. WHITE	Rubiaceae	BGC	T	46	55	51	175
<i>Albizia ealaensis</i> De Wild.	Fabaceae	-	P	1	0	0	0
<i>Albizia ferruginea</i> (GUILL. &PERR.) BENTHAM	Fabaceae	OGC	P	0	0	1	0
<i>Albizia glaberrima</i>	Fabaceae	AT	P	1	0	0	0
<i>Albizia grandibracteata</i>	Fabaceae	BGC	P	1	0	0	0
<i>Albizia gummifera</i> (J.f. GMELIN) C.A. SM.	Fabaceae	OGC	P	13	1	8	8
<i>Albizia sp</i>	Fabaceae	-	P	1	0	0	0
<i>Albizia zygia</i> (DC.) J.F. MACBR.	Fabaceae	OGC	P	0	0	1	0
<i>Allanblackia floribunda</i> Oliver	Sapotaceae	OGC	T	1	0	16	11
<i>Allanblackia marienii</i> STANER	Sapotaceae	FC	T	0	0	0	5
<i>Allophylus africanus</i> P. BEAUV.	Sapindaceae	AT	-	2	0	0	2
<i>Alstonia boonei</i> DE WILD.	Apocynaceae	OGC	P	24	2	7	11
<i>Amphimas pterocarpoides</i> HARMS	Fabaceae	OGC	NP	0	0	2	0
<i>Angylocalyx pynaertii</i> DE WILD.	Fabaceae	BGC	T	29	0	2	0
<i>Aningeria altissima</i> (A. CHEV.) AUBR. & PELLEGR.	Sapotaceae	AT	T	4	0	8	3
<i>Anisophyllea meniaudii</i> AUBR. &PELLEGR.	Anisophyllaceae	OGC	-	0	0	1	0
<i>Anonidium mannii</i> (OLIVER) ENGLER &DIELS	Annonaceae	BGC	T	46	0	72	254
<i>Anthonotha fragans</i> (BAKER f.) EXELL & HILLCOAT	Fabaceae	OGC	NP	0	0	28	44
<i>Anthonotha macrophylla</i> P. BEAUV.	Fabaceae	OGC	T	17	21	12	23
<i>Anthonotha pynaertii</i> (DE WILD.) EXELL &HILLCOAT	Fabaceae	BGC	NP	0	0	5	0

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Antiaris toxicaria</i> LESCHENAULT	Moraceae	AM	T	1	0	10	2
<i>Antidesma laciniatum</i> MULL. ARG.	Phyllanthaceae	OGC	T	13	0	1	9
<i>Antidesma rufescens</i> TUL.	Phyllanthaceae	OGC	T	0	0	0	1
<i>Antrocaryon nannanii</i> DE WILD.	Anacardiaceae	BGC	P	0	0	0	4
<i>Aphanocalyx cynometroides</i> OLIVER	Fabaceae	BGC	NP	0	0	0	2
<i>Austranella congolensis</i> (DE WILD.) A. CHEV.	Sapotaceae	BGC	T	0	0	1	2
<i>Balanites wilsoniana</i> DAWE & SPRAGUE	Zygophyllaceae	AT	-	0	0	1	0
<i>Baphia dewevrei</i> DE WILD.	Fabaceae	C	T	0	0	1	1
<i>Baphia wollastonii</i>	Fabaceae	C	T	2	0	0	0
<i>Barteria nigritana</i> HOOKER f.	Flacourtiaceae	BGC	P	15	1	34	7
<i>Beilschmiedia alata</i> ROBYNS & WILCZEK	Lauraceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Beilschmiedia congolana</i> ROBYNS & WILCZEK	Lauraceae	BGC	T	1	0	0	12
<i>Beilschmiedia lebrunii</i>	Lauraceae	FC	T	1	0	0	0
<i>Beilschmiedia sp</i>	Lauraceae	-	T	1	0	0	0
<i>Beilschmiedia variabilis</i> ROBYNS & WILCZEK	Lauraceae	C	T	3	0	0	0
<i>Berlinia bracteosa</i>	Fabaceae	OGC	T	0	0	0	7
<i>Berlinia grandiflora</i> (VAHL) HUTCH. & DALZ.	Fabaceae	OGC	T	8	0	0	34
<i>Blighia unijugata</i> Baker	Sapindaceae	AT	T	0	0	10	9
<i>Blighia welwitschii</i> (HIERN) RADLK.	Sapindaceae	OGC	T	3	0	10	37
<i>Bombax buonopozense</i> P. BEAUV.	Malvaceae	AT	P	1	0	0	0
<i>Brachystegia laurentii</i> (DE WILD.) LOUIS	Fabaceae	BGC	NP	0	0	0	3
<i>Breviea sericea</i> (A. CHEV.) AUBR. & PELLEGR.	Sapotaceae	OGC	-	1	0	1	1
<i>Bridelia atroviridis</i> MULL. ARG.	Phyllanthaceae	OGC	P	4	0	0	1
<i>Bridelia stenocarpa</i> MULL. ARG.	Phyllanthaceae	OGC	P	1	0	0	0
<i>Campylospermum flavum</i> (K. SCHUM.) FARRON	Ochnaceae	BGC	T	0	0	1	0
<i>Canarium schweinfurthii</i> ENGLER	Bursaceae	AT	NP	2	0	5	14
<i>Carapa procera</i> DC.	Meliaceae	AA	T	5	0	29	27
<i>Casearia barteri</i> MAST.	Salicaceae	AT	T	5	0	0	0
<i>Cavacoa quintasii</i> (PAX & HOFFM.) J. LÉONARD	Euphorbiaceae	BGC	-	0	0	0	6

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) GAERTNER	Malvaceae	Pan	P	0	0	2	0
<i>Celtis adolfi-friderici</i> ENGLER	Cannabaceae	OGC	NP	8	0	0	0
<i>Celtis mildbraedii</i> ENGLER	Cannabaceae	AT	NP	13	0	42	33
<i>Celtis philipensis</i> BLANCO	Cannabaceae	C	NP	183	0	2	0
<i>Celtis tessmannii</i> RENDLE	Cannabaceae	BGC	NP	0	0	37	58
<i>Chlamydocola chlamydantha</i> (K. SCHUM.) BODARD	Malvaceae	OGC	T	0	1	3	28
<i>Chrysophyllum africanum</i> A. DC.	Sapotaceae	OGC	T	0	0	14	38
<i>Chrysophyllum beguei</i> AUBR. & PELLEGR.	Sapotaceae	OGC	NP	2	0	0	0
<i>Chrysophyllum boukokoense</i>	Sapotaceae	BGC	T	19	0	0	0
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i> DE WILD.	Sapotaceae	BGC	T	10	0	24	11
<i>Chrysophyllum perpulchrum</i> MILDBR. ex HUTCH. & DALZ.	Sapotaceae	OGC	T	6	0	0	0
<i>Chytranthus carneus</i> RADLK. ex MILDBR.	Sapindaceae	OGC	T	0	0	10	0
<i>Chytranthus macrobotrys</i> (GILG) EXELL & MENDONÇA	Sapindaceae	OGC	T	0	0	2	0
<i>Cleistanthus michelsonii</i>	Phyllanthaceae	BGC	NP	1	0	0	0
<i>Cleistanthus mildbraedii</i> JABL.	Phyllanthaceae	OGC	NP	57	3	39	36
<i>Cleistanthus polystachyus</i> HOOKER f. ex PLANCHON	Phyllanthaceae	OGC	NP	0	0	1	0
<i>Cleistanthus ripicola</i> J. LÉONARD	Phyllanthaceae	OGC	NP	0	0	1	0
<i>Cleistopholis glauca</i> PIERRE ex ENGLER & DIELS	Annonaceae	BGC	P	0	0	2	8
<i>Cleistopholis patens</i> ENGLER & DIELS	Annonaceae	OGC	P	1	0	0	2
<i>Coelocaryon botryoides</i> VERM.	Myristicaceae	FC	P	0	0	12	28
<i>Coelocaryon preussii</i> WARB.	Myristicaceae	BGC	P	0	0	21	20
<i>Coffea</i> sp	Rubiaceae		T	0	1	0	0
<i>Cola acuminata</i> (P. BEAUV.) SCHOTT & ENDL.	Malvaceae	OGC	T	28	2	10	8
<i>Cola altissima</i> ENGLER	Malvaceae	BGC	T	0	0	3	0
<i>Cola bruneellii</i> DE WILD.	Malvaceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Cola congolana</i> DE WILD. & TH. DUR.	Malvaceae	FC	T	2	0	0	0
<i>Cola digitata</i> MAST.	Malvaceae	OGC	T	0	1	2	0
<i>Cola gigantea</i> A. CHEV.	Malvaceae	BGC	T	0	0	19	17

