

Agronomie
Gembloux



Les forêts de la Tshopo

Écologie, histoire et composition



Jan BOGAERT, Hans BEECKMAN, Charles DE CANNIÈRE,
Pierre DEFURNY, Quentin PONETTE



Presses Universitaires de Liège

Agronomie
Gembloux



LES FORÊTS DE LA TSHOPO ÉCOLOGIE, HISTOIRE ET COMPOSITION



Presses Universitaires de Liège

LES FORÊTS DE LA TSHOPO

ÉCOLOGIE, HISTOIRE ET COMPOSITION

Jan BOGAERT
Hans BEECKMAN
Charles DE CANNIÈRE
Pierre DEFURNY
Quentin PONETTE
Éditeurs scientifiques

Photo de couverture : Forêt monodominante à Brachystegia (Réserve de Biosphère de Yangambi, Novembre 2017) © L. IYONGO WAYA MONGO

2020



<http://www.pressesagro.be/e-book/9782870161579.pdf>

<http://hdl.handle.net/2268/253707>

(La version numérique contient certaines figures et photos en couleur)

© 2020, LES PRESSES AGRONOMIQUES DE GEMBLOUX, A.S.B.L.

Passage des Déportés 2 — B-5030 Gembloux (Belgique)

Tél. : +32 (0) 81 62 22 42

E-mail : pressesagro.gembloux@uliege.be URL : www.pressesagro.be

D/2020/1665/157

ISBN 978-2-87016-157-9

Cette œuvre est sous licence Creative Commons. Vous êtes libre de reproduire, de modifier, de distribuer et de communiquer cette création au public selon les conditions suivantes :

- *paternité (BY) : vous devez citer le nom de l'auteur original de la manière indiquée par l'auteur de l'œuvre ou le titulaire des droits qui vous confère cette autorisation (mais pas d'une manière qui suggérerait qu'ils vous soutiennent ou approuvent votre utilisation de l'œuvre) ;*
- *pas d'utilisation commerciale (NC) : vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales ;*
- *partage des conditions initiales à l'identique (SA) : si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci.*

À chaque réutilisation ou distribution de cette création, vous devez faire apparaître clairement au public les conditions contractuelles de sa mise à disposition. Chacune de ces conditions peut être levée si vous obtenez l'autorisation du titulaire des droits sur cette œuvre. Rien dans ce contrat ne diminue ou ne restreint le droit moral de l'auteur.

<http://creativecommons.org/licences/by-nc-sa/4.0/deed.fr>

**Publié avec l'aide du Service public de Wallonie
(Aides à la promotion de l'emploi)**

Ce livre est dédié à Mme Bijoux Lituka, à M. Valentin Lobela Kombozi, au Professeur Jean-Pierre Lokombe Dimandja et au Professeur Joseph Ulyel Ali-Patho

Avant-propos

Les forêts du bassin du Congo constituent le deuxième plus grand massif de forêts tropicales au monde, après celui de l'Amazonie. Depuis longtemps, cette forêt unique a été source de toutes les convoitises et les conflits d'usages y ont été nombreux. La forêt était et restera un atout majeur pour le développement du Congo. Les exploitants forestiers devraient par conséquent être encouragés à mettre en œuvre des pratiques d'exploitation durables. Et l'État congolais devrait, pour cette raison, veiller au bon respect des législations. Malheureusement, le Code forestier est méconnu tant par les agents forestiers chargés de sa mise en œuvre que par la population qui vit de la forêt. Un travail d'information, d'éducation, de formation et de vulgarisation s'impose donc. Un des objectifs du Code forestier est d'introduire la notion de durabilité dans l'aménagement. La coopération universitaire constitue un moyen approprié de répondre à ce besoin prioritaire par le renforcement de la capacité des institutions académiques et des organisations de la société civile à appliquer les concepts et méthodes caractéristiques de l'aménagement durable des ressources forestières au profit de tous les acteurs concernés.

Début avril 2009, un Projet interuniversitaire ciblé (PIC) financé par l'ARES (ex CUD), intitulé «Appui à l'organisation d'un master en aménagement forestier pour le renforcement des capacités des chercheurs congolais en vue de la relance socio-économique de la République démocratique du Congo–AFORCO», a été mis en œuvre. Afin d'atteindre ses objectifs, ciblant le renforcement de l'expertise congolaise en aménagement forestier et l'application du Code forestier du 2002, le projet quinquennal (01.04.2009-31.03.2014) en question prévoyait deux activités principales, à savoir l'organisation d'une formation de troisième cycle de type DES ou master et l'organisation de quatre thèses de doctorat dans les disciplines scientifiques de la géomatique, l'écologie du paysage, l'écologie forestière et la biologie du bois. Le projet a été piloté initialement par un consortium formé par l'ULB, l'UCLouvain et le M.R.A.C. en Belgique, et par l'UNIKIS, l'ISEA/Ben et l'IFA/Ybi en République démocratique du Congo. L'ULiège (à travers GxABT) a rejoint le projet en 2011. Au niveau belge, les collègues H. Beeckman, J.-L. Blanchez, C. De Cannière, P. Defourny, J. Lejoly, D.V. Joiris et Q. Ponette ont contribué aux enseignements et à l'encadrement des recherches scientifiques. À Kisangani, ce sont les professeurs H. Nshimba Seya Wa Malale et J.-P. Mate Mweru, appuyés par leur collègue L. Ndjele Mianda-Bungi, qui ont animé avec beaucoup de souplesse, expertise et pragmatisme le projet en question. Ces équipes ont pu bénéficier de l'appui de leurs institutions respectives et de leurs collègues proches.

La première année du projet a été consacrée au «DES en aménagement forestier durable». L'appel à candidatures pour cette formation a généré 46 candidatures venant de toutes les parties du pays (Yangambi, Kisangani, Bukavu, Butembo, Kinshasa, Mbuji-Maji, etc.). Une sélection de 20 apprenant(e)s a pu être faite, sur base de la qualité académique et scientifique des dossiers reçus : J. Adheka Giria, A. Angbonga Basia, N. Bauma Geena, J. Bonyoma Lilenga, P. Dhechuvu N'Sungu, B. Hyangya Lwikitcha, V. Lobela Kombozi (†), J.D.D. Malongola Wandonge, J.P.P. Meniko To Hulu, J.F. Mikwa Ngamba, A. Motondo Mosuka, H. Ndinga Kimpembe, C. Nebesse, N. Ngalya Bengé, M. Ngemale Gbiadiri, D. Nkuma Mathie, J. Omatoko Mutangala, P. Onotamba Kondjo, J. Tshibamba Mukendi et S. Tutu ont formé la cohorte du DES en question. Seize apprenants ont mené à bien la formation ; les références

de leurs mémoires, qui ont été défendus les 13, 14 et 15 décembre 2010 et 7 juillet 2011, sont reprises en annexe 1.

Sur base des résultats obtenus pour le DES en aménagement forestier durable, quatre candidats ont été identifiés pour lesdites thèses de doctorat : A. Angbonga Basia (écologie forestière), J.P.P. Meniko To Hulu (écologie du paysage), J.F. Mikwa Ngamba (géomatique) et J. Tshibamba Mukendi (biologie du bois). Le candidat initialement sélectionné pour la thèse en géomatique, J.F. Mikwa Ngamba, a été prié de quitter le programme et a été remplacé en novembre 2011 par W. Kombe Ibey, un chercheur kinois sélectionné après un appel à candidatures. Le 22 décembre 2015, et ceci grâce à un financement complémentaire de l'ARES par le programme SOFT, J.P.P. Meniko To Hulu et J. Tshibamba Mukendi ont présenté publiquement leurs thèses de doctorat, défendues avec grande distinction, à Gembloux (Belgique), en présence du Recteur de l'UNIKIS, F. Toengaho Lokundo (voir annexe 2).

Il convient de noter que le projet AFORCO se situait au sein d'une série d'autres activités, également orientées vers le renforcement des capacités dans le domaine forestier, comme par exemple les projets REAFOR et REFORCO (financés par l'Union européenne et mis en œuvre par le CIFOR) ou comme une série de thèses de doctorat financées par d'autres bailleurs de fonds ou acteurs (publiques) (ENABEL (ex CTB), l'ERAIIFT (Unesco), FNRS-FRIA, etc.). Les thèses de doctorat présentées par L. Iyongo Waya Mongo, S. Alongo Longomba, S. Kumba Lubemba, B. Cassart, I. Bamba et F. Boyemba Bosela méritent d'être mentionnées à ce sujet. L'annexe 3 reprend une série de publications scientifiques réalisées dans le cadre de ces travaux.

Le projet AFORCO a indéniablement contribué au renforcement des capacités en aménagement durable forestier dans la région de Kisangani, caractérisée par de fortes pressions sur ses écosystèmes. Espérons que les projets déjà mis en œuvre puissent être complétés par de nouvelles initiatives de recherche et d'enseignement, afin de préserver durablement les services écosystémiques de ces massifs forestiers uniques au travers de l'implication des parties prenantes concernées et par la confirmation d'une conscience collective de l'importance de ces forêts de la Tshopo pour l'avenir de la société congolaise et ses régions limitrophes.

Jan BOGAERT

Préface

Voir un programme s'investir sur un site tel que celui de la Tshopo, déboucher à la fois sur une connaissance scientifique, profonde, robuste, ... et aboutir sur une formation d'étudiants congolais, principalement issus de la Tshopo, voilà une aubaine exceptionnelle et dont le présent ouvrage constitue un support incontournable, voire s'affirme comme une pierre angulaire éloquent ! Pour un ingénieur agronome (des eaux et forêts), à orientation tropicale, quel plaisir d'avoir l'opportunité de se plonger dans la biodiversité d'un tel site d'Afrique centrale !

Mais, en premier lieu, mettons en exergue une double liste élocuente. D'une part, nous avons retrouvé cinq éditeurs qui ont effectué et continuent à réaliser une carrière remarquable et polyglotte ; d'autre part, plus de quarante contributeurs, dont la majorité d'origine congolaise. Passons à présent en revue les quatre axes majeurs développés : écologie forestière, écologie du paysage, géomatique et biologie du bois. Il importe de rappeler que l'écologie forestière, qui englobe *de facto* les autres dans un livre qui porte sur les ressources forestières de la Tshopo, est un thème très large et diversifié. Il est donc logique que seuls certains aspects soient abordés, cependant ils le sont souvent non seulement avec une diversité complémentaire, mais encore suite à une étude approfondie.

Les quatre premières contributions concernent les Rongeurs de la réserve forestière de Masako. J.P.P. Meniko To Hulu est le meneur de ces recherches, réalisées sous l'encadrement de J. Bogaert. Le chapitre 4 permet de se familiariser avec quatre habitats différents, à savoir la forêt primaire, la forêt secondaire, la jachère jeune et la jachère vieille, les deux derniers issus de la dégradation de l'écosystème original. Il est dès lors possible pour le lecteur de découvrir en second lieu la mobilité spécifique des Rongeurs, thème traité dans le premier chapitre. Les fortes différences entre les quatre éléments du paysage sont défavorables aux mouvements de la plupart des individus. Une constatation importante pour l'avenir des Rongeurs dans une réserve soumise à des pressions anthropiques importantes. Quant au chapitre 3, il met en évidence l'existence d'une reproduction continue qui est justifiée par l'absence d'une saison sèche absolue. Les abondances en nombre de captures varient quant à elles avec les saisons, étant élevées en saison des pluies. En conclusion «l'effet saison» a été mis en évidence. Le lien entre ces études et le chapitre 15 est indéniable. Toutes ces études se situent dans le domaine de l'écologie du paysage, car ce sont la composition spatiale des habitats et leur degré d'anthropisation qui en forment les hypothèses centrales.

La biologie du bois, ici peut-être à interpréter comme la biologie ou l'écologie «historique», est le second grand axe scientifique de cet ouvrage. Le chapitre 5 s'intéresse aux forêts de la région de Kisangani. Il met en évidence l'apport unique des analyses pédoanthracologiques. Les chapitres 6 à 9 ont été effectués dans un autre site remarquable de la Tshopo, à savoir la réserve forestière de Yoko. Cet ensemble de cinq articles a été réalisé sous l'encadrement de H. Beeckman et C. De Cannière. Au cours de ces études, l'existence d'une similarité floristique entre quatre types forestiers différents a pu être mise en évidence ; elle s'avère d'une grande utilité pour évaluer les perturbations forestières. J. Tshibamba Mukendi est le moteur principal de ce thème.

Avec l'étude de l'estimation de la biomasse aérienne par le moyen des grands arbres dans la réserve forestière de Yoko (chapitre 10), un site bien connu des étudiants et des chercheurs de l'UNIKIS, le mécanisme REDD+ est mis en valeur et, selon les essences, des corrélations très fortes à satisfaisantes sont observées pour une forêt tropicale dense humide. Pour ce thème de géomatique, l'encadrement scientifique de P. Defourny a été évident.

Un nouvel ensemble d'études, se situant dans ledit vaste domaine de l'écologie forestière, a profité de l'encadrement de la plupart des éditeurs, Q. Ponette, J. Bogaert, C. De Cannière et H. Beeckman, à géométrie variable. Les approches sont multiples et diversifiées. Nous en citerons quelques-unes.

La réserve de biosphère de Yangambi a fait l'objet de l'étude de la biomasse aérienne d'une essence, mais encore du thème de conservation en son sein et à ses alentours. La mesure de la biomasse aérienne au niveau d'un individu via une équation de biomasse qui fait appel au DHP, à la densité du bois et à la hauteur est une approche classique qui a déjà fait ses preuves (chapitre 11). Avec les changements climatiques actuels, le réservoir (potentiel) de carbone des forêts tropicales est ciblé par beaucoup d'études et l'estimation performante de la biomasse aérienne devient un enjeu primordial pour atténuer l'augmentation de la température atmosphérique par une amplification de la séquestration du carbone. La densité du bois, sujette à des variations inter- et intra-individuelles en est un aspect important qui a été pris en considération tout comme la surface et la profondeur de la couronne.

Les traits foliaires s'avèrent un outil performant pour approcher les différences de stocks de carbone entre divers types de forêts. A. Angbonga et B. Cassart s'y sont investis, sous l'encadrement du collègue Q. Ponette (chapitres 12 et 13). La vitesse de décomposition de la litière foliaire de huit espèces en mélange deux à deux a été suivie. Cette décomposition est fondamentale pour la fertilité. Les teneurs en lignine ont évidemment un effet négatif. D'autre part, les stocks de carbone ont été étudiés tant dans la biomasse aérienne, que dans les horizons holorganiques et le sol minéral.

Dresser un historique (chapitre 14) de la recherche forestière dans et autour de la réserve de biosphère de Yangambi est une idée géniale. Elle est une occasion merveilleuse de retracer tant l'apport de l'INEAC que de suivre les développements actuels. Pour avoir été pris en charge pendant deux ans, de 1958 à 1960, par l'INEAC qui a financé nos études de licence en botanique à l'ULB, nous avons été fort impressionnés par cette contribution à cet ouvrage. La conclusion de préconiser, de réfléchir à un programme visant à l'amélioration des jachères forestières m'a séduit.

Une analyse multi-échelles de la structure spatiale, encadrée par C. De Cannière et J. Bogaert a été effectuée dans la réserve forestière de Yoko (chapitre 16). S. Kumba Lubemba en est l'auteur principal. Trois essences se sont avérées être les plus abondantes et les plus importantes en terme de structure au cours de cette étude s'appuyant entre autres sur la méthode de Ripley. Il s'agit de deux Caesalpinioideae, *Scorodophloeus zenkeri* et *Gilbertiodendron dewevrei* et d'une Phyllanthaceae, *Uapaca guineense*. Elles montrent une structure agrégée, pour laquelle cinq facteurs apparaissent impliqués, dont notamment les ectomycorhizes.

Les deux derniers articles (chapitres 17-18) abordent des thèmes de composition floristique, de structure et de dynamique dans des chablis de deux forêts situées en province de Tshopo, à savoir la forêt de Kandangba et la réserve de biosphère de Yangambi. H. Nshimba Seya Wa Malale est chaque fois un des auteurs principaux. Divers intérêts sont évidents. Ainsi la comparaison de la dynamique dans des chablis de trois forêts différentes ou encore la connaissance d'une forêt mature dans un site menacé par l'installation d'une cimenterie.

En conclusion, voici un ouvrage remarquable ! Et il faut se réjouir de pouvoir le consulter. Félicitations et un grand bravo à tous les auteurs.

François MALAISE
Professeur émérite d'écologie et de botanique tropicales

Remerciements

Le projet intitulé «Appui à l'organisation d'un master en aménagement forestier pour le renforcement des capacités des chercheurs congolais en vue de la relance socio-économique de la République démocratique du Congo–AFORCO» a été financé par l'Académie de recherche et d'enseignement supérieur (ARES, ex CUD). Les thèses de J.P.P. Meniko To Hulu et J. Tshibamba Mukendi ont été co-financées par un crédit SOFT (soutien à la finalisation de thèses) de l'ARES. Les éditeurs scientifiques remercient les membres de l'équipe de l'ARES qui gèrent les projets de recherche pour le développement et les projets de formation sud, antérieurement appelés projets interuniversitaires ciblés, pour leur disponibilité et leur aide lors de mise en œuvre du projet : Murielle Andersson, Véronique Schmit, Fanny Bernard et Anne-Marie Decoster. Les éditeurs scientifiques tiennent à témoigner leur reconnaissance aux institutions académiques principalement impliquées dans ce projet pour leur appui et pour les facilités offertes : l'Université libre de Bruxelles, l'Université de Liège–Gembloux Agro-Bio Tech, l'Université catholique de Louvain, le Musée royal de l'Afrique centrale, l'Université de Kisangani, l'Institut facultaire des Sciences agronomiques de Yangambi, l'Institut supérieur d'Études agronomiques de Bengamisa et l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO).

Il convient également de mentionner, entre autres, l'agence ENABEL, l'agence Wallonie-Bruxelles international, le Fonds David et Alice Van Buuren (ULB), le projet XYLAREDD, le projet REAFOR, le projet REFORCO, le projet MBISA, l'École régionale post-universitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux (ERAIFT), le Centre de Surveillance de la Biodiversité (CSB-UNIKIS), l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, la coupole VLIR-UOS, le Scolasticat Père Dehon, la Politique scientifique fédérale (BELSPO), et le Fonds de la Recherche scientifique – Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FNRS-FRIA) pour leur appui financier, logistique et scientifique. Ceux qui ont été actifs directement ou indirectement dans l'enseignement des cours du DES en aménagement forestier durable et/ou dans l'encadrement et l'évaluation des travaux de fin d'études ont eu une contribution significative au renforcement des capacités ciblées par ce projet.

Les éditeurs remercient les auteurs des chapitres pour leurs manuscrits et pour la préparation des versions révisées. Les personnes suivantes méritent d'être citées pour leurs contributions à une ou plusieurs études présentées dans cet ouvrage : Norbert Letemandia, Doz Mukulutage, Arnaud Monty, Godefroid Monde, Félicien Bola, Edouard Ilunga, Donato Kaya, Marie André, Patrick Mutombo, Bob Samunyang, Papy Meniko, Douglas Akaibe, Ledjo Buli, Coucou Meniko, Karin Henin, Joris Van Acker, Jan Van Den Bulcke et Maaiké De Ridder. Les éditeurs scientifiques et les auteurs des chapitres expriment leur reconnaissance aux collaboratrices des Presses agronomiques de Gembloux pour leur implication dans la finalisation de cet ouvrage. Que ceux qui ne se retrouvent pas sur cette page mais qui ont contribué aux activités reprises dans cet ouvrage, ou qui ont mis à la disposition un appui financier, sachent que leurs contributions ont également été indispensables et par conséquent fortement appréciées.