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Cola griseiflora</i> DE WILD.	Malvaceae	BGC	T	2	35	132	163
<i>Cola lateritia</i> K. SCHUM.	Malvaceae	OGC	T	45	0	3	0
<i>Cola sciaphylla</i> LOUIS ex GERMAIN	Malvaceae	C	T	17	0	1	0
<i>Cola sp</i>	Malvaceae	-	T	0	2	0	0
<i>Combretum lokele</i> LIBEN	Combretaceae	FC	-	0	0	0	3
<i>Copaifera mildbraedii</i> HARMS	Fabaceae	BGC	NP	0	0	2	3
<i>Corynanthe mayumbensis</i>	Rubiaceae	BGC	T	0	0	2	0
<i>Corynanthe paniculata</i>	Rubiaceae	BGC	T	0	0	4	4
<i>Craterispemum cerinanthum</i> Hiern	Rubiaceae	OGC	T	0	2	0	0
<i>Croton haumanianus</i> J. LÉONARD	Euphorbiaceae	BGC	P	1	0	0	1
<i>Cynometra alexandri</i> C.H. WRIGHT	Fabaceae	BGC	NP	373	0	0	0
<i>Cynometra hankei</i> HARMS	Fabaceae	BGC	NP	0	0	30	67
<i>Cynometra sessiliflora</i> HARMS	Fabaceae	BGC	NP	0	0	11	25
<i>Dacryodes osika</i> (GUILL.) H.J. LAM.	Burseraceae	BGC	NP	15	2	20	53
<i>Dasylepis seretii</i> DE WILD.	Achariaceae	BGC	-	129	0	0	0
<i>Desplatsia chrysochlamys</i> (MILDBR. & BURRET) MILDBR. & BURRET	Malvaceae	BGC	-	2	0	0	0
<i>Desplatsia dewevrei</i> (DE WILD. & TH. DUR.) BURRET	Malvaceae	OGC	T	68	8	16	13
<i>Desplatsia subericarpa</i> BOCQ.	Malvaceae	OGC	T	0	0	0	1
<i>Dialium excelsum</i> LOUIS ex STEYAERT	Fabaceae	BGC	T	3	12	13	37
<i>Dialium pachyphyllum</i> HARMS	Fabaceae	BGC	T	0	8	35	38
<i>Dialium pentandrum</i> LOUIS ex STEYAERT	Fabaceae	BGC	T	7	0	2	21
<i>Dialium polyanthum</i> HARMS	Fabaceae	OGC	T	15	3	5	38
<i>Dialium sp</i>	Fabaceae	-	T	0	3	0	0
<i>Dialium sp2</i>	Fabaceae	-	T	0	3	0	0
<i>Dialium zenkeri</i> HARMS	Fabaceae	BGC	T	5	0	0	0
<i>Dichostemma glaucescens</i> Pierre	Euphorbiaceae	OGC	T	0	0	0	24
<i>Dicranolepis buccholzii</i> ENGLER & GILG	Thymelaeaceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Didymosalpinx lanciloba</i> (S. MOORE) KEAY	Rubiaceae	BGC	NP	0	0	0	5
<i>Diogoia zenkeri</i> (ENGLER) EXELL & MEN	Strombosiaceae	BGC	T	0	12	24	72

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Diospyros alboflavescens</i>	Ebenaceae	BGC	T	0	0	1	3
<i>Diospyros bipendensis</i> GÜRKE	Ebenaceae	BGC	NP	122	0	0	6
<i>Diospyros boala</i> De Wild.	Ebenaceae	BGC	T	0	44	36	236
<i>Diospyros crassiflora</i> HIERN	Ebenaceae	BGC	T	1	58	13	17
<i>Diospyros deltoidea</i> F. White	Ebenaceae	FC	T	0	1	15	0
<i>Diospyros ferrea</i>	Ebenaceae	AT	T	15	0	0	0
<i>Diospyros gillettii</i> DE WILD	Ebenaceae	BGC	T	0	0	1	5
<i>Diospyros hoyleana</i> F. White	Ebenaceae	BGC	T	1	3	9	7
<i>Diospyros iturensis</i> (GÜRKE) R. LET. & F. WHITE	Ebenaceae	BGC	T	0	0	0	41
<i>Diospyros melocarpa</i> F. WHITE	Ebenaceae	BGC	T	0	0	2	0
<i>Diospyros polystermon</i> GÜRKE	Ebenaceae	BGC	T	0	0	18	0
<i>Diospyros sp</i>	Ebenaceae	-	T	0	2	1	107
<i>Diospyros ssp</i>	Ebenaceae	-	T	64	0	0	0
<i>Diospyros zenkeri</i> (GÜRKE) F. WHITE	Ebenaceae	BGC	T	0	0	1	0
<i>Discoglyprena caloneura</i> (PAX) PRAIN	Euphorbiaceae	OGC	F	1	0	5	2
<i>Donella pruniformis</i> PIERRE ex ENGLER) AUBR. & PELLEGR.	Sapotaceae	BGC	T	0	0	5	10
<i>Dracaena arborea</i> (WILLD.) LINK	Asparagaceae	AT	P	0	0	1	1
<i>Drypetes bipendensis</i> (PAX) HUTCH	Putranjivaceae	BGC	T	80	0	0	11
<i>Drypetes calvescens</i>	Putranjivaceae	BGC	T	11	0	0	0
<i>Drypetes capillipes</i> (PAX) PAX & HOFFM	Putranjivaceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Drypetes gossweileri</i> S. MOORE	Putranjivaceae	BGC	T	0	1	10	10
<i>Drypetes ituriensis</i> PAX & HOFFM	Putranjivaceae	BGC	T	43	0	0	0
<i>Drypetes leonensis</i> PAX	Putranjivaceae	C	T	5	0	4	0
<i>Drypetes likwa</i> J. LÉONARD	Putranjivaceae	FC	T	0	11	56	1
<i>Drypetes lisolinoli</i> J. LÉONARD	Putranjivaceae	FC	T	0	0	1	0
<i>Drypetes louisii</i> J. LÉONARD	Putranjivaceae	FC	T	0	0	6	12
<i>Drypetes occidentalis</i>	Putranjivaceae	BGC	T	19	0	0	0
<i>Drypetes paxii</i>	Putranjivaceae	BGC	T	2	0	0	0

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Drypetes sp</i>	Putranjivaceae	-	T	2	2	0	75
<i>Drypetes sp1</i>	Putranjivaceae	-	T	3	0	0	0
<i>Drypetes sp2</i>	Putranjivaceae	-	T	3	0	0	0
<i>Drypetes spinosodentata</i> J. LÉONARD	Putranjivaceae	BGC	T	21	8	4	0
<i>Duboscia viridiflora</i> (K. SCHUM.) MILDBR.	Malvaceae	OGC	NP	7	0	0	0
<i>Englerophytum iturense</i> (ENGLER) GAUT	Sapotaceae	FC	-	2	0	0	0
<i>Englerophytum oblanceolatum</i>	Sapotaceae	AT	-	1	0	0	0
<i>Entandrophragma angolense</i> C. DC.	Meliaceae	OGC	NP	2	0	4	0
<i>Entandrophragma candollei</i> HARMS	Meliaceae	OGC	NP	0	0	3	3
<i>Entandrophragma cylindricum</i> (SPRAGUE) SPRAGUE	Meliaceae	OGC	NP	2	0	1	1
<i>Entandrophragma utile</i> (DEWE & SPRAGUE) SPRAGUE	Meliaceae	OGC	NP	0	0	1	6
<i>Eriocoelum microspermum</i> RADLK.	Sapindaceae	BGC	-	22	0	0	17
<i>Erythrina droogmansiana</i> DE WILD. & TH. DUR.	Fabaceae	BGC	NP	0	0	1	0
<i>Erythrina mildbraedii</i>	Fabaceae	BGC	NP	1	0	0	0
<i>Erythrophleum suaveolens</i> (GUILL. & PERR.) BREANAN	Fabaceae	AT	NP	19	1	4	5
<i>Euphorbia candelabrum</i> TREM. ex KOTSCHY	Euphorbiaceae	AT	P	2	0	0	0
<i>Euphorbiaceae1</i>	Euphorbiaceae	BGC	P	0	1	0	0
<i>Fabaceae1</i>	Fabaceae	-	-	0	4	0	0
<i>Fabaceae2</i>	Fabaceae	-	-	0	1	0	0
<i>Fabaceae3</i>	Fabaceae	-	-	0	2	0	0
<i>Fernandoa adolfi-friderici</i> (GILG & MILDBR.) HEINE	Bignoniaceae	BGC	P	0	0	2	2
<i>Ficus capensis</i>	Moraceae	-	-	0	0	1	0
<i>Ficus exasperata</i> VAHL	Moraceae	Paléo	P	0	0	2	1
<i>Ficus leprieuri</i> MIQ.	Moraceae	OGC	P	0	0	1	0
<i>Ficus lobata</i>	Moraceae	-	-	1	0	0	0
<i>Ficus mucuso</i> WELW. ex FICALHO	Moraceae	AT	P	1	0	9	2
<i>Ficus sp</i>	Moraceae	-	-	0	0	2	7
<i>Ficus sp1</i>	Moraceae	-	-	2	0	0	0
<i>Ficus vallis-choudae</i> DEL	Moraceae	AT	P	0	0	4	0

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Funtumia africana</i> (BENTHAM) STAPF	Apocynaceae	OGC	P	0	0	23	38
<i>Funtumia elastica</i> (PREUSS) STAPF	Apocynaceae	OGC	P	5	1	9	6
<i>Garcinia epunctata</i> STAPF	Clusiaceae	OGC	NP	0	3	2	12
<i>Garcinia kola</i> HECKEL	Clusiaceae	OGC	NP	0	12	1	9
<i>Garcinia ovalifolia</i> OLIVER	Clusiaceae	AT	NP	4	0	1	0
<i>Garcinia punctata</i> OLIVER	Clusiaceae	OGC	NP	0	4	5	32
<i>Garcinia smeathmannii</i> (PLANCHON & TRIANA) OLIVER	Clusiaceae	AT	NP	17	0	0	4
<i>Garcinia sp</i>	Clusiaceae	-	NP	1	0	0	20
<i>Garcinia staudtii</i> Engler	Clusiaceae	BGC	NP	0	0	7	64
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (DE WILD.) J. LÉONARD	Fabaceae	BGC	NP	858	257	194	652
<i>Gilletiodendron kisantuense</i> (Vermoesen ex De Wild.) J. Léonard	Fabaceae	C	NP	0	0	1	0
<i>Glyphaea brevis</i> (SPRENGEL) MONACHINO	Malvaceae	AT	T	3	0	0	0
<i>Greenwayodendron suaveolens</i> (ENGLER & DIELS) VERD.	Annonaceae	BGC	T	50	5	85	141
<i>Grewia louisii</i> WILCZEK	Malvaceae	FC	T	0	0	0	3
<i>Grewia oligoneura</i> SPRAGUE	Malvaceae	BGC	T	25	0	0	11
<i>Grewia pinnatifida</i> MAST.	Malvaceae	BGC	T	0	0	6	0
<i>Grewia trinervis</i> DE WILD.	Malvaceae	FC	T	0	0	19	18
<i>Grossera multinervis</i> J. LÉONARD	Euphorbiaceae	AT	NP	0	0	98	19
<i>Guarea cedrata</i> (A. CHEV.) PELLEGR.	Meliaceae	OGC	T	3	0	5	4
<i>Guarea laurentii</i> DE WILD.	Meliaceae	BGC	T	1	0	0	2
<i>Guarea sp</i>	Meliaceae	-	T	1	0	0	0
<i>Guarea thompsonii</i> SPRAGUE & HUTCH	Meliaceae	OGC	T	0	0	47	9
<i>Hallea stipulosa</i> (DC.) LEROY	Rubiaceae	OGC	NP	29	0	0	9
<i>Heisteria parvifolia</i> SMITH	Erythrolpalaceae	OGC	T	2	0	57	76
<i>Hexalobus crispiflorus</i> A. RICH.	Annonaceae	OGC	T	0	0	6	0
<i>Homalium africanum</i> (HOOKER f.) BENTHAM	Flacourtiaceae	AT	T	2	0	2	2