Jan BOGAERT

Biographies des éditeurs scientifiques



JAN BOGAERT (Beveren, Belgique, 1970) est professeur ordinaire à l'Université de Liège (Gembloux Agro-Bio Tech). Après avoir obtenu une licence de biologie à l'Université d'Anvers (1992) et un master de bioingénieur à l'Université de Gand (1996), il entame une thèse de doctorat en écologie du paysage (1996-2000) à l'Université d'Anvers sous la direction de feu le Professeur Ivan Impens (1935-2014), spécialiste en écologie terrestre. Ensuite, il effectue des recherches postdoctorales à la *Boston University* (en 2001) et à l'Université d'Anvers (en 2002-2003), avant d'être recruté à l'Université libre de Bruxelles (2003) pour la chaire d'écologie du paysage. En 2011, il rejoint l'Unité Biodiversité et Paysage de Gembloux Agro-Bio Tech. Les enseignements et recherches qui y sont menées par Jan Bogaert concernent principalement l'écologie du paysage, l'écologie urbaine et l'analyse quantitative des paysages; l'anthropisation des paysages et la périurbanisation constituent des orientations plus récentes de ses travaux, ainsi que la «chorologie», une nouvelle discipline orientée vers l'étude des espaces géographiques en considérant leur disponibilité de plus en plus limitée suite à des pratiques – écologiques, socio-économiques, etc. – non durables. Jan Bogaert a (co) encadré une quarantaine de thèses de doctorat, dont la majeure partie en Afrique subsaharienne et/ou soutenue par des chercheurs du Sud. Il participe aux programmes de coopération universitaire en République démocratique du Congo, au Bénin, au Burundi, au Niger, en Éthiopie, au Burkina Faso, et à Madagascar depuis 2004, comme partenaire ou coordinateur. Il est également titulaire d'une chaire internationale à l'ERAIFT (Unesco, Kinshasa, République démocratique du Congo) et il est membre du conseil d'administration de cette même institution. Jan Bogaert est actuellement le président du Centre pour le Partenariat et la Coopération au Développement (PACODEL) de l'Université de Liège. Il est rédacteur en chef de la revue scientifique *Tropicultura*. Il est président de l'asbl qui gère la Maison internationale de Gembloux. Il a récemment publié les ouvrages «Les vers à soie malgaches – Enjeux écologiques et économiques» (avec François Verheggen et Éric Haubruge; Presses agronomiques de Gembloux, 2013), «Biocultural landscapes – Diversity, functions and values» (avec Sun-Kee Hong et Qingwen Min; Springer, 2014), «Territoires périurbains – Développement, enjeux et perspectives dans les pays du Sud» (avec Jean-Marie Halleux; Presses agronomiques de Gembloux, 2015) et «Anthropisation des paysages katangais» (avec Gilles Colinet et Grégory Mahy; Presses agronomiques de Gembloux, 2018). Jan Bogaert a été admis en 2013 à l'Académie royale des Sciences d'Outre-Mer.



HANS BEECKMAN (Gent, Belgique, 1959) est chef du service de la Biologie du bois au Musée royal de l'Afrique centrale (Belgique) et conservateur du *Terouren xyliarium*. Il a fait ses études en agronomie orientation 'Eaux et Forêts et Conservation de la Nature' à l'Université de Gand (diplômé en 1982). Après ses études, il a été assistant du Professeur Jef Schalck, directeur des Laboratoires d'Écologie végétale et de la Technologie du Bois. Hans Beeckman a été, au début de sa carrière, responsable de l'organisation des travaux pratiques dans le cadre des cours sur la phytosociologie, l'exploitation forestière et la systématique appliquée des plantes tropicales. Après la retraite du Professeur Jef Schalck, Hans Beeckman fut nommé *Lecturer* à l'Université de Gand en 1988. En 1991, il est

nommé par décret royal au Musée royal d'Afrique centrale, plus spécifiquement à la section de l'économie agricole et forestière. Il est cependant toujours resté impliqué dans l'enseignement supérieur au sein de diverses institutions. Il a été conférencier à l'École nationale supérieure des Arts visuels de La Cambre (Bruxelles) et titulaire du cours 'Anatomie et identification du bois' (1994-2001). Il a été professeur invité à l'Université de Gand (1997-2002) et chargé des cours en 'Écologie numérique de la végétation et écologie des systèmes'. À l'Université de Kisangani, il a été chargé du cours d'Anatomie et des propriétés du bois' en 2008 et 2009. Avec son équipe, il étudie les bois tropicaux, surtout ceux d'Afrique centrale, généralement dans un contexte de gestion et d'écologie forestière. Le bois est considéré comme un organisme vivant qui, à l'instar de tous les organismes vivants, est composé de cellules, qui est le résultat d'une croissance et qui se caractérise par une diversité particulièrement grande. Les projets de recherche se focalisent sur la structure microscopique des plantes ligneuses (l'anatomie du bois) et sur la croissance d'arbres tropicaux (la dendrochronologie). La diversité des bois tropicaux est le thème principal des activités de valorisation du *Terouren xyliarium*, une collection de référence d'échantillons de bois de 13 000 espèces botaniques et 80 000 spécimens. Cette collection est la plus grande de par le monde. Les thèmes de recherche incluent : l'analyse de l'histoire de la végétation forestière sur base de charbon de bois fossile, l'âge des arbres de la forêt tropicale, les rythmes de croissance de ces arbres et la séquestration du carbone. Les travaux de terrain ont généralement lieu dans les réserves de la biosphère de la République démocratique du Congo, à Luki au Mayombe et à Yangambi. Les projets se greffent principalement au concept de '*Man & Biosphere*' de l'Unesco où l'équilibre entre le monitoring dans les zones centrales, la formation et expériences dans les zones tampons et des actions de développement dans les zones de transition est privilégié. Dans le cadre du projet FORETS, coordonné par le CIFOR, l'équipe de Hans Beeckman installe un laboratoire de biologie du bois à Yangambi pour permettre des recherches sur le bois au cœur même du bassin du Congo.



CHARLES DE CANNIÈRE (Uccle, Belgique, 1958) est chargé de cours à l'École interfacultaire de Bioingénieurs de l'Université libre de Bruxelles (ULB). Porteur du diplôme d'ingénieur agronome en 'Eaux et Forêts' de l'Université catholique de Louvain (UCLouvain, 1981), il démarre sa carrière dans une exploitation agricole en Ontario (Canada). Après un séjour de deux ans, il revient (1984) en Belgique pour effectuer un doctorat en tant qu'assistant de l'Unité des Eaux et Forêts de l'UCLouvain. Il y présente sa thèse (1990) en amélioration génétique des espèces forestières

sous la direction du Professeur Pierre André. Il est alors engagé comme enseignant-chercheur à l'Institut supérieur d'Agriculture de Beauvais (France) pour assurer la codirection du Département des Biotechnologies végétales et Amélioration des Plantes. En 1992, il est intégré comme chercheur dans le Groupe régional pour l'Amélioration génétique des Espèces forestières de l'Unité des Eaux et Forêts de l'UCLouvain. Durant ces années, ses travaux de recherche sont consacrés aux techniques de multiplication *in vitro* des essences résineuses et à l'analyse de la variabilité générée au sein des clones constitués. À la fin 1993, il devient directeur du Centre luxembourgeois de l'ULB et y mène pendant dix ans des travaux sur les relations entre la sylviculture et la qualité du bois. En 2003, il est rapatrié au sein du corps académique de l'ULB. Il rejoint (2006) l'Unité Écologie du Paysage et Systèmes de Production végétale (EPSPV) dont il assure la direction depuis 2011. Ses centres d'intérêts concernent les déclin forestiers causés par l'interaction de facteurs biotiques et abiotiques, la déforestation en Afrique centrale et de l'Ouest, la dynamique de séquestration du carbone dans les forêts

hétérogènes d'Afrique centrale, la croissance de l'arbre et la formation du bois dans les forêts tropicales et la foresterie paysanne ou agroforesterie. Il a (co)encadré une vingtaine de thèses sur ces sujets, et participe aux programmes de la coopération universitaire au développement comme coordonnateur ou partenaire au Bénin, en République démocratique du Congo et au Burkina Faso. Aujourd'hui, le centre de gravité des activités développées par le service EPSPV s'est clairement déplacé vers l'agroécologie en vertu de recrutements orientés vers ce domaine. Ce sont des approches transversales visant à relier les processus agroécologiques et socioéconomiques et donc à développer des systèmes alternatifs de production agricole et forestière qui sont désormais privilégiés. L'unité de recherche a donc été rebaptisée *Agroecology lab – the ecology of food and wood*.



PIERRE DEFOURNY (Liège, Belgique, 1963) dirige l'équipe de recherche en géomatique de l'*Earth and Life Institute* de l'Université catholique de Louvain (UCLouvain) depuis 1993. Professeur ordinaire depuis 2009, il enseigne la géomatique, la télédétection aérienne et spatiale et l'aménagement du territoire à la Faculté des Bioingénieurs et à la Faculté d'Architecture, d'Ingénierie architecturale et d'Urbanisme de l'UCLouvain à Louvain-la-Neuve (Belgique). De 2010 à 2015, il est le président-fondateur de l'*Earth and Life Institute* qui rassemble plus de 350 scientifiques engagés dans la compréhension des processus fondamentaux de la planète et le développement de solutions durables pour faire face aux enjeux sociétaux au Nord comme au Sud. Il a également initié le réseau JECAM – *Joint Experiment for Crop Assessment and Monitoring* – rassemblant des sites de suivi agricole répartis sur l'ensemble de la planète pour mener les activités de R&D de GEOGLAM lancé par le G20 en 2010 en réponse à la volatilité des prix agricoles sur les marchés internationaux. Pierre Defourny est un chercheur spécialisé dans l'observation par satellite des surfaces terrestres (suivi agricole, cartographie forestière et détection du changement de l'occupation du sol) et dans la modélisation des dynamiques territoriales tant pour les pays industrialisés que pour les pays du Sud. Après une thèse de doctorat sur le suivi de la biomasse ligneuse en Afrique de l'Ouest, il a travaillé deux ans comme analyste pour l'UNEP GRID Office à l'*Asian Institute of Technology* (Bangkok, Thaïlande). Il a également séjourné comme chercheur au NASA *Goddard Space Flight Center* (1 an, USA) et au CIMMYT (6 mois, Mexique). À la faveur de nombreuses missions cartographiques, il a développé une expertise de terrain dans de nombreux pays d'Afrique, d'Asie et d'Europe. Expert pour différentes organisations internationales (dont l'Agence spatiale européenne, la NASA, la FAO, l'Unesco et l'Union européenne), il a contribué à la définition de plusieurs satellites d'observation de la terre. Coordinateur de nombreux projets internationaux de recherche, ses travaux ont fourni les premières estimations de la déforestation et de la reforestation dans le bassin du Congo, une série de cartes mondiales de l'occupation du sol à 300 m (maps.elie.ucl.ac.be/CCI/viewer/) et le premier système *open source* de traitement automatique des données des satellites Sentinel pour l'agriculture. Depuis 2005, il est membre fondateur de l'Observatoire des Forêts d'Afrique centrale (OFAC) dans le cadre d'un large partenariat international qui établit régulièrement un rapport sur l'état des forêts du bassin du Congo à destination des décideurs. Sous sa supervision, une nouvelle cartographie nationale de la République démocratique du Congo a été publiée en 2007, les cartes détaillées des cinq sites du patrimoine mondial et différentes planches topographiques au 1:200 000 ont été produites et diffusées largement (maps.elie.ucl.ac.be/geoportail/). Ces travaux incluent notamment la région de Kisangani et une cartographie détaillée de la station de recherche de Yangambi au 1:70 000.



QUENTIN PONETTE (Tournai, Belgique, 1965) est professeur ordinaire à l'UCLouvain. Diplômé ingénieur agronome orientation 'Eaux et Forêts' en 1988, il obtient ensuite une maîtrise en agronomie tropicale et subtropicale (1989). Passionné par les sols et les forêts, il réalise alors une thèse de doctorat sur la restauration des sols forestiers acides par apport d'amendements, sous la direction du Professeur J. Dufey (1989-1994). De 1994 à 1999, il effectue deux séjours de recherche comme post-doctorant dans l'équipe 'Cycles biogéochimiques' de l'INRA-Nancy et travaille à l'Office national des Forêts dans le cadre du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR). Il rejoint l'UCLouvain en 1999. Il y enseigne les sciences forestières (écologie forestière, dendrométrie, sylviculture, aménagement) à la Faculté des Bioingénieurs. Ses recherches se déroulent au sein de l'*Earth and Life Institute* – pôle *Environmental sciences*. Elles portent sur le fonctionnement biogéochimique des écosystèmes forestiers, en zone tempérée et tropicale, en réponse aux changements globaux et aux pratiques de gestion. Il s'intéresse en particulier à la fertilité à long terme des écosystèmes forestiers (cycle des éléments minéraux), au fonctionnement des peuplements mélangés et à la séquestration du carbone. Il participe à de nombreux projets de recherche aux niveaux régional, national et international, et est responsable du suivi scientifique du réseau ICP Forests de niveaux II & III en Wallonie. Il est aussi membre actif du réseau TreeDivNet (<http://www.treedivnet.ugent.be/>) qui regroupe des dispositifs expérimentaux permettant de tester l'impact de la diversité des espèces ligneuses en forêt. Président du Centre de Développement agroforestier de Chimay (CDAF) et membre du CA de l'asbl Forêt wallonne, il a un intérêt particulier pour la transmission des résultats de la recherche vers la pratique.

Quelques témoignages

... sur la genèse du projet ...

Le projet AFORCO est né à l'issue de notre participation à la Conférence internationale sur la Gestion durable des Forêts du bassin du Congo, tenue au palais d'Egmont à Bruxelles, en 2007. À l'issue de cette conférence, le ministre belge de la Coopération au Développement à l'époque, A. De Decker, a exprimé le fait que la Belgique était favorable à soutenir des projets de formation ou de recherche dans le domaine de la gestion durable des forêts congolaises. Cette communication nous a fortement marqués, si bien qu'à l'issue de cette réunion l'idée d'élaborer un projet de formation dans le domaine de la biodiversité a germé dans notre mémoire. Ainsi, de concert avec le Professeur Jan Bogaert, nous avons proposé un programme de DES et quatre thèses de doctorat dans le domaine de l'aménagement forestier durable. Cette idée a été saluée par notre partenaire belge qui nous a incités à rédiger une lettre d'intention pour gérer collégialement ce programme. Ainsi, nous avons commencé à mobiliser les ressources humaines locales et belges qui accepteraient de collaborer dans ce programme. Ils provenaient respectivement de l'ULB, du M.R.A.C. et de l'UCLouvain.



Quelques apprenants du DES en aménagement forestier durable, accompagnés par les Professeurs J.-L. BLANCHEZ, J.-P. MATE MWERU et L. NDJELE MIANDA-BUNGI.

Le programme de cours a été rédigé de manière participative, en collaboration avec les homologues congolais. La formation a été arrimée sur le système LMD, conformément à l'esprit de Bologne. Le projet AFORCO serait à l'origine de l'introduction de ce système d'enseignement à l'UNIKIS. Les apprenants au niveau master ont été sélectionnés au niveau national sur base de l'analyse objective de leurs dossiers. Une autre particularité importante dans la stratégie des enseignements a été l'organisation en binôme des cours. Pour un cours donné, il y avait à chaque fois un tandem constitué d'un professeur local avec son homologue belge. Il en était de même de l'organisation des travaux de mémoire de master et des thèses de doctorat. Ce système d'enseignement en binôme a permis aux enseignants d'échanger leurs expériences et aux enseignants du Sud de s'armer davantage et de s'appropriier les enseignements. Notons que les divers programmes de formations internationales organisées grâce à l'appui du CIFOR ont continué à pérenniser cette stratégie d'enseignement.

Comme principaux livrables de ce programme, figurent le renforcement des capacités du personnel scientifique et académique à Kisangani et ailleurs en République démocratique du Congo et, de ce fait, la contribution réelle du projet à la relève académique. En effet, une petite vingtaine de masters ont été formés, parmi lesquels quatre ont été retenus suite à leurs performances pour réaliser des thèses de doctorat. Les infrastructures de recherche ont été renforcées et un esprit de collaboration et d'ouverture scientifique s'est installé. Nous pouvons affirmer que le projet AFORCO a constitué un levier important dans l'organisation des formations internationales au niveau du 3^e cycle à l'UNIKIS et a joué un rôle important dans son rayonnement scientifique.

Professeur Jean-Pierre MATE MWERU
Coordinateur local



Travaux pratiques du cours d'écologie du paysage (2009-2010) avec les étudiants du DES en aménagement forestier durable, forêt de Masako (encadrement par S. KUMBA LUBEMBA).

... sur la place des sciences sociales ...

Au sein du master en aménagement forestier, le Centre d'Anthropologie culturelle de l'ULB a contribué au programme de cours à l'intention des étudiants de l'Université de Kisangani. Du 27 au 30 novembre 2009, le Professeur Daou Véronique Joiris, Docteur en anthropologie sociale et consultante spécialisée en anthropologie de l'environnement, a dispensé le cours d'«Approche terroir appliquée à la démarche participative». Cet enseignement a adressé la dimension sociale de la gestion participative des massifs forestiers du point de vue de l'aménagement du territoire et du foncier coutumier.

Ainsi, le programme CUD–PIC AFORCO a intégré à sa réflexion et à sa formation la problématique essentielle des enjeux locaux en termes d'accès à la terre et à ses ressources impliquée *de facto* par la mise en œuvre des politiques participatives actuellement dominantes dans le secteur forestier. Comme discuté dans le cours, ces incidences territoriales sont jusqu'à présent largement occultées, particulièrement celles qui prennent place à l'échelle des dispositifs coutumiers. L'objectif principal de la collaboration avec les sciences sociales a été d'attirer l'attention sur les agencements plus ou moins visibles qui se produisent à l'interface entre le zonage forestier et les terroirs coutumiers.

De la sorte, sur ces questions d'implication territoriale de l'approche participative, les étudiants congolais du master en aménagement forestier ont pris connaissance de la littérature francophone et anglophone. Leur attention a été attirée sur la faisabilité sociale de l'association des paysans – ainsi que des savoirs et des pratiques – à la gestion techniciste des forêts. L'encadrement de travaux de fin d'étude a prolongé cet enseignement et a donné lieu à la réflexion de certains aspects de cette approche sociale de l'aménagement forestier.

Professeur Daou Véronique JOIRIS
Participante

... sur le caractère aventurier d'une mission d'enseignement ...

Lorsque le collègue Q. Ponette (UCLouvain) m'a fait la proposition de participer au programme d'enseignement AFORCO géré par le Professeur Jan Bogaert, j'ai de suite été séduit par cette opportunité de donner à des étudiants congolais le cours de politique forestière que je donnais à Louvain-la-Neuve depuis plus de dix ans. L'impact des politiques est important en gestion forestière et surtout en forêt tropicale. J'en faisais l'expérience régulièrement dans mon travail à la FAO.

Je suis arrivé à l'aéroport de Kisangani avec un jour de retard imputé à la compagnie d'aviation Hewa Bora de réputation douteuse. Le Professeur Jean-Pierre Mate Mweru m'y attendait avec patience et gentillesse. Après un rapide repas, il m'a conduit à l'université où j'ai rencontré la vingtaine d'étudiants et étudiantes du master. Au début de chaque nouveau cours, je m'intéresse toujours aux attentes et aux intérêts des étudiants en leur posant quelques questions. En lisant leurs réponses, j'ai été surpris de la maturité, du sens social et du niveau de connaissance présentés par ces jeunes futurs forestiers.