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Homalium laurentii</i> DE WILD	Flacourtiaceae	AT	T	0	0	2	0
<i>Homalium stipulaceum</i> WELW. ex MAST	Flacourtiaceae	OGC	T	0	0	1	0
<i>Hunteria congolana</i> PICHON	Apocynaceae	BGC	-	0	0	2	12
<i>Hunteria mayumbensis</i> PICHON	Apocynaceae	BGC	-	0	0	1	0
<i>Hunteria umbellata</i> (K. SCHUM.) HALL. f.	Apocynaceae	BGC	-	0	0	2	1
<i>Hymenostegia pelegrinii</i>	Fabaceae	BGC	-	0	0	0	11
<i>indet.</i>	Indéterminée	-	-	40	0	0	27
<i>Irvingia excelsa</i> MILDBR	Irvingiaceae	BGC	T	4	0	0	0
<i>Irvingia gabonensis</i> (AUBRY-LECOMTE ex O'RORKE) BAILLON	Irvingiaceae	OGC	T	2	0	6	7
<i>Irvingia grandifolia</i> (ENGLER) ENGLER	Irvingiaceae	BGC	NP	0	0	3	15
<i>Irvingia robur</i> MILDBR.	Irvingiaceae	BGC	T	7	0	1	0
<i>Irvingia wombolu</i> VERMOESEN	Irvingiaceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Isolona congolana</i> (DE WILD. & TH. DUR.) ENGLER & DIELS	Annonaceae	AT	T	4	0	1	0
<i>Isolona hexaloba</i> (PIERRE) ENGLER & DIELS	Annonaceae	BGC	T	0	0	0	5
<i>Julbernardia seretii</i> (DE WILD.) TROUPIN	Fabaceae	BGC	NP	76	73	75	179
<i>Khaya anthotheca</i> DC.	Meliaceae	OGC	NP	3	0	5	0
<i>Klainedoxa gabonensis</i> PIERRE	Irvingiaceae	OGC	P	8	6	10	26
<i>Klainedoxa trillesii</i> PIERRE ex TIEG	Irvingiaceae	OGC	P	6	0	0	0
<i>Laccodiscus pseudostipularis</i> RADLK.	Sapindaceae	BGC	T	6	0	0	0
<i>Lannea welwitschii</i> (HIERN) ENGLER	Anacardiaceae	OGC	P	1	0	5	9
<i>Lasiiodiscus mannii</i> Hooker f.	Rhamnaceae	BGC	T	210	1	0	42
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> PLANCHON	Sapindaceae	OGC	-	35	0	0	0
<i>Leonardoxa bequaertii</i> (Dewild.) Aubrév.	Fabaceae	FC	-	7	0	0	0
<i>Lepidobotrys staudtii</i> ENGLER	Lepidobotryaceae	BGC	-	2	1	0	0
<i>Lovoa trichilioides</i> HARMS	Meliaceae	OGC	NP	0	0	0	1
<i>Lychnodiscus cerospermus</i> RADLK.	Sapindaceae	BGC	-	6	0	0	0
<i>Lychnodiscus multinervis</i> Radlk	Sapindaceae	FC	-	8	0	0	0

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Macaranga monandra</i> MULL. ARG.	Euphorbiaceae	OGC	P	3	0	4	21
<i>Macaranga saccifera</i> PAX	Euphorbiaceae	BGC	P	0	0	0	2
<i>Macaranga schweinfurthii</i> PAX	Euphorbiaceae	BGC	P	33	0	0	0
<i>Macaranga spinosa</i> MULL. ARG.	Euphorbiaceae	OGC	P	3	2	1	13
<i>Maesobotrya sp</i>	Phyllanthaceae	BGC	-	1	0	0	0
<i>Maesobotrya staudtii</i> BENTHAM	Phyllanthaceae	BGC	-	0	0	1	0
<i>Maesopsis eminii</i> ENGLER	Rhamnaceae	OGC	P	1	0	0	6
<i>Magnistipula butayei</i> DE WILD.	Chrysobalanaceae	AT	-	2	0	0	0
<i>Magnistipula cuneatifolia</i> Hauman	Chrysobalanaceae	BGC	-	2	0	0	0
<i>Majidea forsteri</i> J. Kirk ex Oliv.	Sapindaceae	OGC	-	1	0	0	0
<i>Mammea africana</i> SABINE	Clusiaceae	OGC	T	5	0	2	3
<i>Manilkara bequaertii</i> (De Wild) H.J. Lam	Sapotaceae	BGC	NP	1	0	0	0
<i>Manilkara casteelsii</i> (DE WILD.) H.J. LAM.	Sapotaceae	FC	NP	0	0	2	0
<i>Manilkara malcoleus</i> LOUIS	Sapotaceae	FC	NP	0	0	3	32
<i>Manilkara obovata</i> (Sabine & G.Don) J.H Hemsli	Sapotaceae	AT	NP	4	0	0	0
<i>Manilkara zenkeri</i> Lecompte ex Aubrév. & Pellegr	Sapotaceae	BGC	NP	5	0	0	0
<i>Maranthes glabra</i> (OLIVER) PRANCE	Chrysobalanaceae	OGC	T	0	0	1	6
<i>Margaritaria discoidea</i> (BAILLON) WEBSTER	Phyllanthaceae	AT	P	1	0	14	4
<i>Margaritaria pynaertii</i>	Phyllanthaceae	-	P	1	0	0	0
<i>Massularia acuminata</i> (G. DON) BULL. ex HOYLE	Rubiaceae	OGC	NP	0	0	2	0
<i>Microdesmis puberula</i> HOOKER f. ex PLANCHON	Rubiaceae	OGC	T	1	0	0	0
<i>Microdesmis yafungana</i> J. LÉONARD	Rubiaceae	FC	T	3	0	4	27
<i>Milicia excelsa</i> (WELW.) C.C. BERG	Pandaceae	OGC	P	1	0	5	7
<i>Millettia drastica</i> WELW. ex BAKER	Fabaceae	BGC	-	0	0	3	3
<i>Monodora angolensis</i> WELW.	Annonaceae	BGC	NP	0	1	17	6
<i>Monodora myristica</i> (GAERTNER) DUNAL	Annonaceae	OGC	NP	0	4	3	1
<i>Monopetalanthus microphyllus</i> HARMS	Fabaceae	BGC	-	0	0	2	0
<i>Morinda lucida</i> BENTHAM	Rubiaceae	AT	P	0	0	3	1
<i>Morus mesozygia</i> Stafp	Moraceae	AT	-	3	0	0	0

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Musanga cecropioides</i> R. BR.	Urticaceae	OGC	P	2	6	28	27
<i>Myrianthus arboreus</i> P. BEAUV	Urticaceae	OGC	P	6	0	13	10
<i>Myrianthus preussii</i> Engler	Urticaceae	BGC	P	9	0	9	0
<i>Napoleonaea septentrionalis</i> LIBEN	Lecythidaceae	BGC	-	0	0	0	1
<i>Napoleonea vogelii</i> HOOKER & PLANCHON	Lecythidaceae	OGC	-	0	0	1	0
<i>Nauclea diderichii</i> (DE WILD. & TH. DUR.) MERRIL	Rubiaceae	OGC	P	4	11	6	3
<i>Nauclea pobeguini</i> (Hua ex Pobég) Merr.	Rubiaceae	BGC	P	0	0	0	4
<i>Neoboutonia melleri</i> (MÜLL. ARG.) PRAIN	Euphorbiaceae	AT	-	1	0	0	0
<i>Nesogordonia kabingaensis</i> (K. SCHUM.) CAPURON	Malvaceae	OGC	T	6	0	5	0
<i>Nesogordonia leplae</i> (Vermoesen) Capuron	Malvaceae	OGC	T	0	1	6	3
<i>Ochna membranacea</i> Oliv.	Ochnaceae	AT	-	1	0	0	0
<i>Octonema affinis</i> L.	Octonemaceae	BGC	-	1	0	0	0
<i>Omphalocarpum leconteanum</i> Pierre ex ENGLER	Sapotaceae	BGC	T	0	0	4	0
<i>Omphalocarpum mortehanii</i> DE WILD.	Sapotaceae	FC	T	1	0	1	0
<i>Omphalocarpum procerum</i> P. BEAUV	Sapotaceae	OGC	T	0	0	2	5
<i>Oncoba crepiniana</i> DE WILD. & TH. DUR.	Flacourtiaceae	BGC	P	2	0	10	1
<i>Oncoba dentata</i> OLIVER	Flacourtiaceae	BGC	P	1	0	0	0
<i>Oncoba subtomentosa</i> (GILG) HUL & BRETELER	Flacourtiaceae	FC	P	0	0	1	0
<i>Oncoba welwitschii</i> Oliver	Flacourtiaceae	BGC	P	0	0	1	0
<i>Ongokea gore</i> (HUA) PIERRE	Aptandraceae	OGC	NP	0	3	3	13
<i>Ouratea arnoldiana</i> DE WILD. & TH. DUR	Ochnaceae	BGC	-	1	0	0	0
<i>Ouratea bracteolata</i> Gilg.	Ochnaceae	FC	-	1	0	0	0
<i>Ouratea mildbraedii</i> Gilg.	Ochnaceae	BGC	-	1	0	0	0
<i>Oxyanthus pallidus</i> HIERN	Rubiaceae	FC	-	1	0	0	0
<i>Oxyanthus subpunctatus</i> (HIERN) KEAY	Rubiaceae	FC	-	1	0	0	0
<i>Pachyelasma tessmannii</i> (HARMS) HARMS	Fabaceae	BGC	T	0	0	0	2
<i>Pachystela excelsa</i> LOUIS	Sapotaceae	FC	-	0	0	0	2
<i>Pancovia harmsiana</i> GILG	Sapindaceae	BGC	T	255	40	43	210
<i>Pancovia laurentii</i> (DE WILD.) GILG ex DE WILD.	Sapindaceae	BGC	T	0	0	10	24