Beaucoup étaient déjà actifs dans des ONG à orientation écologique. Mon public étudiant était donc attentif et je devais rester précis et attractif malgré la forte intensité de l'horaire. Concernant la logistique, j'étais logé sous moustiquaire à l'hôtel Riviera. Mes déplacements étaient assurés soit en moto par le collègue Mate soit en vélo taxi. Kisangani est une petite ville

africaine comme on les imagine, avec leurs routes en terre ravinées par les pluies tropicales, leurs bâtiments sans âge aux couleurs passées et sa population toujours active et en mouvement. Dans ce cadre, il a fallu trois jours de cours intensifs presque sans interruption pour couvrir la matière du cours de politique forestière dont j'avais adapté le syllabus aux conditions congolaises. L'analyse du nouveau Code forestier y tenait une bonne place.

L'organisation fortuite d'une réunion à Kisangani sur les pratiques agroforestières au Congo a servi d'exercice pratique aux étudiants pour élaborer, sur base d'interviews des autorités locales, un plan d'action forestier pour la province. Les cours se sont déroulés avec ordinateur et projecteur dans une salle encombrée d'instruments divers et aux rideaux délavés parfois agités par les vents. Assis sur de mauvaises chaises, appuyés sur des tables de laboratoire, les étudiants suivaient la progression des chapitres du cours avec constance, malgré la fatigue évidente causée par des conditions de vie sans doute difficiles. Les questions et débats sur certains sujets ont pu être cependant animés.

Durant la journée accordée aux étudiants pour étudier la matière avant l'examen, le Professeur Jean-Pierre Mate Mweru m'a fait la faveur de me guider jusqu'au centre de recherche agricole de Yangambi dont la création avait influencé plusieurs générations d'agronomes tropicaux. Un voyage à deux motos dans la brousse africaine où la panne de moteur était évidemment au rendez-vous. Cette équipée motocycliste m'a fait sentir de près la réalité congolaise avec ses difficultés d'un autre âge, ses potentiels infinis et la résistance incroyable de sa population aux adversités. Les résultats de l'examen organisé le jour de mon départ n'étaient ni mieux ni moins bons que ceux des étudiants européens à qui j'allais enseigner quelques semaines plus tard.



Le centre de recherche agronomique de Yangambi (République démocratique du Congo).

Un jour, à Louvain-la-Neuve, j'ai rencontré avec plaisir un de ces étudiants qui y faisait son doctorat. Nous avons parlé, complices d'une aventure commune avant d'être collègues. Cet enseignement que j'ai donné à l'Université de Kisangani et la découverte du centre de Yangambi restent parmi les temps forts de ma carrière de professeur. J'en remercie tout particulièrement les collègues qui ont initié et géré le programme AFORCO dont le Congo a tant besoin.

Professeur Jean-Louis BLANCHEZ

Participant

... sur les enseignements d'agroforesterie sur base d'un modèle concret ...



Les apprenants du DES en aménagement forestier durable à la station de recherche de Masako.

Ce fut un grand plaisir pour moi de participer en tant que professeur invité au programme de formation AFORCO, développé avec l'Université de Kisangani, en y enseignant l'agroforesterie. J'ai basé une partie de mes enseignements sur la présentation du modèle agroforestier d'Ibi/plateau des Bateke, sur les sols sableux les plus pauvres de la République démocratique du Congo. Le fait de présenter des exemples concrets d'agroforesterie que j'ai eu l'occasion de mettre en place depuis dix ans a captivé les apprenants.

Depuis 2008, le partenariat entre un propriétaire privé innovant en créant un puits de carbone, une ONG responsable de la gestion et les diverses organisations représentant la population a permis de dynamiser les plantations à Ibi où 1 600 ha ont pu être plantés de manière modèle en systèmes agroforestiers diversifiés : 2 espèces d'acacia, 10 espèces d'arbres fruitiers, des cultures vivrières (maïs, manioc) et l'apiculture, combinées avec un système performant de pare-feu périphériques et intérieurs. L'arbre est au centre du développement durable sur les sols pauvres du plateau des Bateke ; c'est l'arbre qui permet la culture durable des plantes vivrières et les productions diverses qui en dérivent.

Les objectifs principaux du Projet Ibi sont de contribuer à la réhabilitation durable de zones dégradées et à la revalorisation de ces terres, de contribuer à l'atténuation des changements climatiques par la séquestration du carbone sur des savanes herbues ou faiblement arbustives, de mettre en place une plateforme formelle et efficace de production durable de charbons de bois «vert», de production agricole et apicole à finalité essentiellement sociale et de générer des revenus stables et répartis équitablement entre la société Mushiete & Co, les fermiers partenaires, le GI Agro et les habitants des hameaux périphériques. Mushiete & Co SARL, propriétaire du site, est une société anonyme à responsabilité limitée dont les actionnaires sont la famille Mushiete et un certain nombre d'investisseurs européens et congolais qui accompagnent le projet depuis le début, en 1998. Le GI Agro est une ONG de développement congolaise reconnue pour ses compétences en agroforesterie.

Le modèle agroforestier d'Ibi est particulièrement novateur dans le partenariat avec les fermiers : le GI Agro, avec le soutien de bailleurs divers, prend en charge les opérations coûteuses de préparation du terrain (labour et hersage) et la plantation des arbres (acacias et vergers). Le fermier ou la fermière partenaire (FP) prend en charge la plantation des plantes vivrières dont le manioc et les trois sarclages ; durant ces opérations, il veille à entretenir les plantules d'arbres. Le FP bénéficie de 100% des récoltes des plantes vivrières. En fin de phase des cultures vivrières, soit après deux ans maximum, il remet le champ au GI Agro qui reste gestionnaire des arbres : acacias et/ou fruitiers. Les partenaires sont tous deux gagnants. Ce type de contrats intéresse de nombreux candidats FP habitants d'Ibi et de sa périphérie (et Mbankana). Le manioc ainsi produit est surtout valorisé par les FP pour alimenter la filière *chikwangue*. Une centaine de paysans ont été bénéficiaires pendant les deux saisons culturales en 2017.

Professeur Jean LEJOLY
Participant



Quelques apprenants du DES en aménagement forestier durable à la station de recherche de Masako avec leurs encadrants sur le terrain, L. IYONGO WAYA MONGO et S. KUMBA LUBEMBA.

Liste des auteurs

AFUA Evelyne, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

AMUNDALA DRAZO Nicaise, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

ANBONGA BASIA Albert, Institut facultaire des Sciences agronomiques de Yangambi, Kisangani, République démocratique du Congo.

BASTIN Jean-François, Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Gembloux, Belgique.

BEECKMAN Hans, Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique.

BELLEMANS Nicolas, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique.

BLANCHEZ Jean-Louis, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, Rome, Italie; Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique.

BOGAERT Jan, Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Gembloux, Belgique; École régionale post-universitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux, Kinshasa, République démocratique du Congo.

BOKETSHU ILONGA Marc, Institut supérieur d'Études agronomiques de Yatolema, Opala, République démocratique du Congo.

BOLA NTIKALA Jean Calvin, Institut supérieur d'Études agronomiques de Bengamisa, Kisangani, République démocratique du Congo.

BOYEMBA BOSELA Faustin, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

CASSART Benoît, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique; École régionale post-universitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux, Kinshasa, République démocratique du Congo.

DANADU Célestin, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

DE CANNIÈRE Charles, Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.

DE GELAS Koen, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique.

DE HAULLEVILLE Thalès, Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Gembloux, Belgique; Musée royal d'Afrique centrale, Tervuren, Belgique.

DEFOURNY Pierre, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique.

DUDU AKAIBE Benjamin, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

EWANGO Corneille, Wildlife Conservation Society, Epulu, République démocratique du Congo ; Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique.

HUBAU Wannes, Université de Gand, Gand, Belgique ; Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique.

IYONGO WAYA MONGO Léon, Institut supérieur d'Études agronomiques de Bengamisa, Kisangani, République démocratique du Congo.

JOIRIS Daou Véronique, Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.

KAMBALE Jean-Léon, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

KIBAMBE LUBAMBA Jean-Paul, Université de Kinshasa, Kinshasa, République démocratique du Congo ; Wildlife Conservation Society, Epulu, République démocratique du Congo.

KIRONGOZI Francine, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

KOMBE IBEY Wilfred, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

KUMBA LUBEMBA Sylvain, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

LEJOLY Jean, Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.

LISINGO WA LISINGO Janvier, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

LITUKA Bijoux (†), Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

LOKOMBE DIMANDJA Jean-Pierre (†), Institut supérieur d'Études agronomiques de Bengamisa, Kisangani, République démocratique du Congo.

MALASSE François, Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Gembloux, Belgique.

MATE MWERU Jean-Pierre, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo ; École régionale post-universitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux, Kinshasa, République démocratique du Congo.

MENIKO TO HULU Jean Pierre Pitchou, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo ; Institut facultaire des Sciences agronomiques de Yangambi, Kisangani, République démocratique du Congo.

NSHIMBA SEYA WA MALALE Hippolyte, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

NTAHOBAVUKA Honorine, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

OMATOKO MUTANGALA Joseph, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo; École régionale post-universitaire d'Aménagement et de Gestion intégrés des Forêts et Territoires tropicaux, Kinshasa, République démocratique du Congo.

PONETTE Quentin, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique.

SABONGO YANGAYOBO Prosper, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

SHALUFA Nicole, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

TOIRAMBE Benjamin, Musée royal de l'Afrique centrale, Tervuren, Belgique.

TSHIBAMBA MUKENDI John, Université officielle de Mbuji-Mayi, Mbuji-Mayi, République démocratique du Congo.

ULYEL ALI-PATHO Joseph (†), Institut supérieur d'Études agronomiques de Bengamisa, Kisangani, République démocratique du Congo.

VERHEYEN Erik, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles, Belgique.

VISSER Marjolein, Université libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgique.

WASINGYA KATEMBO Éric, Université de Kisangani, Kisangani, République démocratique du Congo.

Table des matières

Avant-propos	
BOGAERT J.	7
Préface	
MALAISSÉ F.	9
Remerciements	
BOGAERT J.	11
Biographies des éditeurs scientifiques	
BOGAERT J., BEECKMAN H., DE CANNIÈRE C., DEFOURNY P. & PONETTE Q.	13
Quelques témoignages	
MATE MWERU J.-P., JOIRIS D.V., BLANCHEZ J.-L. & LEJOLY J.	17
Liste des auteurs	23
1 — Affiliation aux habitats et mobilité spécifique de Rongeurs dans un paysage fragmenté à Masako	
MENIKO TO HULU J.P.P., AMUNDALA DRAZO N., IYONGO WAYA MONGO L., MATE MWERU J.-P., VERHEYEN E., DE GELAS K., DUDU AKAIBE B. & BOGAERT J.	31
2 — Diversité des habitats et effets de lisière sur les populations de Rongeurs en zone de contact forêt-jachère à Masako	
MENIKO TO HULU J.P.P., IYONGO WAYA MONGO L., ULYEL ALI-PATHO J., EWANGO C., DUDU AKAIBE B. & BOGAERT J.	49
3 — Diversité et structure démographique des populations de Rongeurs suivant un gradient d'anthropisation à Masako	
MENIKO TO HULU J.P.P., TSHIBAMBA MUKENDI J., AMUNDALA DRAZO N., IYONGO WAYA MONGO L., MATE MWERU J.-P., EWANGO C., VERHEYEN E., DUDU AKAIBE B. & BOGAERT J.	59
4 — Caractérisation floristique de quatre habitats forestiers d'un gradient d'anthropisation à Masako	
MENIKO TO HULU J.P.P., TSHIBAMBA MUKENDI J., SABONGO YANGAYOBO P., NSHIMBA SEYA WA MALALE H., DUDU AKAIBE B., MATE MWERU J.-P. & BOGAERT J.	75
5 — L'approche pédoanthracologique pour la mise en évidence d'indices de perturbation – cas des forêts de la région de Kisangani	
TSHIBAMBA MUKENDI J., HUBAU W., NTAHOBAVUKA H., BOYEMBA BOSELA F., DE CANNIÈRE C. & BEECKMAN H.	91
6 — Analyse comparative de la flore de quatre types forestiers dans la réserve forestière de Yoko	
TSHIBAMBA MUKENDI J., HUBAU W., MENIKO TO HULU J.P.P., LISINGO WA LISINGO J., NTAHOBAVUKA H., BOYEMBA BOSELA F., BEECKMAN H. & DE CANNIÈRE C.	101

7 — Perspectives de reconstitution historique de la flore de la réserve forestière de Yoko à travers l'analyse de l'anthracomasse de ses sols TSHIBAMBA MUKENDI J., HUBAU W., MENIKO TO HULU J.P.P., NTAHOBAVUKA H., BOYEMBA BOSELA F., BEECKMAN H. & DE CANNIÈRE C.	117
8 — Analyse pédoanthracologique des peuplements à <i>Pericopsis elata</i> dans la réserve forestière de Yoko TSHIBAMBA MUKENDI J., HUBAU W., NTAHOBAVUKA H., BOYEMBA BOSELA F., DE CANNIÈRE C. & BEECKMAN H.	131
9 — Dynamique de la végétation ligneuse de la réserve forestière de Yoko au cours des deux derniers millénaires TSHIBAMBA MUKENDI J., HUBAU W., NTAHOBAVUKA H., BOYEMBA BOSELA F., DE CANNIÈRE C. & BEECKMAN H.	151
10 — Estimation de la biomasse aérienne par utilisation des grands arbres dans la réserve forestière de Yoko KOMBE IBEY W., KIBAMBE LUBAMBA J.-P., BELLEMANS N., TSHIBAMBA MUKENDI J., NSHIMBA SEYA WA MALALE H. & DEFOURNY P.	173
11 — Estimation de la biomasse aérienne d'un arbre à l'aide d'une équation de biomasse, leçons tirées à la réserve de Yangambi DE HAULLEVILLE T., BASTIN J.-F., BOGAERT J. & BEECKMAN H.	195
12 — Effets des traits foliaires, du type de forêt et du mélange d'espèces sur la décomposition de litières foliaires en forêts mixtes à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> et monodominante à <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> de la réserve forestière de Yoko ANGBONGA BASIA A., CASSART B., NSHIMBA SEYA WA MALALE H., LOKOMBE DIMANDJA J.-P. & PONETTE Q.	209
13 — Les traits foliaires contrôlent partiellement les différences de stocks de carbone du sol entre la forêt monodominante à <i>Gilbertiodendron dewevrei</i> et la forêt mixte à <i>Scorodophloeus zenkeri</i> de la réserve de Yoko CASSART B., ANGBONGA BASIA A. & PONETTE Q.	227
14 — Conservation, recherche forestière et développement à la réserve de biosphère de Yangambi TOIRAMBE B., EWANGO C. & BEECKMAN H.	255
15 — Structure de population de sept espèces de Rongeurs forestiers à Masako : influence saisonnière et effets de lisière IYONGO WAYA MONGO L., BOKETSHU ILONGA M., BOLA NTIKALA J.C. & BOGAERT J.	267
16 — Analyse multiscalaire de la structure spatiale des trois espèces les plus abondantes dans la réserve forestière de Yoko KUMBA LUBEMBA S., VISSER M., DE CANNIÈRE C. & BOGAERT J.	281

17 — Structure et diversité floristique des forêts de Kandangba NSHIMBA SEYA WA MALALE H., OMATOKO MUTANGALA J., KAMBALE J.-L. & WASINGYA KATEMBO É.	299
18 — Régénération naturelle dans les chablis des forêts matures du bassin du Congo : cas de la réserve de biosphère de Yangambi SHALUFA N., WASINGYA KATEMBO É., DANADU C., KAMBALE J.-L., KIRONGOZI F., AFUA E., LITUKA B. & NSHIMBA SEYA WA MALALE H.	307
Annexe 1 : Liste des mémoires du projet AFORCO	319
Annexe 2 : Thèses du projet AFORCO	323
Annexe 3 : Publications apparentées	327
Annexe 4 : Extrait du rapport de résultats des projets de coopération au développement menés par les établissements d'enseignement supérieur de la fédération Wallonie-Bruxelles 2008-2013 & 2009-2014	347

Chapitre 1

Affiliation aux habitats et mobilité spécifique de Rongeurs dans un paysage fragmenté à Masako

Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU, Nicaïse AMUNDALA DRAZO,
Léon IYONGO WAYA MONGO, Jean-Pierre MATE MWERU, Erik VERHEYEN, Koën DE GELAS,
Benjamin DUDU AKAIBE & Jan BOGAERT

Cette étude a cherché à mettre en évidence la connectivité des habitats à travers la mobilité des espèces de Rongeurs, dans la perspective de leur réponse à l'hétérogénéité d'habitats, et a amélioré l'affiliation des espèces aux principaux habitats de la réserve forestière de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo). La technique écologique de capture-marquage-recapture a permis, à l'aide de pièges Sherman, de réaliser plus de 3 000 captures dont une part importante de recaptures au sein de quatre habitats (jachère jeune, jachère vieille, forêt secondaire et forêt primaire) identifiés sur base d'un gradient d'anthropisation. Quatre indices d'affiliation des espèces aux habitats ont été proposés dans le cadre de cette étude. La richesse en espèces élevée constatée pour l'ensemble d'habitats est conforme à celle obtenue pour les petits Rongeurs dans la plupart des forêts équatoriales et tropicales d'Afrique, d'Amérique comme d'Asie. Les différentes abondances numériques de captures et recaptures réalisées dans les habitats renseignent que la forêt primaire n'est pas perçue par les espèces de Rongeurs comme un habitat de faible qualité propice pour un nombre réduit d'espèces, mais plutôt comme un potentiel réservoir assurant le maintien de métapopulations de Rongeurs à Masako. La mobilité inter-habitats est une preuve que les Rongeurs de Masako vivent sous forme de métapopulations faiblement connectées les unes aux autres. Ce qui risquerait d'affecter, à la longue, le renouvellement et le maintien des populations de Rongeurs à l'échelle du paysage. Cette mobilité indique que la complexité structurale qu'offre le paysage fragmenté de Masako suite à une présence importante d'habitats lisières entraîne une forte rugosité entre différents éléments du paysage, défavorable aux mouvements de la plupart des individus et des espèces de Rongeurs. L'analyse de l'affiliation des espèces aux habitats a renseigné que *Deomys ferrugineus* est affilié à la jachère jeune. *Hybomys* cf. *lunaris* et *Nannomys* cf. *grata* ne montrent pas d'affiliation particulière. *Hylomyscus stella* et *Praomys* cf. *jacksoni* sont affiliés à la forêt primaire. *Lophuromys dudui* est principalement affilié à la forêt secondaire; l'espèce présente des abondances de captures les plus élevées en jachères mais n'y réside pas. Enfin, *Praomys misonnei* est relativement fortement affilié aux forêts (primaire et secondaire). Cette étude a apporté des informations nouvelles sur la connectivité des habitats et le statut résidentiel des métapopulations abritant la mosaïque forestière de Masako. Elle a mis en exergue l'importance de la forêt primaire pour

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J.P.P. Meniko To Hulu (2015).

la faune de Rongeurs et a proposé quatre indices d'affiliation des espèces de Rongeurs aux habitats. Elle montre que les activités anthropiques qui contribuent à la fragmentation des écosystèmes forestiers de Masako entraînent des effets négatifs pouvant mettre à mal la survie des populations de Rongeurs.

Habitat affiliation and specific mobility of rodents in a fragmented landscape in Masako

This study aimed to highlight habitat connectivity through the mobility of rodent species, in terms of their response to habitat heterogeneity, and to improve species affiliation with key habitats in the Masako Forest Reserve (Kisangani, Democratic Republic of the Congo). The ecological capture-mark-recapture technique, using Sherman type traps, has resulted in 3,723 captures, of which 962 individuals were caught (with 613 recaptured 2,761 times), in four habitats (young fallow, old fallow, secondary forest and primary forest) identified on the basis of an anthropization gradient. Four indices of species habitat affiliation were proposed as part of this study. The high species richness found for all habitats is consistent with that obtained for small rodents in most equatorial and tropical forests in Africa, America and Asia. The different abundances of captures and recaptures made in habitats indicate that the primary forest is not perceived by rodent species as a low quality habitat suitable for a small number of species, but rather as a potential reservoir for maintaining rodent metapopulations in Masako. Inter-habitat mobility highlights that Masako rodents live as metapopulations weakly connected to each other. This could eventually affect the renewal and maintenance of rodent populations at the landscape level. It indicates that the structural complexity offered by the fragmented landscape of Masako subsequent to a significant presence of edge habitats leads to a high roughness between different landscape elements, unfavourable to the movements of most individuals and rodent species. The analysis of the affiliation of the species with the habitats considered in this study showed that *Deomys ferrugineus* is affiliated with young fallow stands. *Hybomys* cf. *lunaris* and *Nannomys* cf. *grata* do not show any particular habitat affiliation. *Hylomyscus stella* and *Praomys* cf. *jacksoni* are found to be affiliated with primary forest habitats. *Lophuromys dudui* is mainly affiliated with secondary forest habitats; this species shows the highest capture abundances in the fallow lands, however it is not a resident in this habitat. Finally, *Praomys misonnei* is rather strongly affiliated with both forest habitats (primary and secondary). This study provides new information on habitat connectivity and the residential status of metapopulations hosting the Masako forest mosaic. It highlights the importance of primary forest for rodent fauna and proposes four indices of habitat affiliation for rodent species. It shows that human activities that contribute to the fragmentation of the Masako forest ecosystems lead to negative effects that can jeopardize the survival of rodent populations.

1. Introduction

Le paysage, au sens de l'écologue, est un système écologique, un ensemble d'éléments physiques, chimiques, biologiques et socio-économiques dont les interactions déterminent les conditions de vie (Baudry, 1986). La structure spatiale des paysages, caractérisée par la connectivité, est un facteur fondamental pour la persistance des populations sur ses aires (Hanski, 1998; Retho et al., 2008). La configuration d'un paysage, en termes d'usage de terre, de types et de quantité d'éléments paysagers, a une influence sur le mouvement des organismes que l'on y trouve et par conséquent sur

la dynamique des populations et structures de communautés (Taylor et al., 2006). La fragmentation des habitats est considérée comme l'une des plus sérieuses menaces sur la biodiversité et l'une des causes majeures des extinctions (Wilcox & Murphy, 1985). Elle peut diminuer la connectivité, causer des effets de bord, ou être à l'origine d'un ensemble de taches d'habitats dont la taille réduite représente une contrainte pour la survie des populations et des individus (Koper et al., 2007). Les espèces trouvées dans des paysages fragmentés forment souvent des métapopulations constituées d'un ensemble de sous-populations habitant des taches d'habitats divers mais connectés quant à la migration (Kindlmann et al., 2005). Ces habitats peuvent être favorables ou non à l'installation d'une espèce (Dajoz, 2006). Ainsi, les flux d'individus entre taches d'habitats, directement liés à la structure du paysage, définissent différents types d'organisation des populations, depuis des isolats jusqu'à de larges populations continues où les échanges sont nombreux et constants, en passant par des populations plus ou moins fragmentées (Clergeau & Désiré, 1999).

La grande majorité des populations rurales de la République démocratique du Congo, y compris celle environnant la réserve forestière de Masako, repose sur les forêts pour leur subsistance comme source de protéines, de médecine, d'énergie, de matériaux et de revenus (Debroux et al., 2007). À Masako, l'utilisation de bois de chauffage, la production de charbons de bois et la pratique généralisée de l'agriculture itinérante sur abattis-brûlis (Amundala et al., 2008; Iyongo et al., 2012) sont les principaux facteurs qui entraînent la perte de la forêt primaire (Kennis, 2012); ils provoquent la fragmentation de l'habitat à grande échelle (Debroux et al., 2007).

Les Rongeurs, pour autant qu'ils réagissent bien aux effets d'anthropisation et aux changements dans la structure d'habitats (Nicolas et al., 2008) au sein des écosystèmes fragmentés, peuvent servir de bio-indicateurs pour connaître et comprendre l'évolution de certains processus écologiques au regard de la pression anthropique actuelle à Masako.

Dans un but de conservation de la diversité biologique de Rongeurs, il est nécessaire de comprendre le rôle de la mobilité spécifique et individuelle sur la connectivité des habitats, ainsi que les effets de la fragmentation et des pertes d'habitats sur l'affiliation des espèces à Masako. Cette étude cherche à vérifier si : i) les associations en composition de Rongeurs existent entre les habitats étudiés, elles sont attendues entre la jachère jeune et la jachère vieille et entre la forêt secondaire comparée à la forêt primaire; ii) il existe une mobilité inter-habitats des espèces de Rongeurs; iii) il existe des espèces de Rongeurs affiliées aux principaux habitats de Masako et des espèces généralistes étant donné leur différence dans la préférence des habitats en écosystème fragmenté.

2. Matériel et méthodes

La présente étude a été réalisée dans la réserve forestière de Masako (RFM) qui se situe sur l'ancienne route Buta, à 14 km au nord-est de la ville de Kisangani. Localisée à 00°36' N et 25°13' E entre 460 à 500 m d'altitude, la RFM est totalement comprise dans la grande boucle de la rivière Tshopo (Dudu, 1991 ; Upoki, 2001 ; Mukinzi et al., 2005 ; Meniko, 2010). Elle a une superficie de 2 105 ha et bénéficie du climat équatorial chaud et humide du type Af_i de la classification de Köppen (Nyakabwa, 1982 ; Meniko, 2010) caractérisé par une absence de saison sèche absolue. La température moyenne mensuelle est de 25 °C. La hauteur moyenne mensuelle des précipitations est de 152 mm mais inégalement réparties au cours de l'année. On y retrouve les forêts primaires mixtes à l'ouest, les forêts primaires à dominance de l'espèce *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard à l'est (Juakaly, 2007 ; Sabongo, 2015), et de manière générale, les forêts secondaires, les forêts marécageuses ainsi que les jachères (Kahindo, 1988 ; Mabay, 1994).

La technique écologique de capture-marquage-recapture (Bourgault, 2008) a été utilisée dans un dispositif permanent constitué de quatre grilles de piégeage (1 ha par grille, 100 m × 100 m) installées au sein d'une jachère jeune (JJ), d'une jachère vieille (JV), d'une forêt secondaire vieille (FS) – distantes les unes des autres de 75 m – et d'une forêt primaire (FP) – distante de la JJ de 600 m – à dominance de l'espèce *G. dewevrei*. Ces habitats ont été choisis suivant un gradient d'anthropisation. Afin de mesurer l'influence de la mobilité (mouvements) de Rongeurs sur les habitats voisins (richesse spécifique et connectivité des habitats), les trois premières grilles étaient spatialement (structuralement) connectées.

Les populations de Rongeurs ont été suivies pendant une année sans interruption, soit de février 2012 à janvier 2013. Un marquage individuel, unique et discriminant a été utilisé par coupe des phalanges suivant une combinaison bien précise, afin d'identifier correctement les espèces ou les genres de Rongeurs capturés.

Dans chaque grille, 100 pièges Sherman placés par 10 le long de chaque layon et à 10 m les uns des autres ont été utilisés. Le mélange de la pulpe de noix de palme (*Elaeis guineensis* Jacq.) mûre à la *chikwangue* produite à base de manioc (*Manihot esculenta* Crantz) cuit et à la pâte d'arachides (*Arachis hypogaea* L.) grillées a servi d'appâts. Les campagnes de piégeage ont été organisées entre le 20 et le 30 de chaque mois à raison de cinq jours par session de captures. Un effort de captures de 24 000 nuits pièges au total a été réalisé.

Les espèces des genres polyspécifiques (*Hylomyscus* et *Praomys*) ont été identifiées par analyse génétique à travers le séquençage de l'ADN mitochondrial (cytochrome *b*) des tissus d'ongles fixés dans des tubes Eppendorf à l'alcool 95 %, au département des Vertébrés à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

Le statut résidentiel est défini en se référant à Amundala (2013) suivant la catégorisation ci-dessous :

– *Passants* : catégorie constituée des individus d'une espèce capturés une fois dans une session de captures et plus jamais capturés ;

- *Visiteurs* : catégorie constituée des individus d'une espèce qui sont capturés deux, trois, quatre ou cinq fois lors d'une session de captures et plus jamais en sessions suivantes ;
- *Résidents* : catégorie constituée des individus d'une espèce qui sont capturés pendant au moins deux sessions de captures ; les individus capturés dans deux sessions non successives sont considérés présents dans les sessions même s'ils ne sont pas capturés au cours de sessions intermédiaires ; ces captures peuvent être successives ou non.

Une série d'indices a été développée dans le cadre de la présente étude, afin de mesurer l'ampleur des mouvements effectués par les Rongeurs au sein d'habitats et de comprendre, le mieux possible, l'affiliation des espèces aux habitats étudiés. Ces indices se présentent comme suit : l'indice d'affiliation 1 (IAf_{IC}) (Éq. 1) ; l'indice d'affiliation 2 (IAf_{RC}) (Éq. 2) ; l'indice d'affiliation 3 (IAf_{RS}) (Éq. 3) et l'indice d'affiliation 4 (IAf_{RVS}) (Éq. 4) qui se calculent selon les formules :

$$IAf_{IC} = N_{IRC} / N_{IC} \quad (1)$$

$$IAf_{RC} = N_{RC} / T_C \quad (2)$$

$$IAf_{RS} = R_s / N \quad (3)$$

$$IAf_{RVS} = (R_s + V_s) / N \quad (4)$$

où $N = (P_s + V_s + R_s)$; N_{IRC} = nombre d'individus recapturés ; N_{IC} = nombre d'individus capturés ; N_{RC} = nombre de recaptures ; T_C = total de captures (N_{IC} et N_{RC}) ; R_s = résidents ; V_s = visiteurs ; P_s = passants. L'attention du lecteur est demandée pour la différence entre une (re)capture et un individu (re)capturé. Les valeurs de ces indices sont comprises entre 0 et 1. Une définition stricte a été appliquée pour l'identification des affiliations. L'espèce est affiliée, respectivement fortement affiliée, à l'habitat considéré lorsque la valeur de l'indice est supérieure ou égale à 0,50, respectivement 0,75 ; elle n'y est pas affiliée lorsqu'elle est inférieure à 0,50. Pour être retenue comme espèces affiliées à un habitat, les valeurs de tous les indices considérés doivent être supérieures ou égales à 0,50.

Le test de chi-carré d'association (χ^2) entre habitats a été utilisé pour comparer les habitats deux à deux selon la formule (Éq. 5) (Causton, 1988) :

$$\chi^2 = \frac{n(ad - bc)^2}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)} \quad (5)$$

avec a égal au nombre d'espèces de Rongeurs présentes dans les deux habitats ; b et c correspondent aux nombres d'espèces uniquement présentes dans l'un des deux habitats ; d est égal au nombre d'espèces absentes des deux habitats. L'association entre deux habitats peut être positive si $ad > bc$ ou négative lorsque $ad < bc$ (Causton, 1988).

3. Résultats

Cette étude a conduit à la capture de 15 espèces de Rongeurs dont 2 de la famille des Gliridae (*Graphiurus lorrainus* Dollman, 1910 et *G. surdus* Dollman, 1912) et 13 de celle des Nesomyidae (*Deomys ferrugineus* Thomas, 1888; *Hybomys* cf. *lunaris*; *Hylomyscus aeta* (Thomas, 1911); *H. parvus* Brosset et al., 1965; *H. stella* (Thomas, 1911); *Lemniscomys striatus* (Linnaeus, 1758); *Lophuromys dudui* Verheyen et al., 2002; *Malacomys longipes* Milne-Edwards, 1877; *Nannomys* cf. *grata*; *Oenomys hypoxanthus* (Pucheran, 1855); *Praomys* cf. *jacksoni*; *P. misonnei* Van der Straeten & Dieterlen, 1987 et *Stochomys longicaudatus* (Tullberg, 1893)) dans quatre habitats de la réserve forestière fragmentée de Masako. Un total de 962 individus ont été capturés, parmi lesquels 648 ont été recapturés, pour un total de 3 723 captures (dont 2 761 recaptures), réalisées entre février 2012 et janvier 2013. Le nombre d'individus capturés est différent entre les habitats (Tableau 1).

Tableau 1. Abondance de Rongeurs capturés de février 2012 à janvier 2013 dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). JJ = jachère jeune, JV = jachère vieille, FS = forêt secondaire et FP = forêt primaire. N_{IC} = nombre d'individus capturés, N_{IRC} = nombre d'individus recapturés, N_{RC} = nombre de recaptures et T_C = total de captures. Dans chaque habitat ou grille, 100 pièges Sherman ont été utilisés par campagne de captures.

Habitats	JJ				JV				FS				FP			
	N_{IC}	N_{IRC}	N_{RC}	T_C	N_{IC}	N_{IRC}	N_{RC}	T_C	N_{IC}	N_{IRC}	N_{RC}	T_C	N_{IC}	N_{IRC}	N_{RC}	T_C
<i>Deomys ferrugineus</i>	2	1	10	12	9	6	25	34	38	19	57	95	55	40	122	177
<i>Graphiurus lorrainus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Graphiurus surdus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	0
<i>Hybomys</i> cf. <i>lunaris</i>	3	1	2	5	11	6	13	24	16	9	30	46	5	0	0	5
<i>Hylomyscus aeta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	14	16	0	0	0	0
<i>Hylomyscus parvus</i>	6	1	3	9	0	0	0	0	2	1	1	3	2	2	3	5
<i>Hylomyscus stella</i>	53	21	77	130	14	4	12	26	22	14	26	48	23	15	91	114
<i>Lemniscomys striatus</i>	7	3	10	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lophuromys dudui</i>	22	11	25	47	21	6	13	34	8	6	17	25	4	2	2	6
<i>Malacomys longipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Nannomys</i> cf. <i>grata</i>	24	14	47	71	3	1	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Praomys</i> cf. <i>jacksoni</i>	120	73	310	430	126	86	307	433	181	130	721	902	96	83	503	599
<i>Praomys misonnei</i>	10	5	10	20	14	9	40	54	24	22	141	165	16	16	120	136
<i>Stochomys longicaudatus</i>	6	0	0	6	7	2	5	12	2	1	1	3	2	1	1	3
Total	254	130	494	748	205	120	416	621	299	204	1009	1308	204	159	842	1046

La FS regorge le plus grand nombre de représentants suivie de la JJ; la JV et la FP viennent en dernière position. Cependant, cet ordre d'importance change lorsque l'on considère le nombre d'individus recapturés (N_{IRC}), le nombre de recapture (N_{RC}) et le total

de captures (T_C) réalisé par habitat. Dans ce cas, les captures les plus importantes sont réalisées en FS (204, 1 009 et 1 308) et en FP (159, 842 et 1 046) à hauteur presque du double de celles réalisées dans la JJ (130, 494 et 748) et la JV (120, 416 et 621). Au moins la moitié des individus capturés (N_{IC}) ont été recapturés dans les jachères (JJ et JV) et les deux tiers l'ont été en forêt (FS et FP). Exprimées en pourcentage, ces variations d'abondance de captures indiquent qu'en FP, 78 % d'individus capturés ont été recapturés et que 80 % de recaptures ont été réalisées sur le total de captures. En FS, on enregistre 68 % et 77 %; en JV on observe 58 % et 67 % et en JJ c'est 51 % et 66 % pour les deux cas.

Le test de χ^2 d'association entre deux habitats (Tableau 2) atteste des associations positives significatives entre la JJ et la JV ($\chi^2=6,23$; $p<0,05$) et entre la JV et la FP ($\chi^2=5,40$; $p<0,05$).

Tableau 2. Test de χ^2 d'association entre habitats. Les habitats ont été comparés deux à deux en fonction des présences/absences des espèces de Rongeurs capturées de février 2012 à janvier 2013 dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). Cent pièges Sherman placés dans chaque habitat/grille (FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune) ont servi aux captures-marquages et recaptures de Rongeurs. * = association positive significative.

	JV	FS	FP
JJ	6,23*	0,84	2,78
JV	-	0,01	5,40*
FS	0,01	-	3,46

Seuls 37 individus sur les 962, soit un taux de connectivité globale de 3,9 % et 5 espèces sur les 15 capturées, répartis en 14 femelles et 23 mâles, ont été mobiles entre les habitats (Tableau 3). Hormis *P. cf. jacksoni*, espèce pour laquelle deux individus ont été retrouvés en FP, les autres espèces mobiles l'ont été dans les trois habitats spatialement connectés (JJ, JV et FS). Un seul *D. ferrugineus* femelle sur les 49 capturés dans les trois habitats (2,0 %) a fait un mouvement aller simple de la FS à la JV; un *H. cf. lunaris* mâle sur les 30 capturés dans les habitats structurellement connectés (3,3 %) a effectué des mouvements entre la FS et la JV, on note un aller-retour entre ces deux habitats clôturé par un aller simple vers la JV; quatre *H. stella* dont trois mâles et une femelle sur les 89 ayant été capturés dans les trois habitats spatialement connectés (4,5 %) ont tous fait des allers simples, deux sont partis de la JV dont l'un vers la FS et l'autre vers la JJ et deux autres sont partis de la FS dont l'un vers la JV et l'autre vers la JJ; trente *P. cf. jacksoni* dont 19 mâles et 11 femelles sur les 523 capturés dans tous les habitats (5,7 %) ont effectué plusieurs mouvements, 19 allers simples (cinq mouvements de la FS vers la JV et cinq autres de la JV vers la FS; trois de la FS vers la JJ; deux de la JV vers la JJ et enfin un mouvement chacun pour les directions JV-FP, JJ-FS, JJ-JV et JV-JJ), 9 allers-retours (cinq mouvements de la FS vers la JV puis la FS et quatre mouvements de la FS vers la JJ puis la FS) et enfin deux mouvements multiples dont deux allers-retours JV-FS et une mobilité complexe FS-JJ-JV puis vers la FS dans les trois habitats étudiés; enfin un *P. misonnei* mâle sur 48 captures réalisées dans les trois habitats connectés (2,1 %) a effectué un aller simple de la FS à la JV. La distance minimale parcourue entre deux stations de captures successives est de 85,5 m

effectués entre la JV et la JJ alors que la distance maximale effectuée entre la JV et la FP est de 930 m (Tableau 3).

Tableau 3. Mobilité de Rongeurs entre habitats. Captures réalisées de février 2012 à janvier 2013 dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). JJ = jachère jeune, JV = jachère vieille, FS = forêt secondaire et FP = forêt primaire. N° = numéro d'ordre, Cd = code ou marquage de l'individu, HF = habitats fréquentés, NME = nombre de mouvements effectués, S = sexe.

Espèce	N°	Cd	HF	NME	S
<i>Deomys ferrugineus</i>	1	1/330	FS-JV	1	F
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	2	1/1640	FS-JV-FS-JV	3	M
<i>Hylomyscus stella</i>	3	1/1790	JV-FS	1	M
	4	1/25060	JV-JJ	1	M
	5	1/74090	FS-JV	1	M
	6	1/4520100	FS-JJ	1	F
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	7	1/430	FS-JJ-JV-FS	3	M
	8	1/810	FS-JV-FS	2	M
	9	1/3080	FS-JV-FS	2	F
	10	1/5070	FS-JV-FS	2	M
	11	1/1540	FS-JV	1	F
	12	1/1750	JV-FS	1	F
	13	1/2560	JV-JJ	1	M
	14	1/2870	JV-FP	1	F
	15	1/33060	FS-JJ-FS	2	F
	16	1/4550	FS-JJ-FS	2	F
	17	1/4580	FS-JV-FS	2	F
	18	1/4840	JV-JJ	1	F
	19	1/42090	FS-JJ-FS	2	M
	20	1/43060	FS-JV-FS	2	M
	21	1/450100	JV-FS	1	M
	22	1/51090	FS-JJ	1	M
	23	1/72070	FS-JV	1	F
	24	1/72080	FS-JV	1	F
	25	1/73080	FS-JJ	1	M
	26	1/84090	JJ-FS	1	M
	27	1/510100	JV-FS	1	M
	28	1/162080	JV-FS-JV-FS	3	F
	29	1/1620100	JV-FS	1	F
	30	1/164070	JJ-JV	1	M
	31	1/1720100	FP-JV	1	M
	32	1/173090	FS-JV-FS	2	M

../. **Tableau 3.** Suite.