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Panda oleosa</i> PIERRE	Pandaceae	OGC	T	0	0	51	83
<i>Paramacrolobium coeruleum</i> (TAUB.) J. LÉONARD	Fabaceae	AT	NP	0	0	1	9
<i>Parinari excelsa</i> SAB.	Chrysobalanaceae	OGC	T	5	1	6	8
<i>Parkia bicolor</i> A. CHEV	Fabaceae	BGC	NP	0	0	1	3
<i>Parkia filocoidea</i> WELW.ex OLIVER	Fabaceae	AT	NP	0	0	6	0
<i>Pauridiantha dewevrei</i> (DE WILD. & TH. DUR.) BREMEK	Rubiaceae	BGC	-	0	0	1	0
<i>Pausinystalia macroceras</i> (De Wild) N. Hallé	Rubiaceae	OGC	-	1	0	0	0
<i>Pavetta molundensis</i> Bremek	Rubiaceae	BGC	-	1	0	0	0
<i>Pentaclethra macrophylla</i> BENTHAM	Fabaceae	OGC	NP	0	0	6	9
<i>Pericopsis elata</i> (HARMS) VAN MEEUWEN	Fabaceae	OGC	P	0	1	3	8
<i>Petersianthus macrocarpus</i> (P. BEAUV.) LIBEN	Lecythidaceae	OGC	NP	1	0	60	199
<i>Phyllocosmus africanus</i> (HOOKER f.) KLOTZSCH	Ixonantaceae	OGC	NP	5	1	38	46
<i>Picralima nitida</i> (Stapf) T. Durand & H. Durand	Apocynaceae	OGC	-	3	0	1	0
<i>Piptadeniastrum africanus</i> (HOOKER f.) BRENAN	Fabaceae	OGC	NP	0	0	4	12
<i>Piptostigma fasciculatum</i> (De Wild.) Boutique ex R.E.Fr	Annonaceae	OGC	-	3	0	0	0
<i>Polyceratocarpus vermoesonii</i> ROBYNS & GHESQ.	Annonaceae	BGC	-	2	0	0	0
<i>Pradosia spinosa</i> Ewango & Breteler	Sapotaceae	BGC	-	1	0	0	2
<i>Prioria balsamifera</i> (VERMOESEN) BRETILER	Fabaceae	BGC	NP	0	0	21	2
<i>Prioria gilbertii</i> (J.LÉONARD) BRETILER	Fabaceae	BGC	NP	0	0	1	0
<i>Prioria oxyphylla</i> (HARMS) BRETILER	Fabaceae	BGC	NP	0	0	58	54
<i>Pseudospondias longifolia</i> ENGLER	Anacardiaceae	OGC	P	0	0	1	1
<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. RICH.) ENGLER	Anacardiaceae	AT	P	11	0	27	20
<i>Psychotria sp</i>	Rubiaceae	BGC	-	0	0	0	1
<i>Psydrax subcordata</i> (DC.) BRIDSON	Rubiaceae	OGC	P	0	0	1	0
<i>Pteleopsis hylodendron</i> MILDBR.	Combretaceae	OGC	P	2	0	2	0
<i>Pterocarpus soyauxii</i> TAUB.	Fabaceae	BGC	NP	0	4	21	36
<i>Pterygota bequaertii</i> DE WILD.	Malvaceae	AT	NP	1	0	6	4
<i>Pycnanthus angolensis</i> (WELW.) EXELL	Myristicaceae	OGC	NP	3	1	60	97

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Pycnanthus marchalianus</i> GHESQ.	Myristicaceae	BGC	NP	0	0	4	44
<i>Quassia sylvestris</i> PIERRE ex ENGLER	Simaroubaceae	OGC	NP	1	0	25	27
<i>Rauvolfia vomitoria</i> AFZEL.	Apocynaceae	OGC	P	2	0	0	0
<i>Rhabdophyllum arnoldianum</i> (DE WILD. & TH. DUR.)	Ochnaceae	BGC	T	8	0	0	4
<i>Ricinodendron heudelotii</i> (BAILLON) PIERRE ex HECKEL	Euphorbiaceae	OGC	P	3	0	8	7
<i>Rinorea bengueolensis</i>	Violaceae	-	T	8	0	0	0
<i>Rinorea claessensii</i> DE WILD.	Violaceae	OGC	T	0	0	6	0
<i>Rinorea dentata</i> (P. BEAUV.) KUNTZE	Violaceae	OGC	T	8	0	0	0
<i>Rinorea mildbraedii</i> BRANDT	Violaceae	FC	T	1	0	0	0
<i>Rinorea oblongifolia</i> (C.H. WRIGHT) MARQUAND ex CHIPP	Violaceae	OGC	T	54	0	98	9
<i>Rinorea sp</i>	Violaceae	-	T	0	0	4	0
<i>Rinorea sp1</i>	Violaceae	-	T	0	0	0	1
<i>Rinorea sp2</i>	Violaceae	-	T	1	0	0	0
<i>Rothmannia lateriflora</i> (K. SCHUM.) KEAY	Rubiaceae	BGC	-	0	0	1	0
<i>Rothmannia libisa</i> HALLÉ	Rubiaceae	BGC	-	0	1	1	0
<i>Rothmannia longiflora</i> SALISB.	Rubiaceae	OGC	-	1	0	0	0
<i>Rothmannia lujae</i> (DE WILD.) KEAY	Rubiaceae	BGC	-	0	0	12	0
<i>Rothmannia munsae</i>	Rubiaceae	OGC	-	1	0	0	0
<i>Rothmannia sp</i>	Rubiaceae	-	-	13	0	0	0
<i>Rothmannia whitfieldii</i> (LINDLEY) DANDY	Rubiaceae	OGC	-	0	1	0	0
<i>Samanea leptidophylla</i> (HARMS) BRENAN & BRUMMIT	Fabaceae	FC	-	0	0	0	7
<i>Santiria trimera</i> (OLIV.) AUBRÉV.	Burseraceae	OGC	T	0	0	3	19
<i>Sapindaceae1</i>	Sapindaceae	-	-	0	1	0	0
<i>Sarcocephalus vanderguchtii</i> DE WILD	Rubiaceae	OGC	-	9	0	0	0
<i>Scaphopetalum dewevrei</i> DE WILD. & TH. DUR.	Malvaceae	FC	T	5	0	0	0
<i>Scaphopetalum thonneri</i> DE WILD. & TH. DUR.	Malvaceae	BGC	T	0	0	1	0
<i>Scorodophloeus zenkeri</i> HARMS	Fabaceae	BGC	T	0	0	152	0