Espèce	N°	Cd	HF	NME	S
	33	1/261060	FS-JV	1	M
	34	1/363070	FS-JV	1	M
	35	1/3710100	FS-JJ	1	M
	36	1/482060	FS-JV	1	M
<i>Praomys misonnei</i>	37	1/35090	FS-JV	1	M

L'analyse du statut résidentiel des espèces au sein des habitats (Tableau 4) montre que *D. ferrugineus* serait une espèce qui réside dans les forêts et y passe la plupart de son temps, d'abord en FP puis en FS. L'espèce a aussi indiqué quelques passants, résidents et visiteurs en JV mais en faible proportion. *Hybomys* cf. *lunaris* s'affiche, au vu de nos résultats, beaucoup plus résident et passant en FS, visiteur et passant en JV et enfin passant en JJ et en FP. On pourrait dire que l'espèce s'intègre mieux en FS et en JV par rapport à la JJ et la FP. *Hylomyscus stella* apparaît comme une espèce qui montre le plus de passants et résidents en JJ puis en FP, tandis qu'elle en montre un peu moins en FS alors qu'en JV elle reste beaucoup plus une passante. *Lophuromys dudui* se montre une espèce qui passe, réside et visite essentiellement les jachères (d'abord en JJ ensuite en JV). Quelques passants, résidents et visiteurs sont aussi enregistrés (en nombre relativement faible) dans les forêts (FS et FP). *Nannomys* cf. *grata* serait une espèce qui passe et réside exclusivement dans la JJ. Quelques sporadiques passants sont remarqués en JV. *Praomys* cf. *jacksoni* présente un statut résidentiel très étendu dans tous les habitats avec des proportions importantes de chaque catégorie dans chaque habitat. Toutefois, on note une grande représentativité des résidents en forêt (FS et FP) comparativement aux jachères (JJ et JV). *Praomys misonnei* semble avoir un statut résidentiel bien ancré en forêt (FS et FP) où de fortes proportions de résidents sont enregistrées. L'espèce est plus visiteur en JV et passant en JJ, mais avec quelques représentants des autres catégories aussi.

Tableau 4. Statut résidentiel de Rongeurs capturés et recapturés au sein de quatre habitats à Masako (République démocratique du Congo). Ps = passants, Rs = résidents, Vs = visiteurs, N = nombre des individus capturés. JJ = jachère jeune, JV = jachère vieille, FS = forêt secondaire et FP = forêt primaire.

Habitats	JJ				JV				FS				FP			
	Ps	Rs	Vs	N	Ps	Rs	Vs	N	Ps	Rs	Vs	N	Ps	Rs	Vs	N
<i>Deomys ferrugineus</i>	1	1	0	2	5	3	5	13	21	14	5	40	21	24	17	62
<i>Hybomys</i> cf. <i>lunaris</i>	2	1	0	3	6	1	6	13	8	8	1	17	5	0	0	5
<i>Hylomyscus stella</i>	34	18	4	56	13	3	2	18	10	9	5	24	10	13	3	26
<i>Lophuromys dudui</i>	11	5	6	22	16	5	1	22	2	5	1	8	2	1	1	4
<i>Nannomys</i> cf. <i>grata</i>	10	11	3	24	2	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Praomys</i> cf. <i>jacksoni</i>	59	52	29	140	69	52	43	164	78	97	52	227	30	65	23	118
<i>Praomys misonnei</i>	6	2	3	11	7	3	9	19	5	17	6	28	4	14	5	23
Total	123	90	45	258	118	67	67	252	124	150	70	344	72	117	49	238

En fonction de deux indices d'affiliation des espèces aux habitats développés sur base de captures (IAf_{IC}) et de recaptures (IAf_{RC}) de Rongeurs (Tableau 5), on peut retenir que :

- *Deomys ferrugineus* est affilié à tous les habitats (JJ, JV, FS et FP);
- *Hybomys* cf. *lunaris* est affilié à la JV et à la FS;
- *Hylomyscus stella* est affilié aux deux habitats forestiers;
- *Lophuromys dudui* est affilié à la JJ et à la FS;
- *Nannomys* cf. *grata* est uniquement affilié à la JJ;
- *Praomys* cf. *jacksoni* est une espèce affiliée à tous les habitats; cette affiliation est forte à la FP;
- enfin, *P. misonnei* est également affilié à tous les habitats, avec des affiliations fortes aux habitats forestiers (FS et FP).

Tableau 5. Indices d'affiliation des espèces aux habitats en fonction des données de captures et recaptures de Rongeurs au sein de quatre habitats à Masako (République démocratique du Congo). Les valeurs utilisées pour les calculs sont déduites du tableau 1. IAf_{IC} = indice d'affiliation 1 calculé sur base d'individus capturés et recapturés; IAf_{RC} = indice d'affiliation 2 calculé sur base des différentes captures. JJ = jachère jeune, JV = jachère vieille, FS = forêt secondaire, FP = forêt primaire. Une espèce est considérée affiliée (fortement affiliée) à un habitat lorsque les valeurs des deux indices sont supérieures ou égales à 0,50 (0,75).

Habitats	JJ		JV		FS		FP	
	IAf_{IC}	IAf_{RC}	IAf_{IC}	IAf_{RC}	IAf_{IC}	IAf_{RC}	IAf_{IC}	IAf_{RC}
<i>Deomys ferrugineus</i>	0,50	0,83	0,67	0,74	0,50	0,60	0,73	0,69
<i>Hybomys</i> cf. <i>lunaris</i>	0,33	0,40	0,55	0,54	0,56	0,65	0,00	0,00
<i>Hylomyscus stella</i>	0,40	0,59	0,29	0,46	0,64	0,54	0,65	0,80
<i>Lophuromys dudui</i>	0,50	0,53	0,29	0,38	0,75	0,68	0,50	0,33
<i>Nannomys</i> cf. <i>grata</i>	0,58	0,66	0,33	0,25	-	-	-	-
<i>Praomys</i> cf. <i>jacksoni</i>	0,61	0,72	0,68	0,71	0,72	0,80	0,86	0,84
<i>Praomys misonnei</i>	0,50	0,50	0,64	0,74	0,92	0,85	1,00	0,88

Les indices d'affiliation (IAf_{RS} et IAf_{RVS}) des espèces aux habitats en fonction du statut résidentiel (Tableau 6) renseignent que :

- *Deomys ferrugineus* est affilié à la JJ uniquement;
- *Hybomys* cf. *lunaris* n'est affilié à aucun habitat; une même observation est faite pour *N. cf. grata*;
- *Hylomyscus stella* se révèle une espèce uniquement affiliée à la FP; une même observation est faite pour *P. cf. jacksoni*;
- *Lophuromys dudui* se montre une espèce uniquement affiliée à la FS;
- finalement, *P. misonnei* se révèle affilié aux forêts (FP et FS).

Tableau 6. Indices d'affiliation des espèces aux habitats en fonction du statut résidentiel de chaque espèce dans chaque habitat. Les valeurs utilisées pour les calculs sont déduites du tableau 4. Iaf_{RS} = indice d'affiliation 3 calculé en fonction du nombre de résidents; Iaf_{RVS} = indice d'affiliation 4 calculé en fonction des résidents et visiteurs; N = nombre d'individus capturés. JJ = jachère jeune, JV = jachère vieille, FS = forêt secondaire, FP = forêt primaire. Une espèce est considérée affiliée (fortement affiliée) à un habitat lorsque les valeurs des deux indices sont supérieures ou égales à 0,50 (0,75).

Habitats	JJ			JV			FS			FP		
	Iaf_{RS}	Iaf_{RVS}	N	Iaf_{RS}	Iaf_{RVS}	N	Iaf_{RS}	Iaf_{RVS}	N	Iaf_{RS}	Iaf_{RVS}	N
<i>Deomys ferrugineus</i>	0,50	0,50	2	0,23	0,62	13	0,35	0,48	40	0,39	0,66	62
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	0,33	0,33	3	0,08	0,54	13	0,47	0,53	17	0,00	0,00	5
<i>Hylomyscus stella</i>	0,32	0,39	56	0,17	0,28	18	0,38	0,58	24	0,50	0,62	26
<i>Lophuromys dudui</i>	0,23	0,50	22	0,23	0,27	22	0,63	0,75	8	0,25	0,50	4
<i>Nannomys cf. grata</i>	0,46	0,58	24	0,00	0,33	3	-	-	0	-	-	0
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	0,37	0,58	140	0,32	0,58	164	0,43	0,66	227	0,55	0,75	118
<i>Praomys misonnei</i>	0,18	0,45	11	0,16	0,63	19	0,61	0,82	28	0,61	0,83	23

4. Discussion

Le nombre d'espèces capturées (15) atteste d'une richesse spécifique élevée de Rongeurs, caractéristique habituelle des peuplements forestiers équatoriaux aussi bien d'Asie en Malaisie (Harison, 1969), d'Amérique au Panama (Fleming, 1971 et 1973; Guillotin, 1981 et 1982) que d'Afrique au Nigeria (Happold, 1977), au Gabon (Duplantier, 1989) et en République démocratique du Congo (Dudu, 1991; Katuala, 2009; Meniko, 2010; Kennis, 2012; Iyongo, 2013). Les forêts tropicales, notamment celles de basse altitude (cas de Masako) et de montagnes, du fait de leur complexité structurale, sont connues comme des milieux favorables pour les Rongeurs à cause de la diversité des niches écologiques et des ressources alimentaires disponibles, tant sur le plan horizontal que vertical (Wilson, 1988; Dieterlen, 1989 et 1990; Katuala, 2009).

Les abondances de captures (Tableau 1) diffèrent entre habitats et en fonction du paramètre (type de capture) considéré. En effet, la FS se révèle l'habitat qui détient les records de toutes les captures (299 pour les individus capturés, 204 pour ceux recapturés, 1 009 pour les différentes recaptures réalisées et 1 308 pour les totaux de captures) comparé aux autres habitats. La JJ accuse une abondance plus élevée des captures (254) que la JV (205) et que la FP (204, habitats à abondances égales) quand on considère le nombre d'individus capturés (N_{IC}). Cependant, lorsqu'on tient compte du taux d'individus recapturés sur ceux capturés et du taux de recaptures sur les totaux de captures, la FP (78 % et 80 %) vient devant la FS (68 % et 77 %) et loin devant la JJ (51 % et 66 %) et la JV (58 % et 67 %). Cela pourrait sous-entendre que les Rongeurs bougent plus dans les forêts (N_{IRC} et N_{RC} élevés) et se font capturer par la même occasion. Cette mobilité élevée de Rongeurs serait due au fait que les forêts sont formées de sous-bois clairs (Dudu, 1991; Iyongo, 2008) leur offrant une grande possibilité

de mouvements comparativement aux jachères qui sont généralement des milieux fermés. Le plus grand nombre de recaptures réalisées en forêts (FP et FS) plutôt qu'en jachères (JJ et JV) est un élément de plus qui atteste que les forêts, endroits de forte prédation (Dajoz, 2006), sont favorables aux déplacements de Rongeurs sans cesse à la recherche d'abris. Ces forêts sont aussi des milieux de prédilection des quelques espèces de grandes forêts (Dudu, 1991) ou des lieux de récréation, de reproduction, de meilleure possibilité de partage des niches écologiques et de recherche de nourriture à Masako. Les forêts primaires ne sont pas forcément des habitats de faibles qualités pour les populations de Rongeurs comme l'ont souligné Dudu (1991) et Iyongo et al. (2012), mais doivent plutôt être considérées comme des réservoirs potentiels (Kennis, 2012) qui hébergent la plupart d'espèces de Rongeurs à Masako.

Le test de chi-carré d'association a révélé des associations positives significatives entre la JJ et la JV et entre cette dernière et la FP. Ces associations montrent que les habitats comparés sont similaires en termes de composition spécifique de Rongeurs. Ces deux habitats possèdent beaucoup plus d'espèces communes que celles uniquement retrouvées dans un des habitats. En effet, huit espèces (*D. ferrugineus*, *H. cf. lunaris*, *H. stella*, *L. dudui*, *N. cf. grata*, *P. cf. jacksoni*, *P. misonnei* et *S. longicaudatus*) sont communes entre la JJ et la JV alors que trois en JJ (*G. surdus*, *H. parvus* et *L. striatus*) ne sont pas retrouvées en JV où une espèce (*M. longipes*) n'a pas été retrouvée en JJ. Sept espèces (*D. ferrugineus*, *H. cf. lunaris*, *H. stella*, *L. dudui*, *P. cf. jacksoni*, *P. misonnei* et *S. longicaudatus*) ont été simultanément capturées dans la JV et la FP, deux seulement dans la JV (*M. longipes* et *O. hypoxanthus*) qui n'ont pas été capturées en FP où deux autres espèces (*G. lorraïnensis* et *H. parvus*) n'ont, quant à elles, pas été capturées en JV. Ces fortes ressemblances de composition en Rongeurs justifient les associations obtenues.

L'analyse de la mobilité des espèces entre habitats, considérée comme connectivité biologique ou fonctionnelle, renseigne que 1 seul *D. ferrugineus*, 1 seul *H. cf. lunaris*, 4 *H. stella*, 30 *P. cf. jacksoni* et 1 seul *P. misonnei* ont permis une faible connectivité fonctionnelle de 5,8% (37 individus sur 643) entre les trois habitats structurellement ou spatialement connectés. Ceci laisse penser que : i) la mosaïque paysagère de Masako serait constituée des structures boisées à rugosité forte où des espaces proches peuvent être séparés par des éléments très peu perméables. Ainsi, même si les distances entre habitats sont faibles (± 75 m), la rugosité peut être élevée et la perméabilité faible (Dajoz, 2006); ii) le phénomène défavorable de multiplication des habitats lisières à l'échelle du paysage de Masako (Iyongo, 2013) suite à l'accentuation des activités anthropiques aboutit à des différences de réactions des espèces aux effets de lisière et aux différences de taux de mobilité spécifique inter-habitats. En effet, les lisières des taches peuvent être perçues comme des discontinuités ou des gradients bien marqués (Dajoz, 2006) et jouent donc un rôle clé dans le mouvement des individus disperseurs, indispensables à la survie d'une métapopulation (Hanski, 1991). Ainsi, des individus qui arrivent aux niveaux des lisières plus ou moins perméables (Wiens et al., 1985; Stamps et al., 1987) peuvent choisir de les traverser ou non (Dajoz, 2006); s'ils ont des préférences pour certains habitats, ils vont passer des habitats les moins favorables vers ceux les plus favorables et vont s'agréger progressivement dans les taches de meilleure qualité (Kuussaari et al., 1996); iii) les habitats étudiés disposeraient tous des ressources

suffisantes pour la survie des populations de Rongeurs qui se contentent de rester dans les habitats actuellement occupés, réduisant leur mobilité entre différents habitats en place.

Étant donné que la fragmentation aboutit à la création des habitats distincts à Masako, la mobilité inter-habitats de Rongeurs détectée et la présence de la plupart d'espèces abondantes dans tous les habitats étudiés indiquent que la réserve de Masako serait constituée de Rongeurs qui vivent sous forme des métapopulations. Ces dernières réunissent un ensemble de sous-populations interconnectées par des individus qui se dispersent (Hanski, 1991 ; Kindlmann et al., 2005) et sont capables de franchir divers milieux habités pour réaliser des processus de colonisation compensant ceux d'extinction (Dajoz, 2006) afin de garantir le renouvellement des individus et le maintien de leurs populations à l'échelle du paysage (Paillat & Butet, 1994). Il apparaît clairement qu'il pourrait s'agir des métapopulations selon le modèle de Boorman & Levitt (1973) qualifié de « *mainland-island* » (Dajoz, 2006) ou de « continent-îles » (Paillat & Butet, 1994) où la FP (aire principale) supporte une population permanente qui alimente quelques-unes des multiples sous-populations périphériques (Burel & Baudry, 1999) des habitats issus de l'anthropisation.

Cette connexion biologique faible doit interpeller l'écologue d'aujourd'hui, car elle atteste que la réserve forestière de Masako n'hébergerait plus des larges populations continues de Rongeurs où des échanges entre individus sont fréquents (Clergeau & Désiré, 1999), mais des populations (sous-populations) fragmentées. L'évolution d'une telle situation ou son amplification pourrait conduire à des isolats mettant en péril la survie de Rongeurs dans l'écosystème étudié. Toutefois, il nous faudra garder à l'esprit que le faible taux de connectivité des habitats observé reste sous l'influence du protocole employé (différents habitats spatialement connectés et leur position les uns par rapport aux autres).

Plusieurs habitats bien différenciés (JJ, JV, FS et FP) et plusieurs paramètres dont les abondances de captures, le statut résidentiel et quatre indices d'affiliation ont été pris en compte pour mieux approfondir l'affiliation des espèces aux habitats à Masako. Dudu (1991) s'est basé sur les abondances relatives et les indices de densité au niveau des jachères et des forêts secondaires de plusieurs sortes, par contre Iyongo et al. (2009) et Meniko (2010) se sont servi uniquement des abondances de captures au sein d'une jachère (non spécifiée), d'une lisière et d'une forêt secondaire (également non spécifiée) pour affilier les espèces. Ainsi, l'analyse finale de l'affiliation des espèces aux habitats en intégrant les informations données par les quatre indices permet donc d'affirmer quelques affiliations strictes. *Deomys ferrugineus* serait une espèce affiliée à la JJ. Pourtant, l'espèce a été désignée par d'autres auteurs comme préférant les forêts secondaire (Duplantier, 1989; Dudu, 1991; Iyongo et al., 2009; Meniko, 2010; Kennis, 2012) et primaire (Duplantier, 1989) mais également présente en jachères (Dudu, 1991; Meniko, 2010). Son régime alimentaire insectivore consommant spécialement les termites (Gembu et al., 1998) et sa nature de coureur terrestre pourraient justifier ce choix des forêts comme habitat de prédilection. *Hybomys cf. lunaris* se présente aux vues de nos résultats comme une espèce sans affiliation à un habitat particulier. Dudu

(1991) et Meniko (2010) avaient signalé sur base des abondances que *H. cf. lunaris* était une espèce fortement associée aux forêts secondaires tandis que Iyongo et al. (2009) ont obtenu l'abondance la plus élevée en jachère. *Hylomyscus stella* se révèle affilié à la FP. Ces résultats ne confirment pas que l'espèce est ubiquiste (Duplantier, 1982; Dudu, 1991; Kennis, 2012) mais confirme qu'elle est mieux adaptée aux divers milieux d'origine forestière. Toutefois, à Masako, les résultats de nos captures concordent en partie avec ceux de Iyongo et al. (2009) qui avaient capturé dans leur échantillon plus d'individus de cette espèce dans la jachère, mais aussi avec ceux de Dudu (1991) qui avait signalé des abondances élevées dans les jachères et les forêts secondaires. *Lophuromys dudui* semble affilié à la FS. Comme dans les études de Dudu (1991) et de Meniko (2010), un grand nombre d'individus de cette espèce a été capturé en jachères. C'est un rat de terrain fortement remanié des jachères rudérales selon Katsuva (1986) qui, sur base des abondances observées, reste moins abondant en forêt primaire de Masako (Dudu, 1991). *Nannomys cf. grata* se présente comme étant une espèce non associable à un habitat particulier. Signalons tout de même que les seules captures de l'espèce en question ont été réalisées pour cette étude dans les jachères et essentiellement en JJ, conformément à Rahm (1966) à l'est du Congo, Dudu (1991) et Kennis (2012) à Masako et dans la région de Kisangani. Pour *P. cf. jacksoni*, on peut dénoter une affiliation à la FP (voire forte selon certains indices) où des proportions élevées des résidents sont enregistrées. Cependant, des abondances élevées ont toujours été réalisées pour cette espèce dans les jachères et les forêts secondaires de Masako (Dudu, 1991; Iyongo et al., 2009; Meniko, 2010; Kennis, 2012). L'espèce se reproduit partout à Kisangani et ses environs (Dudu & Gevaerts, 1987) notamment à cause de sa valence écologique élevée. Enfin, *P. misonnei* paraît une espèce aussi mieux adaptée aux milieux forestiers (FS et FP). Dudu (1991) et Kennis (2012) ont aussi indiqué que *P. misonnei* est une espèce attachée aux forêts (FS et FP) mais qui fréquente également bien les jachères.

5. Conclusions

La richesse en espèces élevée constatée pour l'ensemble des habitats est conforme à celle obtenue dans la plupart des forêts équatoriales ou tropicales d'Asie (Harison, 1969), d'Amérique (Fleming, 1971 et 1973; Guillotin, 1981 et 1982) et d'Afrique (Happold, 1976 et 1977; Wilson, 1988; Duplantier, 1989; Dudu, 1991; Katuala, 2009; Meniko, 2010; Kennis, 2012; Iyongo, 2013) pour les petits Rongeurs.

Les différentes abondances de captures et recaptures réalisées dans les habitats renseignent que la forêt primaire, comparée aux autres habitats (habitats anthropisés), est loin d'être perçue par les Rongeurs comme un habitat de faible qualité propice à un nombre réduit d'espèces, comme l'ont confirmé Dudu (1991) et Iyongo et al. (2012). Au contraire, elle doit être vue comme un potentiel réservoir des populations de Rongeurs (Kennis, 2012) assurant le maintien de leurs métapopulations à l'échelle de Masako.

La faible connectivité biologique détectée suppose que : i) la complexité structurale qu'offre le paysage fragmenté de Masako suite à une présence de plus en plus marquée

d'habitats lisières entraîne une forte rugosité entre différents éléments du paysage, défavorable aux mouvements de la plupart des individus et espèces (Burel & Baudry, 1999; Dajoz, 2006); ii) les sous-populations en place sont fortement fragmentées (Clergeau & Désiré, 1999) et risquent d'affecter à la longue le renouvellement et le maintien des populations de Rongeurs à l'échelle du paysage.

L'analyse de l'affiliation des espèces aux habitats indique sur base des quatre indices développés que : i) *D. ferrugineus* est affilié à la JJ; ii) *H. cf. lunaris*, comme *N. cf. grata*, ne démontre pas d'affiliation particulière à un des habitats étudiés; iii) *H. stella* est affilié à la FP; une même observation peut être faite pour *P. cf. jacksoni*; iv) *L. dudui* est affilié à la FS; enfin, v) *P. misonnei* est affilié aux forêts (FS et FP).

Bien que les indices d'affiliation développés dans le cadre de cette étude ont permis dans leur ensemble de mieux comprendre l'affiliation des espèces aux habitats, les quelques petites différences observées entre elles montrent bien qu'ils doivent au fur et à mesure être améliorés. Pour l'instant, nous conseillons aux lecteurs d'étudier l'affiliation d'espèces avec des habitats par le moyen de l'interprétation transversale ou intégrée des indices présentés dans cette étude.

Cette étude apporte des informations nouvelles sur la connectivité des habitats et la nature de la métapopulation abritant la mosaïque forestière de Masako. Elle met en exergue l'importance de la forêt primaire pour la faune de Rongeurs et met à la disposition de la communauté scientifique des indices fiables pour l'affiliation des espèces de Rongeurs aux habitats. Elle tire la sonnette d'alarme pour les écologues, en montrant que les activités anthropiques qui contribuent à la fragmentation de l'écosystème forêt de Masako entraînent des effets négatifs pouvant mettre à mal la survie des populations de Rongeurs. L'étude approfondie des mouvements individuels de Rongeurs, des différents rôles joués par les corridors présents dans l'écosystème et celle liée à une meilleure compréhension des « effets de lisière » à l'échelle du paysage sont à envisager.

Bibliographie

- Amundala D., 2013. *Écologie des populations des Rongeurs (Rodentia, Mammalia) dans une perspective de gestion des espèces nuisibles aux cultures dans la région de Kisangani (R.D. Congo)*. Thèse de Doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Amundala D.N., Kennis J., Leirs H. & Dudu A.M., 2008. Farmer survey in the hinterland of Kisangani (Democratic Republic of Congo) on rodent crop damage and rodent control techniques used. *Mammalia*, **72**, 192-197.
- Baudry J., 1986. Approche écologique du paysage. *Lecture du paysage, INRAP, Foucher*, 23-24.
- Boorman S.A & Levitt P.R., 1973. Group selection on the boundary of a stable population. *Theor. Popul. Biol.*, **4**, 85-128.
- Bourgault P., 2008. *Techniques de capture et de marquage des micromammifères*. Travail pratique d'écologie (ECL 307) : Université de Sherbrooke, Canada.
- Burel F. & Baudry J., 1999. *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris : Eds Tec & Doc.

- Causton D., 1988. *An introduction to vegetation analysis: principles, practice and interpretation*. Ed. Springer.
- Clergeau P. & Désiré G., 1999. Biodiversité, paysage et aménagement : du corridor à la zone de connexion biologique. *Mappemonde*, **55**(3), 19-23.
- Dajoz R., 2006. *Précis d'écologie*. Paris : Dunod, 8^e édition.
- Debroux L. et al., 2007. *Forests in post-conflict Democratic Republic of Congo: analysis of a priority agenda*. A joint report by teams of the World Bank, Center for International Forestry Research (CIFOR), Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD), African Wildlife Foundation (AWF), Conseil National des ONG de Développement du Congo (CNOGD), Conservation International (CI), Groupe de Travail Forêts (GTF), Ligue Nationale des Pygmées du Congo (LINAPYCO), Netherlands Development Organisation (SNV), Réseau des Partenaires pour l'Environnement au Congo (REPEC), Wildlife Conservation Society (WCS), Woods Hole Research Center (WHRC), World Agroforestry Centre (ICRAF) and World Wide Fund for Nature (WWF).
- Dieterlen F., 1989. Rodents. In: Lieth H. & Werger M.J.A. (eds). *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies*. Amsterdam: Elsevier Science Publisher.
- Dieterlen F., 1990. Rodents of the African rain forest – Ecological and evolutionary aspects. *Vert. in the Trop. Mus. Bonn*, 215-219.
- Dudu A.M., 1991. *Étude du peuplement d'Insectivores et de Rongeurs de la forêt ombrophile de basse altitude au Zaïre (Kisangani, Masako)*. Thèse de doctorat : Université d'Anvers, Belgique.
- Dudu A. & Gevaerts H., 1987. Examen de la distribution des Muridés (Rodentia, Mammalia) dans quelques associations végétales des environs de Kisangani (Zaïre). *Ann. Fac. Sci. UNIKIS*, **4**, 103-110.
- Duplantier J.M., 1982. *Les rongeurs myomorphes forestiers du Nord-Est du Gabon : peuplement, utilisation de l'espace et des ressources alimentaires, rôle dans la dispersion et la germination des graines*. Thèse de doctorat : U.S.T.L. Montpellier, France.
- Duplantier J.M., 1989. Les Rongeurs myomorphes forestiers du Nord-Est du Gabon : structure du peuplement, démographie, domaines vitaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **44**, 329-346.
- Fleming T.H., 1971. Population ecology of the three species of Neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, **143**, 1-77.
- Fleming T.H., 1973. The number of rodents species in two Costa Rican forest. *J. Mammalia*, **54**, 518-521.
- Gembu T., Katuala G.B. & Dudu A., 1998. Étude du régime alimentaire de *Deomys ferrugineus* Thomas, 1888 (Cricetidae, Rodentia) des réserves de faune à okapis (RFO) et de Masako (R.D. Congo). *An. Fac. Sci. UNIKIS*, **11**, 189-199.
- Guillot M., 1981. Données écologiques sur les petits rongeurs myomorphes de la forêt équatoriale (Région de M'Baiki, République centrafricaine). *Mammalia*, **44**, 423-484.
- Guillot M., 1982. Place de *Proechymys cuvieri* (Rodentia, Echymidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia*, **46**, 299-318.
- Hanski I., 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. In: M. Gilpin & I. Hanski (eds). *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41-49.
- Happold D.C.D., 1976. Mammals of the Guinea-Congo rain forest. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **104B**, 243-284.
- Happold D.C.D., 1977. A population study of small rodents in the tropical rainforest of Nigeria. *Terre Vie*, **31**, 385-485.

- Harison J.L., 1969. The abundance and population density of mammals in Malayan lowland forest. *Malayan Nat. J.*, **22**, 174-178.
- Iyongo W.M., 2008. *Étude des effets de lisière sur les populations de rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo)*. DEA : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Iyongo W.M., 2013. *Effets de lisière sur la biodiversité des rongeurs dans la réserve de Masako, un écosystème fragmenté (Kisangani, R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Iyongo W.M. et al., 2009. Étude préliminaire des effets de la fragmentation des forêts sur la similarité des habitats et leurs richesses en espèces des rongeurs (Masako, R.D. Congo). *Ann. ISEA*, **4**, 177-186.
- Iyongo W.M. et al., 2012. Anthropisation et effets de lisière : impacts sur la diversité des rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo). *Trop. Conserv. Sci.*, **5**(3), 270-283.
- Juakaly M.J., 2007. *Résilience et écologie des araignées du sol d'une forêt équatoriale de basse altitude (réserve forestière de Masako, Kisangani, R.D. Congo)*. Thèse doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Kahindo M., 1988. *Contribution à l'étude floristique et phytosociologique de la réserve forestière de Masako (Haut-Zaire)*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Katsuva K., 1986. *Contribution à l'étude de la reproduction des rongeurs myomorphes (Muridae, Mammalia) de la ville de Kisangani*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Katuala G.B., 2009. *Biodiversité et biogéographie des rongeurs Myomorphes et Sciurormorphes (Rodentia : Mammalia) de quelques blocs forestiers de la région de Kisangani (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Kennis J., 2012. *Study of tropical rainforest rodents: biodiversity and adaptation ability to changing habitats around Kisangani, D.R. Congo*. Ph.D. thesis: Antwerpen University, Belgium.
- Kindlmann P., Aviron S. & Burel F., 2005. When is landscape matrix important for determining animal fluxes between resource patches? *Ecol. Complex.*, **2**, 150-158.
- Koper N., Schmiegelow F.K.A. & Merrill E.H., 2007. Residuals cannot distinguish between ecological effects of habitat amount and fragmentation: implications for the debate. *Landscape Ecol.*, **22**, 811-820.
- Kuussaari M., Nieminen M. & Hanski I., 1996. An experimental study of migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *J. Anim. Ecol.*, 791-801.
- Mabay K., 1994. *Contribution à l'étude structurale, des forêts primaire et secondaire de la Réserve de Masako*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Meniko To Hulu J.P.P., 2010. *Étude de l'effet de lisière sur la distribution spatio-temporelle des Rongeurs dans un écosystème anthropisé en région tropicale : réserve forestière de Masako (Kisangani, RDC)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Mukinzi I. et al., 2005. Preliminary data on the biodiversity of rodents and insectivores (Mammalia) in the periphery of Kisangani (D.R. Congo). *Bel. J. Zool.*, **135**, 133-140.
- Nicolas V. et al., 2008. Comparative phylogeography of two sibling species of forest-dwelling rodent (*Praomys rostratus* and *Praomys tullbergi*) in West Africa: different reactions to past forest fragmentation. *Mol. Ecol.*, **17**, 5118-5134.
- Nyakabwa M., 1982. *Phytocénose de l'écosystème urbain de Kisangani*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Paillat G. & Butet A., 1994. Fragmentation et connectivité dans les paysages : importance des habitats corridors pour les petits mammifères. *Arvicola*, **6**, 5-12.

- Rahm U., 1966. Les mammifères de la forêt équatoriale de l'Est du Congo. *Ann. Mus. Roy. Afr. Cent., Tervuren*, **149**(8), 38-121.
- Retho B., Gaucherel C. & Inchausti P., 2008. Modeling spatially explicit population dynamics of *Pterostichus melanarius* I 11. (Coleoptera: Carabidae) in response to changes in the composition and configuration of agricultural landscapes. *Landscape Urban Plan.*, **84**, 191-199.
- Sabongo Y., 2015. *Étude comparative de la structure et de la diversité des forêts à Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard des régions de Kisangani et de l'Ituri (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Stamps J.A., Buechner M. & Krishnan V.V., 1987. The effect of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *Am. Nat.*, **129**, 533-552.
- Taylor P.D., Fahrig L. & With K., 2006. Landscape connectivity: a return to basics. In: Crooks K.R. & Sanjayan M. (eds). *Connectivity Conservation*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Upoki A., 2001. *Étude du peuplement en bulbuls (Pycnonotidae, Passeriformes) dans la réserve forestière de Masako à Kisangani (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Wiens J.A., Crawford C.S. & Gosz J.R., 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos*, **45**, 421-427.
- Wilcox B.A. & Murphy D.D., 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.*, **125**, 879-887.
- Wilson E.O., 1988. *Biodiversity*. Washington D.C.: National Academic Press.

Chapitre 2

Diversité des habitats et effets de lisière sur les populations de Rongeurs en zone de contact forêt-jachère à Masako

Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU, Léon IYONGO WAYA MONGO, Joseph ULYEL ALI-PATHO (†), Corneille EWANGO, Benjamin DUDU AKAIBE & Jan BOGAERT

Au cours de cette étude, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les Rongeurs sont des bio-indicateurs potentiels de l'anthropisation paysagère et de l'effet de lisière. Trois types d'habitat de la réserve forestière de Masako en République démocratique du Congo ont été prospectés. Un total de 348 individus ont été capturés d'avril à août 2010 à l'aide des pièges Sherman et de clapettes appâtés à la pulpe de noix de palme mûre (*Elaeis guineensis* Jacq.). L'identification des spécimens a été faite sur base des critères morphométriques, ce qui a permis de grouper ces individus en 12 espèces différentes. Les grilles de 1 ha chacune installées dans une jachère, une forêt secondaire et une lisière ont été utilisées pour la capture. Les abondances, les diversités et les richesses en espèces varient entre les habitats étudiés. La jachère et la forêt secondaire présentent une étroite similitude traduisant que ce sont des milieux de prédilection de Rongeurs à Masako. La densité relative est faible en lisière et élevée dans les habitats intérieurs, ce qui indique que la lisière peut être perçue comme un habitat à part entière différent des habitats qu'elle sépare. La lisière présente une diversité et une équitabilité élevées, confirmant qu'elle supporte en général une plus grande biodiversité que les habitats adjacents. Les équitabilités faibles observées en jachère et en forêt secondaire confirment la tendance à l'homogénéisation du peuplement de Rongeurs, traduisant la relative instabilité de l'écosystème forestier étudié. Nous concluons que le changement d'occupation du sol, lié aux activités anthropiques, conduit à des différences en composition des Rongeurs au sein des habitats et modifie le paysage par la création de lisières qui fonctionnent selon les cas, soit comme des entités écologiques à part entière et différentes des habitats adjacents, soit comme des milieux intermédiaires. Ce qui atteste que les Rongeurs peuvent servir de bio-indicateur potentiel de l'anthropisation du paysage et de l'effet de lisière.

Habitat diversity and edge effects on rodent populations in a forest-fallow land contact zone in Masako

During this study, we tested the hypothesis that rodents are potential bio-indicators of anthropogenic landscape change and edge effects. Three habitat types from the Masako forest Reserve in the Democratic Republic of the Congo were surveyed. A total of 348 individuals was captured

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J.P.P. Meniko To Hulu (2015).

from April to August 2010 using Sherman type traps and classic destructive rodent traps baited with ripe palm nut pulp (*Elaeis guineensis* Jacq.). The identification of the specimens was done on the basis of morphometric criteria, which made it possible to group these individuals into 12 different species. The grids of one ha each installed in a fallow land, a secondary forest and an edge zone were used for the captures. Abundances, diversities and species richness varied among the habitats studied. The fallow land and secondary forest were found closely similar, indicating that they are preferred environments for rodents in Masako. Relative density was low in the edge zone and high in the adjacent habitats, indicating that the edge zone could be perceived as a habitat different from the habitats it separates. The edge zone has a high diversity and evenness, confirming that, in general, it is characterized by a higher diversity than its adjacent habitats. The low evenness values observed in the fallow habitat and in the secondary forest confirm the trend towards homogenization of the rodent population, reflecting the relative instability of the forest ecosystem studied. We conclude that land use changes, linked to human activities, lead to differences in rodent composition within habitats and modify the landscape by creating edges that function, either as distinctive ecological entities different from their adjacent habitats or as intermediate environments. This study suggests that rodents can serve as potential bio-indicators of anthropogenic change and edge effects.

1. Introduction

La croissance démographique et les progrès technologiques ont transformé profondément et transforment encore l'occupation des sols. Ces transformations affectent la structure des paysages et s'accompagnent de nombreuses conséquences écologiques (Burel & Baudry, 1999). Les écosystèmes forestiers tropicaux connaissent ces changements et sont fortement menacés suite aux diverses activités anthropiques : l'agriculture itinérante sur brûlis, l'exploitation du bois (bois de chauffe, bois d'œuvre et d'industrie), l'urbanisation et la carbonisation entraînant ainsi leur fragmentation (Kennis, 2012).

La réserve forestière de Masako ici étudiée n'est pas épargnée par cette pression anthropique. L'agriculture itinérante sur brûlis qui y est abondamment pratiquée (Juakaly, 2007) favorise la fragmentation des habitats forestiers et contribue à la multiplication des habitats de lisière qui, à l'interface entre les milieux agricoles et forestiers, forment la membrane par laquelle les flux de matière, d'énergie et d'organismes transitent (Cadenasso & Pickett, 2001). Ce morcellement des habitats en taches conditionne l'organisation spatiale des populations et affecte les processus écologiques (Paillat & Butet, 1994) de telle manière que les lisières, en créant une discontinuité dans le paysage, modifient les conditions environnementales locales et influencent la biodiversité des habitats adjacents (Aligner, 2010). Les effets de lisière sur la végétation et le pH du sol (Lokonda, 2007), sur la variabilité de réponse de paramètres physico-chimiques du sol (Alongo et al., 2013), ainsi que sur la population des Rongeurs (Iyongo et al., 2009; Meniko, 2010) ont aussi été signalés.

Les Rongeurs jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes en général et celui des forêts de Masako en particulier. Comme maillon important des réseaux trophiques, ils sont prédateurs d'insectes et des plantules, disséminent les champignons mycorhiziens, dispersent les graines, détruisent leur surplus et sont des proies pour

de nombreux animaux prédateurs (Pimentel & Tabarelli, 2004). Étant donné leur abondance et leur dépendance vis-à-vis des plantes dont ils se nourrissent, ils sont des victimes directes des actions anthropiques (Tarrant et al., 1990) et conviennent bien, comme bio-indicateurs, pour évaluer le rôle de la fragmentation pour autant que les changements dans la structure des habitats conduisent à des modifications spécifiques des Rongeurs (Nicolas et al., 2008).