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Scottellia klaineana</i> PIERRE	Achariaceae	OGC	-	7	0	0	0
<i>Sorindeia africana</i> (ENGLER) VAN DER VEKEN	Anacardiaceae	BGC	T	2	0	0	0
<i>Sorindeia multifoliolata</i>	Anacardiaceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Staudtia kamerunensis</i> WARB.	Myristicaceae	BGC	T	8	11	99	219
<i>Sterculia dawei</i> SPRAGUE	Malvaceae	AT	NP	4	0	2	4
<i>Sterculia tragacantha</i> LINDLEY	Malvaceae	AT	NP	0	4	15	7
<i>Strombosia glaucescens</i>	Strombosiaceae	OGC	T	0	0	11	0
<i>Strombosia grandifolia</i> HOOKER f. ex BENTHAM	Strombosiaceae	OGC	T	5	5	14	73
<i>Strombosia nigropunctata</i> LOUIS & J. LÉONARD	Strombosiaceae	C	T	0	0	19	22
<i>Strombosia pustulata</i> Oliver	Strombosiaceae	OGC	T	16	6	3	35
<i>Strombosiopsis tetrandra</i> ENGLER	Strombosiaceae	OGC	T	21	1	42	58
<i>Symphonia globulifera</i> L. f.	Clusiaceae	AA	T	2	5	3	23
<i>Synsepalum bequaertii</i>	Sapotaceae	BGC	T	4	0	0	0
<i>Synsepalum msolo</i> (ENGLER) T.D. PENN.	Sapotaceae	C	T	5	0	0	0
<i>Synsepalum stipulatum</i> (RADLK.) ENGLER	Sapotaceae	OGC	T	5	0	0	0
<i>Synsepalum subcordatum</i> DE WILD.	Sapotaceae	OGC	T	4	0	3	41
<i>Synsepalum zenkeri</i>	Sapotaceae	OGC	T	1	0	0	0
<i>Syzygium staudtii</i> (ENGLER) MILDBR.	Myrtaceae	OGC	NP	2	0	0	2
<i>Tessmannia africana</i> HARMS	Fabaceae	BGC	T	7	0	9	9
<i>Tessmannia anomala</i> (MICHELI) HARMS	Fabaceae	BGC	T	4	0	0	14
<i>Tessmannia dewildemaniana</i>	Fabaceae	BGC	T	1	0	0	0
<i>Tetrapleura tetraptera</i> (THONN.) TAUB.	Fabaceae	OGC	P	1	1	3	12
<i>Tetrorchidium didymostemon</i> (BAILLON) PAX & HOFFM.	Euphorbiaceae	OGC	-	0	0	3	0
<i>Thomandersia congolana</i> DE WILD. & TH. DUR.	Thomandersiaceae	BGC	T	0	0	3	0
<i>Treculia africana</i> DECNE.	Moraceae	AT	NP	4	0	11	22
<i>Tricalysia crepiniana</i> DE WILD. & TH. DUR.	Rubiaceae	BGC	-	0	3	0	0
<i>Trichilia gilgiana</i> HARMS	Meliaceae	BGC	T	0	1	39	0
<i>Trichilia gillettii</i> DE WILD.	Meliaceae	OGC	T	0	0	0	7

Espèces	Famille	Chorologie	Temp	RFO	Rubi-tele	Yoko	Uma
<i>Trichilia priureana</i> JUSS.	Meliaceae	OGC	T	0	0	37	41
<i>Trichilia retusa</i> OLIVER	Meliaceae	AT	T	0	0	0	1
<i>Trichilia rubescens</i> OLIVER	Meliaceae	OGC	T	33	0	0	4
<i>Trichilia tessmannii</i> HARMS	Meliaceae	OGC	T	1	0	0	4
<i>Trichilia welwetschii</i> C. DC.	Meliaceae	BGC	T	4	1	15	18
<i>Trichoscypha reygartii</i> DE WILD.	Anacardiaceae	BGC	NP	1	0	0	3
<i>Tridesmostemon omphalocarpoides</i> Engler	Sapotaceae	BGC	NP	0	0	10	22
<i>Trilepisium madagascariensis</i> DC.	Moraceae	BGC	P	2	0	36	49
<i>Turraeanthus africanus</i> (WELW.) PELLEGR.	Meliaceae	OGC	P	0	0	26	2
<i>Uapaca corbisieri</i>	Phyllanthaceae	FC	P	2	0	0	0
<i>Uapaca guinensis</i> MULL. ARG.	Phyllanthaceae	OGC	P	4	1	12	71
<i>Vitex ferruginea</i> K. SCHUM. & THONN.	Lamiaceae	OGC	T	5	0	0	0
<i>Vitex welwitschii</i> GÜRKE	Lamiaceae	BGC	T	2	0	2	13
<i>Warneckea cauliflora</i>	Melastomataceae	BGC	T	3	0	0	0
<i>Warneckea congolensis</i> (A. & R. FERNANDES) JACQ.-FÉL.	Melastomataceae	FC	T	0	0	0	2
<i>Warneckea membranifolia</i> (HOOKER f.) JACQ.-FÉL	Melastomataceae	OGC	T	1	0	0	0
<i>Xylia ghesquieri</i> ROBYNS	Fabaceae	FC	-	0	0	20	26
<i>Xylopi aethiopica</i> (DUNAL) A. RICH.	Annonaceae	AT	P	0	1	1	5
<i>Xylopi hypolampra</i>	Annonaceae	OGC	P	0	0	5	1
<i>Xylopi phloiodora</i> MILDBR.	Annonaceae	BGC	P	1	0	0	0
<i>Zanthoxylum gillettii</i> (DE WILD.) P.G.WATERMAN	Rutaceae	BGC	P	6	0	44	8
<i>Zanthoxylum lemairei</i> (DE WILD.) P.G.WATERMAN	Rutaceae	BGC	P	1	0	1	0

Annexes 2. détail et valeurs de la diversité des 138 parcelles inventoriées dans le nord-est de la cuvette centrale congolaise (arbres de dbh \geq 10 cm). Les coordonnées géographiques du dispositif de l'Ituri (CEFRECOF-WCS) sont : 1°25' N, 28°35' E