Afin de comprendre si les Rongeurs sont des bio-indicateurs de l'anthropisation des paysages forestiers et de l'effet de lisière, ce chapitre cherche à vérifier : i) si la lisière se caractérise par une diversité, une richesse, une similarité, une équitabilité et une densité en espèces de Rongeurs différentes de celles des habitats adjacents (intérieur de la forêt et de la jachère) ; ii) s'il existe des espèces de Rongeurs sensibles aux effets de lisière dans la matrice forestière de la réserve forestière de Masako.

2. Matériel et méthodes

Cette étude a été réalisée dans la réserve forestière de Masako (00°36' N 25°13' E ; 460-500 m au niveau du gîte) située à 14 km au nord-est de la ville de Kisangani. Elle a une superficie de 2 105 hectares et bénéficie du climat équatorial chaud et humide du type Af de la classification de Köppen (Juakaly, 2007).

Les captures ont été réalisées d'avril à août 2010, dans trois grilles de 1 ha (50 m × 200 m) installées respectivement dans une jachère adulte, une forêt secondaire jeune et leur zone de contact (lisière). Les grilles rectangulaires ont été utilisées en vue de respecter la profondeur de la lisière. Les clapettes *Lucifer rat-traps* à captures mortes et les pièges *Sherman live trap* à captures vivantes utilisés ont été disposés systématiquement à raison de 100 pièges par grille. Les captures duraient 10 jours chaque mois. À défaut des analyses génétiques d'ADN, l'identification des espèces a été réalisée sur base des seuls caractères morphométriques externes. Ce qui n'a pas permis d'identifier jusqu'au niveau des espèces les individus des genres *Praomys* et *Hylomyscus*. Après analyses statistiques, nous avons recouru à la typologie des réponses des espèces à l'hétérogénéité d'habitats (Tableau 1) (Iyongo et al., 2009) afin d'identifier les espèces sensibles aux effets de lisière.

Dans la forêt secondaire, la végétation était dominée par *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben (9,6%), accompagné de *Uapaca guineensis* Müll.Arg. (4,8%), *Quassia gabonensis* Pierre (4,8%), *Entandrophragma angolense* (Welw.) C.DC. (4,8%), *Funtumia africana* (Benth.) Stapf (4,6%) et *Dichostemma glaucescens* Pierre (4,0%). La lisière, une zone d'interface entre la forêt secondaire jeune et la jachère adulte, était caractérisée par la dominance de *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie (12,0%), *D. glaucescens* (8,9%), *P. macrocarpus* (5,5%), *U. guineensis* (4,8%), *Macaranga spinosa* Müll.Arg. (4,4%) et *Trichilia gilgiana* Harms (3,6%). Dans la jachère, on rencontre abondamment les espèces *M. cecropioides* (20,7%), *M. spinosa* (6,2%), *Elaeis guineensis* Jacq. (5,1%), *Alchornea cordifolia* (Schumach. & Thonn.) Müll.Arg. (4,3%) et *Macaranga monandra* Müll.Arg. (3,7%).

Tableau 1. Typologie de réponse des espèces à l'hétérogénéité d'habitats. D'après Iyongo et al. (2009). Les lettres représentent les abondances. Des lettres identiques indiquent une absence de différence des abondances.

Type	Jachère	Lisière	Forêt secondaire	Interprétations
I	a	a	a	Pas d'effet de lisière, espèce généraliste; pas de différence d'abondance entre les habitats.
II	a	b	a	Effet de lisière : si $b > a$, l'espèce préfère la lisière et si $b < a$, l'espèce évite la lisière.
III	a	b	c	Effet de lisière : l'espèce s'adapte différemment à chacun des habitats; si $b > a$ et $b > c$, l'espèce préfère la lisière, et si $b < a$ et $b < c$, l'espèce évite la lisière.
IV	a	ab	b	Effet de lisière: l'abondance de l'espèce dans la lisière est intermédiaire de celles des habitats adjacents.
V	a	a	b	Pas d'effet de lisière : si $a > b$, l'espèce évite l'habitat forestier, et si $b > a$, l'espèce cherche l'habitat forestier. Une prédilection ou aversion à propos de la jachère pourraient être définies pareillement.
VI	ab	a	b	Pas de détection d'effet de lisière.

Les données des captures ont permis de calculer les similarités des habitats par la distance euclidienne (D_e) et le coefficient de Jaccard (C_j), les diversités par l'indice de diversité de Simpson (D), la richesse spécifique de Margalef (R_{Mg}) et l'équitabilité de Simpson (E) selon Magurran (2004) et, enfin, la densité relative ou le succès de piégeage (T [%]) selon Nicolas et al. (2003). Les tests t de Student ont permis de comparer les moyennes des effectifs de captures de Rongeurs entre les habitats pris deux à deux afin de dégager l'effet de lisière. Ils ont également permis de comparer les moyennes de leurs effectifs mensuels dans les habitats également pris deux à deux, en vue de tester les réponses des espèces à l'hétérogénéité d'habitats. Seules les espèces *Hybomys* cf. *lunaris*, *Hylomyscus* spp., *Lophuromys dudu* Verheyen et al., 2002, *Praomys* spp. et *Stochomys longicaudatus* (Tullberg, 1893), pour lesquelles un nombre suffisant de captures (30) a été enregistré, ont fait l'objet de cette deuxième analyse. Les calculs ont été réalisés à l'aide des logiciels PAST et STATISTICA.

3. Résultats

Un total de 348 individus de Rongeurs appartenant au moins à 12 espèces ont été récoltés. Parmi ces individus, 116 (33,3%), 84 (24,1%) et 148 (42,5%) ont été respectivement capturés en jachère, lisière et forêt secondaire (Tableau 2). *Praomys* spp. (41,7%) reste le complexe d'espèces dont nous avons capturé le plus grand nombre d'individus, à côté de *Hylomyscus* spp. (13,8%) et *L. dudu* (10,3%), les trois habitats confondus.

Tableau 2. Les espèces de Rongeurs capturés et leurs effectifs dans les habitats. Les pièges de type Sherman et les clapettes ont servi à la récolte des données d'avril à août 2010 par la méthode de grilles de piégeage de 1 ha installées au sein de la jachère, la lisière et la forêt secondaire dans la réserve forestière de Masako en République démocratique du Congo.

Espèce	Jachère	Lisière	Forêt secondaire	Total effectifs
<i>Deomys ferrugineus</i>	2	5	15	22
<i>Graphiurus lorrainus</i>	0	0	1	1
<i>Hybomys</i> cf. <i>lunaris</i>	6	8	18	32
<i>Hylomyscus</i> spp.	12	22	14	48
<i>Lemniscomys striatus</i>	2	2	0	4
<i>Lophuromys dudui</i>	16	12	8	36
<i>Malacomys longipes</i>	0	9	7	16
<i>Mastomys natalensis</i>	2	0	0	2
<i>Nannomys</i> cf. <i>grata</i>	7	0	2	9
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	1	0	0	1
<i>Praomys</i> spp.	62	13	70	145
<i>Stochomys longicaudatus</i>	6	13	13	32
Total	116	84	148	348

Toutes les espèces présentes dans la lisière ont aussi été retrouvées au niveau des habitats adjacents. À l'inverse, trois espèces présentes en jachère et deux en forêt secondaire n'ont pas été capturées en lisière. Il n'y a donc aucune espèce identifiée comme indicatrice de la lisière sur base des données absences/présences.

Les moyennes des effectifs des espèces capturées sont de 11,6 pour la jachère, 16,4 pour la forêt secondaire et 10,5 pour la lisière (toutes les espèces prises ensemble). Les comparaisons des habitats deux à deux montrent des différences significatives entre la lisière et la jachère ($t = -2,93$; $p < 0,05$) et entre la lisière et la forêt secondaire ($t = -2,42$; $p < 0,05$). Ces différences observées entre la moyenne de la lisière et de celle de chacun des milieux adjacents sont admises comme «effets de lisières». Au contraire, une différence non significative entre la jachère et la forêt secondaire ($t = 0,87$; $p > 0,05$) a été observée.

L'analyse de la richesse indique que la jachère présente une richesse spécifique relativement plus élevée par rapport à la lisière et à la forêt secondaire, qui présentent des richesses plutôt similaires (Tableau 3). La lisière est plus diversifiée et plus équitable que la jachère et la forêt secondaire, à diversités et équivalités plus proches.

Tableau 3. Nombre d'espèces (S), indices de diversité (D) et d'équitabilité (E) de Simpson, richesse spécifique de Margalef (R_{Mg}) et densité relative ou indice de piégeage (T) de 348 Rongeurs capturés par la méthode de grille de piégeage d'avril à août 2010 dans la réserve forestière de Masako à l'aide de pièges de type Sherman et de clapettes.

Indice	Jachère	Lisière	Forêt secondaire
S	10,00	8,00	9,00
D	0,33	0,16	0,27
R_{Mg}	1,89	1,58	1,60
E	0,30	0,78	0,41
T (%)	2,32	1,68	2,96

Les indices de similarité (Tableau 4) montrent une étroite similitude entre la jachère et la forêt secondaire en termes d'abondances et entre la lisière et la forêt secondaire quant aux présences/absences des espèces. La lisière démontre également une similarité moins élevée avec les habitats adjacents. La densité relative la plus élevée s'obtient en forêt secondaire et la plus basse en lisière. On note aussi que la jachère et la forêt secondaire présentent des densités proches.

Tableau 4. Similarités entre habitats, calculées par le coefficient de Jaccard (C_j) sur base des données de présences/absences des espèces de Rongeurs et la distance euclidienne (D_e) selon les abondances de Rongeurs exprimées en proportion. Captures réalisées par la méthode des grilles de piégeage de 1 ha installées dans chaque habitat (jachère, lisière et forêt secondaire), d'avril à août 2010 dans la réserve forestière de Masako en République démocratique du Congo.

Habitats	Lisière		Forêt secondaire	
	C_j	D_e	C_j	D_e
Jachère	0,63	0,44	0,58	0,17
Lisière	1,00	0,00	0,70	0,38

Sur les cinq espèces numériquement bien représentées et étudiées sur base des moyennes de captures mensuelles (Tableau 5), seules *L. dudui* et le complexe *Praomys* spp. se sont montrés sensibles aux effets de lisière. *Lophuromys dudui* a présenté une adaptation du type IV où l'abondance de l'espèce est intermédiaire de celles des habitats adjacents. Les comparaisons des moyennes de captures mensuelles donnent des différences non significatives entre la lisière et la jachère ($t=0,67$; ddl = 10; $p > 0,05$) et entre la lisière et la forêt secondaire ($t=0,69$; ddl = 10; $p > 0,05$); à l'inverse, elle est significative entre la jachère et la forêt secondaire ($t=2,48$; ddl = 10; $p < 0,05$). Le complexe *Praomys* spp. a présenté une adaptation du type II montrant que l'espèce évite la zone de lisière. Les moyennes de ses effectifs mensuels sont significativement différentes entre la lisière et la jachère ($t=3,05$; ddl = 8; $p < 0,05$) et très significativement différentes entre la lisière et la forêt secondaire ($t=3,36$; ddl = 8; $p < 0,01$); à l'inverse, elles ne sont pas significativement différentes entre la jachère et la forêt secondaire ($t=0,44$; ddl = 8; $p > 0,05$).

Hybomys cf. lunaris manifeste une adaptation du type V préférant la forêt secondaire par rapport aux autres habitats. Les moyennes de ses captures mensuelles sont non significativement différentes entre la lisière et la jachère ($t=0,44$; $ddl=8$; $p>0,05$); par contre, elles sont significativement différentes entre la lisière et la forêt secondaire ($t=1,44$; $ddl=8$; $p<0,05$) et entre la jachère et la forêt secondaire ($t=1,54$; $ddl=8$; $p<0,05$). *Hylomyscus* spp. et *S. longicaudatus* présentent des adaptations du type I; ces espèces sont généralistes et n'accusent pas de différences d'abondances entre habitats.

Tableau 5. Les espèces des Rongeurs capturées et leurs effectifs (N) dans les habitats. Les moyennes des captures mensuelles (MM) et écarts type (ET) des espèces par habitat. NMC est le nombre de mois de captures avec au moins un individu ayant servi aux calculs de moyenne et écart-type. Les pièges de type Sherman et les clapettes ont servi à la récolte des données d'avril à août 2010 par la méthode de grilles de piégeage de 1 ha installées au sein de la jachère, la lisière et la forêt secondaire dans la réserve forestière de Masako en République démocratique du Congo.

Espèce	Jachère			Lisière			Forêt secondaire			Total effectif
	N	MM ± ET	NMC	N	MM ± ET	NMC	N	MM ± ET	NMC	
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	6	3,00 ± 1,41	2	8	2,00 ± 0,00	4	18	4,50 ± 2,51	4	32
<i>Hylomyscus</i> spp.	12	4,00 ± 2,00	3	22	5,50 ± 7,00	4	14	3,50 ± 1,91	4	48
<i>Lophuromys dudui</i>	16	3,20 ± 1,78	5	12	4,00 ± 0,00	3	8	4,00 ± 1,41	2	36
<i>Praomys</i> spp.	62	12,40 ± 6,69	5	13	4,33 ± 1,52	3	70	17,50 ± 3,00	4	145
<i>Stochomys longicaudatus</i>	6	3,00 ± 1,41	2	13	4,33 ± 1,52	3	13	4,33 ± 3,21	3	32
Total	102			68			123			293

Les moyennes des captures mensuelles pour ces deux espèces ne sont pas significativement différentes entre la lisière et la jachère ($t=0,35$; $ddl=5$; $p>0,05$ et $t=1,60$; $ddl=4$; $p>0,05$); entre la lisière et la forêt secondaire ($t=0,55$; $ddl=5$; $p>0,05$ et $t=0,00$; $ddl=4$; $p>0,05$) et entre la jachère et la forêt secondaire ($t=0,33$; $ddl=6$; $p>0,05$ et $t=1,06$; $ddl=4$; $p>0,05$).

4. Discussion

La distribution des abondances observées dans les différents habitats confirme que la plupart des espèces des Rongeurs de Masako utilisent mieux la jachère et la forêt secondaire (Dudu, 1991; Mukinzi et al., 2005). Ces espèces seraient mobiles entre ces deux principaux habitats tout en transitant par la lisière qui présente des conditions intermédiaires (Iyongo et al., 2012) et contribue de ce fait au maillage écologique favorable au déplacement des espèces (Aligner, 2010). Ces Rongeurs se déplaceraient d'une tache d'habitat à l'autre pour assurer leur cycle de vie et maintenir leur population (Baudry & Burel, 2011), ils seraient à la recherche de la nourriture, de gîtes (Mukinzi et al., 2005) et/ou de partenaires sexuels.

La grande similarité entre la jachère et la forêt secondaire confirme que ce sont des milieux riches en Rongeurs à Masako, leur fournissant nourriture et abri nécessaires (Dudu, 1991). Cela peut justifier le fait que la lisière se distingue particulièrement des habitats qu'elle sépare en ayant ses caractéristiques écologiques propres (Cadenasso & Pickett, 2001 ; Imbeau et al., 2003) souvent marquées par des conditions environnementales instables (Meniko, 2010) et servant de potentiel piège écologique pour les prédateurs (Ries & Fagan, 2003).

La diversité et l'équitabilité élevées, observées au niveau de la lisière par rapport aux autres habitats, confirment que la lisière supporte en général une plus grande biodiversité (diversité, richesse spécifique et équitabilité réunies) que les habitats adjacents (Aligner, 2010). La richesse spécifique élevée de la jachère serait liée à la présence de la nourriture ainsi qu'à la quantité des ressources disponibles (Mukinzi et al., 2005) favorisant la présence d'espèces sporadiques. Dudu (1991) a également observé à Masako que les jachères étaient des milieux plus riches en espèces de Rongeurs que les forêts secondaires et les zones humides, tout comme Mukinzi et al. (2005) à l'île Mbiye, l'un des blocs forestiers proches de la ville de Kisangani. Les équitabilités faibles obtenues dans la jachère et la forêt secondaire traduisent l'instabilité des habitats en place (Iyongo et al., 2012) et expriment la tendance à l'homogénéisation de la composition en Rongeurs dans ces habitats, confirmant ainsi la pression anthropique exercée sur la réserve de Masako (Juakaly, 2007 ; Kennis, 2012). L'absence des espèces propres à la lisière confirme les résultats d'autres auteurs qui ont constaté que pour les oiseaux (Imbeau et al., 2003) et les papillons (Ries & Sisk, 2010), il n'existe pas ou peu de réelle espèce de lisière.

La présence marquée de *Praomys* spp. en jachère et forêt secondaire serait due à sa valence écologique élevée. Ce genre d'espèce est censé avoir une plus grande tolérance à des modifications de l'environnement par rapport aux autres espèces du milieu (Kennis, 2012) et se reproduit dans des habitats assez variés contribuant ainsi au maintien d'une population viable dans plusieurs types d'habitats.

Cette étude montre que les Rongeurs réagissent bien à l'anthropisation forestière et à l'effet de lisière, et peuvent servir d'indicateurs. On constate, sur base des résultats, que la lisière en zone de contact jachère-forêt secondaire se présente, selon le paramètre considéré, soit comme une zone intermédiaire (zone de transition) entre habitats adjacents, soit comme un habitat distinct marqué par des caractéristiques écologiques propres, et que les espèces de Rongeurs réagissent différemment aux effets de lisière.

Cette connaissance du rôle des Rongeurs comme bio-indicateurs des modifications paysagères et de l'effet de lisière à Masako est une étape importante et marque le point de départ pour la gestion durable de cette réserve forestière. Car les écosystèmes forestiers, par les services environnementaux qu'ils rendent, les rôles qu'ils assurent (écologique, social, esthétique, récréatif), les fonctions qu'ils régulent (flux d'organismes, de matière et d'énergie) et la biodiversité qu'ils abritent, constituent un enjeu majeur pour la gestion et la conservation de cette biodiversité (Gosselin, 2008 ; Aligner, 2010).

5. Conclusions

Cette étude a permis de caractériser la diversité des Rongeurs dans trois habitats en zone de contact forêt-jachère dans la réserve de Masako et a confirmé le fait que les Rongeurs sont des bio-indicateurs potentiels de l'anthropisation forestière et de l'effet de lisière. En effet, la fragmentation forestière en cours à Masako induit un changement d'occupation du sol par la création d'habitats divers tels que les jachères, les forêts secondaires et les lisières, caractérisées par des diversités, des richesses spécifiques et des abondances variées. La présence de l'espèce *Mastomys natalensis* (Smith, 1834) (espèce anthropophile) en jachère constitue une preuve indéniable du changement qui s'opère actuellement à Masako. Les habitats intérieurs sont similaires en termes de composition en Rongeurs car ils constituent leurs milieux de prédilection (Dudu, 1991 ; Mukinzi et al., 2005) à Masako. La lisière, en partageant une bonne similarité (plus de 50 % avec le coefficient de Jaccard) avec les habitats qu'elle sépare, représente une zone de transition entre systèmes écologiques adjacents et, en ayant ses caractéristiques écologiques propres, constitue un habitat à part entière, perçu différemment par les espèces de Rongeurs. Elle apparaît donc comme un élément central dans ce paysage spatialement hétérogène, qui structure les communautés animales et joue un rôle potentiellement important dans le maintien de la diversité (Gehlhausen et al., 2000). Quantifier et caractériser la diversité des lisières forestières sont des efforts qu'il faudrait désormais fournir afin de comprendre leurs effets sur les patrons de distribution des communautés végétales et animales à l'échelle du paysage forestier de Masako.