plot_Id	site	Forest type	Rarefy	S₍₅₀₎	α Fisher	Plot size (ha)	Latitude	Longitude
J.L_YK1	Yoko	Mono	35	22.89	20.41	0.25	00°16'55.1"	025°18'36.0"
J.L_YK2	Yoko	Mono	27	19.87	13.91	0.25	00°16'52.4"	025°18'38.4"
J.L_YK3	Yoko	Mono	35	24.69	21.04	0.25	00°17'01.4"	025°18'34.6"
J.L_YK4	Yoko	Mono	35	24.2	20.02	0.25	00°17'03.8"	025°18'32.4"
J.L_YK5	Yoko	Mixed	37	26.56	22.06	0.25	00°17'17.9"	025°18'21.9"
J.L_YK6	Yoko	Mixed	45	27.91	26.15	0.25	00°17'17.4"	025°18'29.2"
J.L_YK7	Yoko	Mixed	56	32.71	38.63	0.25	00°17'25.6"	025°18'17.2"
J.L_YK8	Yoko	Mixed	51	30.99	37.34	0.25	00°17'27.1"	025°18'20.5"
J.L_YK9	Yoko	Mixed	47	33.93	47.78	0.25	00°17'50.2"	025°18'01.4"
J.L_YK10	Yoko	Mixed	38	30.59	33.26	0.25	00°17'50.5"	025°18'06.0"
J.L_YK11	Yoko	Mixed	53	32.19	38.51	0.25	00°17'59.7"	025°17'56.1"
J.L_YK12	Yoko	Mixed	50	28.19	29.96	0.25	00°18'01.8"	025°18'00.0"
J.L_YK13	Yoko	Mono	37	25.02	21.05	0.25	00°18'03.8"	025°17'42.8"
J.L_YK14	Yoko	Mono	39	28.61	27.9	0.25	00°18'03.8"	025°17'38.7"
J.L_YK15	Yoko	Mixed	51	34.47	47.09	0.25	00°18'45.6"	025°17'30.7"
J.L_YK16	Yoko	Mixed	63	33.94	46.81	0.25	00°18'45.6"	025°17'33.1"
J.L_YK17	Yoko	Mixed	43	27.63	26.44	0.25	00°18'48.3"	025°17'29.7"
J.L_YK18	Yoko	Mixed	37	26.88	21.24	0.25	00°18'48.3"	025°17'30.9"
J.L_YK19	Yoko	Mixed	41	26.02	23.32	0.25	00°18'23.8"	025°17'42.9"
J.L_YK20	Yoko	Mixed	42	27.74	27.55	0.25	00°18'24.0"	025°17'41.6"
J.L_YK21	Yoko	Mixed	41	29.43	28.72	0.25	00°18'27.1"	025°17'42.2"
J.L_YK22	Yoko	Mixed	50	33.08	38.78	0.25	00°18'29.5"	025°17'41.0"
J.L_YK23	Yoko	Mixed	55	32.45	40.49	0.25	00°18'46.6"	025°17'28.7"
J.L_YK24	Yoko	Mixed	53	31.67	37.73	0.25	00°18'47.1"	025°17'27.2"
J.L_YK25	Yoko	Mixed	39	31.44	33.38	0.25	00°18'48.3"	025°17'29.7"
J.L_YK26	Yoko	Mixed	47	29.81	31.06	0.25	00°18'49.1"	025°17'31.9"
J.L_YK27	Yoko	Mixed	29	25.33	21.22	0.25	00°18'47.7"	025°17'31.1"
J.L_YK28	Yoko	Mixed	35	24.59	22.53	0.25	00°18'47.3"	025°17'32.1"
J.L_YK29	Yoko	Mixed	51	32.72	37.76	0.25	00°18'57.1"	025°17'25.0"
J.L_YK30	Yoko	Mixed	29	23.08	16.17	0.25	00°18'56.8"	025°17'22.9"
J.L_YK31	Yoko	Mixed	44	30.08	32.23	0.25	00°19'02.4"	025°17'22.1"
J.L_YK32	Yoko	Mixed	47	30.48	32.68	0.25	00°19'04.6"	025°17'20.6"
J.L_RT33	Rubi	Mixed	25	18.48	11.47	0.25	02°18'27.1"	024°59'11.2"
J.L_RT34	Rubi	Mixed	36	25.61	21.33	0.25	02°18'20.7"	024°59'11.3"
J.L_RT35	Rubi	Mixed	31	21.44	15.5	0.25	02°18'20.7"	024°59'09.2"
J.L_RT36	Rubi	Mixed	23	16.48	9.468	0.25	02°18'38"	024°59'10.6"
J.L_RT37	Rubi	Mono	17	11.56	6.097	0.25	02°17'51"	024°59'06.3"
J.L_RT38	Rubi	Mono	20	13.03	7.439	0.25	02°17'47.7"	024°59'06.3"
J.L_RT39	Rubi	Mono	25	17.38	10.38	0.25	02°17'41.7"	024°59'05.9"
J.L_RT40	Rubi	Mono	13	9.83	3.73	0.25	02°17'31.4"	024°59'07.8"
J.L_UM41	Uma	Mono	33	25.19	22.19	0.25	00°27'33.2"	025°51'49.5"
J.L_UM42	Uma	Mono	39	29.52	32.75	0.25	00°27'33.3"	025°51'42.8"
J.L_UM43	Uma	Mono	41	27.21	26.22	0.25	00°27'33.9"	025°51'36.7"
J.L_UM44	Uma	Mono	30	21.1	15.48	0.25	00°27'33.9"	025°51'30.4"

plot_Id	site	Forest type	Rarefy	S₍₅₀₎	α Fisher	Plot size (ha)	Latitude	Longitude
J.L_UM45	Uma	Mono	42	27.47	28.15	0.25	00°27'34.2"	025°51'23.8"
J.L_UM46	Uma	Mono	40	27.92	29.08	0.25	00°27'34.4"	025°51'17.2"
J.L_UM47	Uma	Mono	26	20.76	13.8	0.25	00°27'34.4"	025°51'10.4"
J.L_UM48	Uma	Mono	24	20.53	13.75	0.25	00°27'34.2"	025°51'04.9"
J.L_UM49	Uma	Mono	30	23.96	18.29	0.25	00°27'34.8"	025°50'58.7"
J.L_UM50	Uma	Mono	25	20.13	13.74	0.25	00°27'34.1"	025°50'51.8"
J.L_UM51	Uma	Mono	23	19.45	11.21	0.25	00°27'35.4"	025°50'45.5"
J.L_UM52	Uma	Mono	37	25.71	19.73	0.25	00°27'35.2"	025°50'39.3"
J.L_UM53	Uma	Mono	31	22.59	16.43	0.25	00°33'18.4"	025°47'57.0"
J.L_UM54	Uma	Mono	31	22.81	17.39	0.25	00°33'25.1"	025°47'57.4"
J.L_UM55	Uma	Mono	25	20.97	14.46	0.25	00°33'31.3"	025°47'58.0"
J.L_UM56	Uma	Mono	26	20.02	13.66	0.25	00°33'38.0"	025°47'57.9"
J.L_UM57	Uma	Mono	28	21.22	14.3	0.25	00°33'44.4"	025°47'58.3"
J.L_UM58	Uma	Mono	30	22.25	16.87	0.25	00°33'50.7"	025°47'58.2"
J.L_UM59	Uma	Mono	29	23.22	16.72	0.25	00°33'57.3"	025°47'58.4"
J.L_UM60	Uma	Mono	32	24.79	19.3	0.25	00°34'03.5"	025°47'58.6"
J.L_UM61	Uma	Mono	28	20.93	14.3	0.25	00°34'10.3"	025°47'58.6"
J.L_UM62	Uma	Mono	27	19.66	12.07	0.25	00°34'16.9"	025°47'58.8"
J.L_UM63	Uma	Mono	26	19.69	12.26	0.25	00°34'23.3"	025°47'58.5"
J.L_UM64	Uma	Mono	31	23.14	17.05	0.25	00°34'29.8"	025°47'58.4"
J.L_UM65	Uma	Mixed	61	35.47	54.8	0.25	00°38'39.7"	025°51'53.7"
J.L_UM66	Uma	Mixed	54	32.94	40.56	0.25	00°38'40.6"	025°51'53.7"
J.L_UM67	Uma	Mixed	46	26.92	28.66	0.25	00°38'41.2"	025°51'53.6"
J.L_UM68	Uma	Mixed	51	28.54	32.13	0.25	00°38'41.8"	025°51'53.7"
J.L_UM69	Uma	Mixed	39	24.91	20.35	0.25	00°38'38.8"	025°51'51.8"
J.L_UM70	Uma	Mixed	41	26.09	22.13	0.25	00°38'37.9"	025°51'51.8"
J.L_UM71	Uma	Mixed	41	26.07	22.29	0.25	00°38'37.4"	025°51'51.8"
J.L_UM72	Uma	Mixed	47	28.87	28	0.25	00°38'36.2"	025°51'51.6"
J.L_UM73	Uma	Mixed	47	28.94	31.06	0.25	00°38'38.3"	025°51'50.0"
J.L_UM74	Uma	Mixed	39	26.22	21.74	0.25	00°38'37.3"	025°51'50.1"
J.L_UM75	Uma	Mixed	36	26.35	22.24	0.25	00°38'37.0"	025°51'50.1"
J.L_UM76	Uma	Mixed	41	28.33	29.47	0.25	00°38'36.8"	025°51'49.9"
J.L_UM77	Uma	Mixed	32	24.04	17.91	0.25	00°32'45.4"	025°51'46.3"
J.L_UM78	Uma	Mixed	47	30.82	35.46	0.25	00°32'46.3"	025°51'46.3"
J.L_UM79	Uma	Mixed	43	30.04	31.44	0.25	00°32'47.1"	025°51'46.4"
J.L_UM80	Uma	Mixed	21	20.48	12.85	0.25	00°32'47.9"	025°52'46.3"
J.L_UM81	Uma	Mixed	37	27.55	27.54	0.25	00°32'45.6"	025°51'49.3"
J.L_UM82	Uma	Mixed	40	25.24	22.26	0.25	00°32'46.3"	025°51'49.4"
J.L_UM83	Uma	Mixed	31	26.31	22.01	0.25	00°32'47.2"	025°51'49.2"
J.L_UM84	Uma	Mixed	32	25.48	23.18	0.25	00°32'47.8"	025°51'49.3"
J.L_UM85	Uma	Mixed	42	28.32	28.47	0.25	00°32'47.1"	025°51'52.5"
J.L_UM86	Uma	Mixed	30	22.15	15.35	0.25	00°32'45.2"	025°51'53.8"
J.L_UM87	Uma	Mixed	33	26.13	21.88	0.25	00°32'47.2"	025°51'49.3"
J.L_UM88	Uma	Mixed	28	23.6	18.08	0.25	00°32'45.2"	025°51'53.8"
J.L_UM89	Uma	Mixed	46	31.54	37.15	0.25	00°27'49.8"	025°51'59.4"
J.L_UM90	Uma	Mixed	42	29.67	31.5	0.25	00°27'49.3"	025°51'59.5"
J.L_UM91	Uma	Mixed	35	30.72	33.27	0.25	00°27'48.7"	025°51'59.6"

plot_Id	site	Forest type	Rarefy	S₍₅₀₎	α Fisher	Plot size (ha)	Latitude	Longitude
J.L_UM92	Uma	Mixed	44	30.6	33.54	0.25	00°27'47.4"	025°51'59.7"
J.L_UM93	Uma	Mixed	62	33.82	45.6	0.25	00°27'50.0"	025°51'56.3"
J.L_UM94	Uma	Mixed	47	29.28	33.04	0.25	00°27'49.2"	025°51'56.1"
J.L_UM95	Uma	Mixed	51	30.53	34.12	0.25	00°27'48.5"	025°51'56.3"
J.L_UM96	Uma	Mixed	50	31.18	36.55	0.25	00°27'47.2"	025°51'56.4"
J.L_UM97	Uma	Mixed	53	31.96	40.69	0.25	00°27'50.6"	025°51'52.6"
J.L_UM98	Uma	Mixed	38	30	29.73	0.25	00°27'48.8"	025°51'52.9"
J.L_UM99	Uma	Mixed	53	31.6	35.03	0.25	00°27'48.4"	025°51'52.9"
J.L_UM100	Uma	Mixed	60	33.81	39.78	0.25	00°27'47.9"	025°51'52.8"
REDD_UNIKIS101	RFO	Mixed	27	19.09	13.53	0.25	01°28'52.5"	029°05'53.5"
REDD_UNIKIS102	RFO	Mixed	38	22.27	20.1	0.25	01°28'37.6"	029°06'20.0"
REDD_UNIKIS103	RFO	Mixed	29	18.56	13.16	0.25	01°28'53.8"	029°06'32.7"
REDD_UNIKIS104	RFO	Mixed	37	23.66	18.29	0.25	01°28'13.7"	029°06'43.6"
REDD_UNIKIS105	RFO	Mixed	34	21.14	15.72	0.25	01°27'59.7"	029°05'51.2"
REDD_UNIKIS106	RFO	Mixed	40	27.06	24.71	0.25	01°28'53.8"	029°07'16.6"
REDD_UNIKIS107	RFO	Mixed	31	21.44	15.27	0.25	01°28'59.0"	029°07'51.0"
REDD_UNIKIS108	RFO	Mixed	39	23.79	20.93	0.25	01°28'39.0"	029°07'55.4"
REDD_UNIKIS109	RFO	Mixed	28	19.4	11.92	0.25	01°28'03.4"	029°08'09.4"
REDD_UNIKIS110	RFO	Mixed	30	21.68	14.13	0.25	01°28'16.7"	029°07'34.9"
REDD_UNIKIS111	RFO	Mixed	31	18.63	14.64	0.25	01°27'26.8"	029°06'00.9"
REDD_UNIKIS112	RFO	Mixed	21	11.85	7.142	0.25	01°27'38.5"	029°06'32.7"
REDD_UNIKIS113	RFO	Mixed	30	16.81	11.86	0.25	01°27'09.8"	029°06'38.1"
REDD_UNIKIS114	RFO	Mixed	23	17.28	10.71	0.25	01°27'10.6"	029°05'53.9"
REDD_UNIKIS115	RFO	Mixed	30	17.14	12.01	0.25	01°26'53.9"	029°07'11.9"
REDD_UNIKIS116	RFO	Mixed	22	15.12	7.539	0.25	01°26'46.7"	029°07'39.4"
REDD_UNIKIS117	RFO	Mixed	31	21.04	14.84	0.25	01°27'13.2"	029°07'37.2"
REDD_UNIKIS118	RFO	Mixed	30	21.75	14.03	0.25	01°27'38.3"	029°07'31.8"
ITURI_Plot119	RFO	Mono	42	24.92	25.95	0.25		
ITURI_Plot120	RFO	Mono	42	31.33	36.4	0.25		
ITURI_Plot121	RFO	Mono	41	24.28	23.89	0.25		
ITURI_Plot122	RFO	Mono	47	27.84	30.47	0.25		
ITURI_Plot123	RFO	Mono	9	8.09	2.936	0.25		
ITURI_Plot124	RFO	Mono	19	14.66	7.877	0.25		
ITURI_Plot125	RFO	Mono	7	7	2.215	0.25		
ITURI_Plot126	RFO	Mono	18	12.6	7.028	0.25		
ITURI_Plot127	RFO	Mono	37	26.05	23.23	0.25		
ITURI_Plot128	RFO	Mono	33	19.88	16.8	0.25		
ITURI_Plot129	RFO	Mono	11	9.01	3.716	0.25		
ITURI_Plot130	RFO	Mono	12	8.44	3.915	0.25		
ITURI_Plot131	RFO	Mono	19	14.35	7.819	0.25		
ITURI_Plot132	RFO	Mono	23	14.31	9.648	0.25		
ITURI_Plot133	RFO	Mono	25	17.27	9.991	0.25		
ITURI_Plot134	RFO	Mono	12	7.51	3.505	0.25		
ITURI_Plot135	RFO	Mono	24	15.08	10.27	0.25		
ITURI_Plot136	RFO	Mono	13	9.66	4.511	0.25		
ITURI_Plot137	RFO	Mono	30	17.05	12.98	0.25		
ITURI_Plot138	RFO	Mono	30	19.01	15.76	0.25		