Bibliographie

- Aligner A., 2010. *Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans les bois fragmentés*. Thèse de doctorat : Université de Toulouse, France.
- Alongo L., Visser M., Kombele B. & Bogaert J., 2013. Propriétés et diagnostic de l'état agropédologique du sol de la série Yakonde après fragmentation de la forêt à Yangambi, R.D. Congo. *Ann. ISEA*, **5**, 36-51.
- Baudry J. & Burel F., 2011. Écologie du paysage et continuités écologiques. In : *Journée d'échange sur TVE et paysage, 6 juillet 2011, Paris*. Fédération Nationale des Parcs Naturels Régionaux.
- Burel F. & Baudry J., 1999. *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris : Eds Tec & Doc.
- Cadenasso M.L. & Pickett S.T.A., 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conserv. Biol.*, **15**, 91-97.
- Dudu A.M., 1991. *Étude du peuplement d'insectivores et de rongeurs de la forêt ombrophile de basse altitude du Zaïre (Kisangani, Masako)*. Thèse de doctorat : Université d'Anvers, Belgique.
- Gehlhausen S.M., Schwartz M.W. & Augspurger C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecol.*, **147**, 21-35.
- Gosselin M., 2008. Biodiversité et gestion forestière : la gestion des lisières. *Forêt-entreprise*, **183**, 58-62.
- Imbeau L., Drapeau P. & Morkoren M., 2003. Are forest birds categorised as « edge species » strictly associated with edge? *Ecography*, **26**, 514-520.

- Iyongo W.M. et al., 2009. Étude préliminaire des effets de lisière sur quatre espèces de Rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo). *Ann. ISEA*, **4**, 156-167.
- Iyongo W.M. et al., 2012. Anthropisation et effets de lisière : impacts sur la diversité des rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo). *Trop. Conserv. Sci.*, **5**(3), 270-283.
- Juakaly M.J., 2007. *Résilience et écologie des araignées du sol d'une forêt équatoriale de basse altitude (réserve forestière de Masako, Kisangani, R.D. Congo)*. Thèse doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Kennis J., 2012. *Study of tropical rainforest rodents: biodiversity and adaptation ability to changing habitats around Kisangani, D.R. Congo*. Ph.D. thesis: Antwerpen University, Belgium.
- Lokonda O.W., 2007. *Étude de l'effet de lisière sur la réaction ou pH du sol dans un paysage fragmenté de la cuvette centrale congolaise : cas de la Réserve forestière de Masako (Province Orientale, R.D. Congo)*. DEA : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Magurran A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing Company.
- Meniko To Hulu J.P.P., 2010. *Étude de l'effet de lisière sur la distribution spatio-temporelle des Rongeurs dans un écosystème anthropisé en région tropicale : Réserve forestière de Masako (Kisangani, RDC)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Mukinzi I. et al., 2005. Preliminary data on the biodiversity of rodents and insectivores (Mammalia) in the periphery of Kisangani (D.R. Congo). *Bel. J. Zool.*, **135**, 133-140.
- Nicolas V., Barriere P. & Colyn M., 2003. Impact of removal pitfall trapping on the community of shrews (Mammalia: Soricidae) in two African tropical forest sites. *Mammalia*, **67**, 133-138.
- Nicolas V. et al., 2008. Comparative phylogeography of two sibling species of forest-dwelling rodent (*Praomys rostratus* and *Praomys tullbergi*) in West Africa: different reactions to past forest fragmentation. *Mol. Ecol.*, **17**, 5118-5134.
- Paillat G. & Butet A., 1994. Fragmentation et connectivité dans les paysages : importance des habitats corridors pour les petits mammifères. *Arvicola*, **6**, 5-12.
- Pimentel D.S. & Tabarelli M., 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica*, **36**(1), 74-84.
- Ries L. & Fagan W.F., 2003. Habitat edges as a potential ecological trap for an insect predator. *Ecol. Entomol.*, **28**, 567-572.
- Ries L. & Sisk T.D., 2010. What is an edge species? The implications of sensitivity to habitat edges. *Oikos*, 1 636-1 642.
- Tarrant K.A., Johnson I.P., Flowerdew J.R. & Greig-Smith P.W., 1990. Effects of pesticide applications on small mammals in arable fields and the recovery of their populations. *Thornton Heath*, **1**, 173-182.

Chapitre 3

Diversité et structure démographique des populations de Rongeurs suivant un gradient d’anthropisation à Masako

Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU, John TSHIBAMBA MUKENDI, Nicaise AMUNDALA DRAZO,
Léon IYONGO WAYA MONGO, Jean-Pierre MATE MWERU, Corneille EWANGO, Erik VERHEYEN,
Benjamin DUDU AKAIBE & Jan BOGAERT

Cette étude a examiné la diversité des habitats, le sex-ratio, la structure des classes d’âge, l’effet saison et l’impact des activités anthropiques sur les populations de Rongeurs dans quatre habitats identifiés suivant un gradient anthropique dans la réserve de Masako (République démocratique du Congo). La méthode de grille de piégeage à raison de 100 pièges par grille, couplée à la technique de capture-marquage-recapture ont permis de prospecter les habitats à l’aide des pièges de type Sherman. Sept cent nonante-quatre individus, pour un total de 3 112 captures de février 2012 à janvier 2013, ont fait l’objet de la présente étude. Les différences numériques d’abondances, de diversités et de densités relatives qui sont observées entre les habitats exprimeraient les différences écologiques, structurelles et de régime de perturbation qui les caractérisent. Les équivalences faibles obtenues dans les habitats traduisent la pression anthropique exercée sur l’écosystème étudié. La forêt primaire s’est révélée la plus diversifiée et la plus équitable de tous les habitats, alors que les abondances et les densités relatives les plus élevées sont obtenues en forêt secondaire puis en jachère jeune. Ce qui indique que la dynamique paysagère liée aux activités anthropiques à Masako engendre une mosaïque d’habitats qui abrite une faune abondante et diversifiée de Rongeurs. Les abondances des individus capturés n’étant pas numériquement très différentes entre les habitats, elles attestent que la forêt primaire est aussi un habitat apprécié des Rongeurs. La structure des populations de Rongeurs est généralement stable au courant de l’année. Cela s’explique par la valence écologique élevée des espèces, l’absence d’une saison sèche absolue assurant la reproduction continue et le renouvellement des individus de chaque classe d’âges. Les abondances en nombre de captures sont faibles en saison subsèche et élevées en saison de pluie. Le sex-ratio est déséquilibré en faveur des mâles pour toute l’année (deux saisons réunies) et en saison subsèche, mais reste équilibré en saison humide. Enfin, beaucoup de classes d’âges manquent en saison subsèche comparativement à la saison pluvieuse. Ces résultats permettent de mettre en évidence l’impact des activités anthropiques et « l’effet saison » sur les populations de Rongeurs à Masako.

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J.P.P. Meniko To Hulu (2015).

Diversity and demographic structure of rodent populations along a gradient of anthropogenic disturbance in Masako

This study examined habitat diversity, sex ratio, age-class structure, seasonal effects and the impact of anthropogenic activities on rodent populations in four habitats identified along an anthropogenic gradient in the Masako Reserve (Democratic Republic of the Congo). The trapping grid method with 100 traps per grid, coupled with the capture-mark-recapture technique, made it possible to explore habitats using Sherman type traps. Seven hundred and ninety-four individuals caught 3,112 times from February 2012 to January 2013 were analysed in this study. The differences in abundance, diversity and relative density observed between habitats were expected to express the ecological, structural and disturbance regime differences that characterize them. The low evenness values obtained in the habitats reflect the anthropogenic pressure exerted on the ecosystems. Primary forest has proven to be the most diversified and even of all habitats, while the highest abundances and relative densities have been observed in secondary forest sites and in young fallow habitats. This indicates that landscape dynamics associated with human activities in Masako generate a mosaic of biotopes that support an abundant and diverse rodent fauna. The abundances of the individuals captured are not very different between habitats, which suggests that the primary forest is also a popular rodent habitat. The structure of the rodent populations is generally stable throughout the year. This is due to the high ecological valence of the species involved and to the absence of an absolute dry season ensuring the continuous reproduction and renewal of individuals in each age group. The abundance of the captures is low in the relatively dry season and high in the rainy season. The sex ratio is unbalanced in favour of the males for the whole year (two seasons together) and in the dryer season, but remains balanced in the wet season. Finally, many age groups are missing in the dryer season compared to the rainy season. These results highlight the impact of human activities and the “seasonal effect” on rodent populations in Masako.

1. Introduction

La transformation des milieux naturels par les activités humaines et son impact sur les organismes qui dépendent de ces habitats est une des thématiques centrales de l'écologie du paysage moderne (Kindlemann & Burel, 2008). Ces transformations paysagères (perte, fragmentation et dégradation d'habitats) sont considérées comme une des causes principales de la perte de la biodiversité au même titre que les changements climatiques (FAO, 2010), que ce soit à l'échelle locale, nationale ou globale (Hanski, 2005 ; Sala et al., 2008). Elles sont les principales menaces qui pèsent sur la viabilité des populations et ont été reconnues comme de bons indicateurs des menaces sur la biodiversité (Brooks et al., 1999 ; Ferreras, 2001). L'augmentation rapide de la population humaine accroît les besoins (terres agricoles, bois et bois de chauffage, plantes médicinales) et est à l'origine de la perte d'une bonne partie d'habitats forestiers et de la fragmentation de la surface restante (Rodgers, 1998 ; Bolger et al., 2000).

Les petits Mammifères constituent de la nourriture pour la faune aviaire et les Mammifères prédateurs. Ils sont en même temps d'importants consommateurs de graines (plantes) ainsi que d'importants contributeurs à la biodiversité des écosystèmes forestiers et de bons indicateurs écologiques (Linzey & Kesner, 1997). Parmi ceux de la région de Kisangani, les Rongeurs qui sont les plus connus (Katuala, 2009) et les plus

diversifiés (Mukinzi et al., 2005) sont des victimes directes des actions anthropiques (Tarrant et al., 1990). Ils conviennent donc par conséquent pour évaluer le rôle relatif du changement des conditions écologiques et de la fragmentation des habitats qui s'opèrent actuellement dans la région, pour autant que les changements dans la structure des habitats conduisent à des modifications spécifiques des Rongeurs (Nicolas et al., 2008).

Pour mesurer l'impact des activités anthropiques et «l'effet saison» sur les populations de Rongeurs à Masako, cet article vérifie si : i) la forêt primaire (habitat stable) abrite une faune de Rongeurs aussi abondante et diversifiée que les habitats anthropisés (jachères et forêt secondaire), reconnus comme leurs milieux de prédilection; ii) si les activités anthropiques contribuant aux modifications du paysage entraînent des différences d'abondance, de diversité, d'équitabilité et de structure démographique entre les habitats; iii) et si ces activités anthropiques, en s'intensifiant pendant la saison sub sèche, ont un impact significatif sur l'abondance des captures, le sex-ratio et la structure d'âges des Rongeurs dans ce paysage anthropisé.

2. Matériel et méthodes

La réserve forestière de Masako (00°36' N 25°13' E, 460-500 m d'altitude), se situe à 14 km au nord-est de la ville de Kisangani. Sa superficie est de 2 105 ha (Juakaly, 2002; Mukinzi et al., 2005; Meniko, 2010). Les précipitations y sont abondantes avec une moyenne mensuelle de 152 mm, mais inégalement réparties au cours de l'année. On constate deux maxima équatoriaux en octobre et avril, et deux minima solsticiaux en janvier et juillet. La température moyenne est de 25 °C et l'humidité relative moyenne est de 85 % sans grande variation au cours de l'année (Amundala et al., 2005). Deux courtes périodes sèches (décembre-février et juin-août) et deux courtes périodes humides (mars-mai et septembre-novembre) y coexistent. La réserve bénéficie d'un climat équatorial du type Af_i selon la classification de Köppen (Nyakabwa, 1982) caractérisé par l'absence d'une saison sèche absolue.

L'inventaire écologique de Rongeurs par capture-marquage-recapture (Bourgault, 2008) a été effectué de février 2012 à janvier 2013 dans les habitats identifiés suivant un gradient anthropique. Quatre grilles de 1 ha (100 m × 100 m) chacune étaient installées respectivement dans la forêt primaire (FP) à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.), J. Léonard – distante au minimum de 600 m des autres habitats –, la forêt secondaire (FS), la jachère vieille de ± 7 ans (JV) et la jachère jeune de ± 3 ans (JJ) – distantes les unes des autres de 75 m. Dans chaque grille, 100 pièges de type Sherman distants de 10 m les uns des autres ont été utilisés. La pulpe de noix de palme (*Elaeis guineensis* Jacq.) mûre, la *chikwangue* produite à base de manioc (*Manihot esculenta* Crantz) et la pâte d'arachides (*Arachis hypogaea* L.) grillées ont servi d'appâts. Le piégeage mensuel et régulier organisé du 20 au 30 de chaque mois durait 5 jours par session (campagne) par habitat (deux habitats les cinq premiers jours et deux autres les cinq derniers). Ainsi, 3 112 captures de 794 individus ont été réalisées pour un effort total de 24 000 nuits pièges. Les espèces *Deomys ferrugineus* Thomas, 1888, *Hylomyscus stella* (Thomas, 1911), *Lophuromys dudui* Verheyen et al., 2002 et *Praomys* cf. *jacksoni* sont les quatre retenues pour cette étude.

La structure des populations a été étudiée en fonction du sex-ratio et de classes d'âges (Tableau 1) obtenues par mensurations corporelles couplées à l'observation des caractères reproductifs des individus en classes (Duplantier, 1989; Dudu, 1991; Amundala et al., 2005).

Ces critères ont permis le regroupement des individus en trois classes :

- la classe des immatures : les femelles avec vagins non-perforés et tétines invisibles, les mâles avec des testicules abdominaux non développés; aucun caractère de maturité sexuelle;
- la classe des subadultes : les femelles ont des petits seins visibles avec des vagins non perforés et les mâles ont des testicules en voie de scrotalisation, développés de l'intérieur mais invisibles de l'extérieur; au moins un des caractères de maturité sexuelle est décelé;
- la classe des adultes : les femelles ont des gros mamelons et/ou des vagins perforés et les mâles ont des testicules scrotaux qui sont visibles de l'extérieur; c'est la classe des adultes sexuels qui sont généralement les plus lourds de chaque espèce.

Les classes d'âges suivantes ont été définies en fonction des poids corporels (Duplantier, 1982; Dudu, 1991; Amundala et al., 2005) obtenus à l'aide des pesons *Pesola* de 50 g et 100 g (Tableau 1).

Tableau 1. Définition des classes d'âge d'après les poids corporels pour les quatre espèces de Rongeurs les plus abondantes dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). Classe 1 : immatures, classe 2 : subadultes et classe 3 : adultes. Les poids correspondant à chaque classe sont indiqués.

Espèce	Classe 1	Classe 2	Classe 3
<i>Deomys ferrugineus</i>	< 36 g	< 51 g et > 35 g	> 50 g
<i>Hylomyscus stella</i>	< 11 g	< 21 g et > 10 g	> 20 g
<i>Lophuromys dudui</i>	< 41 g	< 51 g et > 40 g	> 50 g
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	< 21 g	< 41 g et > 20 g	> 40 g

La structure démographique de la population (sex-ratio et classes d'âges) a été analysée en fonction des espèces, des habitats et des saisons. Selon les situations et en fonction de la distribution de nos données, quelques tests statistiques ont été utilisés. Les tests de chi-carré ont été utilisés en comparant les valeurs observées : i) aux valeurs attendues pour mesurer les différences d'abondances entre saisons pour l'ensemble des habitats et habitat par habitat; ii) aux valeurs théoriques suivant une distribution uniforme de 1/1 pour (a) analyser le sex-ratio global des quatre espèces étudiées, (b) tester l'effet saison sur le sex-ratio, et enfin (c) comparer le sex-ratio observé de chaque espèce selon chaque habitat. Les données récoltées ont également permis de calculer la diversité (H) de Rongeurs selon l'indice de Shannon, l'équitabilité (E) des espèces de Rongeurs par l'indice de Pielou et enfin la densité relative ou l'indice de piégeage Γ (%). L'identification des espèces des genres *Hylomyscus* et *Praomys* a été réalisée au département des Vertébrés de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique par analyse moléculaire d'ADN sur des tissus d'ongles fixés à l'alcool 95 %.

3. Résultats

Pour les 12 mois d'étude, 794 individus appartenant aux quatre espèces de Rongeurs étudiées ont été récoltés dans les quatre habitats. *Deomys ferrugineus* représente 13,1%, *H. stella* 14,1%, *L. dudu* 6,9% et enfin *P. cf. jacksoni* 65,9% de l'effectif total, constituant l'espèce la mieux représentée dans tous les habitats (Tableau 2).

Tableau 2. Effectifs des espèces de Rongeurs capturés par habitat. Données récoltées de février 2012 à janvier 2013 dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). Cent pièges de type Sherman par grille d'un hectare placés dans quatre habitats (FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune) ont servi aux captures de 794 individus par la méthode de capture-marquage-recapture.

Espèce	FP	FS	JV	JJ	Total
<i>Deomys ferrugineus</i>	55	38	9	2	104
<i>Hylomyscus stella</i>	23	22	14	53	112
<i>Lophuromys dudu</i>	4	8	21	22	55
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	96	181	126	120	523
Total	178	249	170	197	794

La forêt primaire se montre la plus diversifiée ($H = 1,05$ et $E = 0,52$) de tous les habitats suivie de la jachère jeune, mais les différences sont relativement faibles. À l'inverse, elle regorge, avec la jachère vieille, de densités relatives basses par rapport à la forêt secondaire et à la jachère jeune (Tableau 3).

Tableau 3. Effectifs et indices de diversité des espèces de Rongeurs capturés par habitat. Données récoltées de février 2012 à janvier 2013 dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). Cent pièges de type Sherman par grille d'un hectare placés dans quatre habitats (FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune) ont servi aux captures de 794 individus par la méthode de capture-marquage-recapture. L'indice de diversité de Shannon H , l'équitabilité de Pielou E et la densité relative ou succès de piégeage T (%) sont indiqués.

	FP	FS	JV	JJ
H	1,05	0,84	0,84	0,95
E	0,52	0,42	0,42	0,47
T (%)	2,97	4,15	2,83	3,28

Le nombre total des individus capturés (toutes les espèces confondues) pendant les deux saisons sèche et humide (Tableau 4; 496 *vs* 298) comparé aux valeurs attendues (397 *vs* 397), attestent d'une différence significative ($\chi^2 = 49,37$; $ddl = 2$ et $p < 0,01$) entre les deux saisons. Les comparaisons des effectifs entre les deux saisons donnent des différences d'abondances très significatives pour la forêt secondaire et la jachère vieille ($\chi^2 = 25,06$, $p < 0,01$; $\chi^2 = 13,55$, $p < 0,01$) et significative dans la forêt primaire ($\chi^2 = 8,98$, $p < 0,05$). Cependant, la jachère jeune n'accuse pas de différence statistique ($\chi^2 = 4,88$, $p > 0,05$) entre les effectifs des individus capturés lors des deux saisons (Tableau 4). De même, que ce soit pour les mâles ($\chi^2 = 18,77$, $p < 0,01$) ou les

femelles ($\chi^2 = 32,43$, $p < 0,01$), toutes espèces confondues, des différences significatives en nombre d'individus sont constatées entre les deux saisons, ces abondances sont importantes en saison humide et baissent sensiblement en saison subsèche.

Tableau 4. Répartition des espèces de Rongeurs en fonction des habitats et des saisons. Données récoltées de février 2012 à janvier 2013 dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo). Cent pièges de type Sherman par grille d'un hectare placés dans quatre habitats (FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune) ont servi aux captures. M = mâle, F = femelle, N = nombre d'individus, ST₁ = sous-total saison humide, ST₂ = sous-total saison subsèche et TG = total général.

Espèce	FP			FS			JV			JJ			Total		
	N	M	F	N	M	F	N	M	F	N	M	F	N	M	F
Saison humide															
<i>Deomys ferrugineus</i>	29	15	14	27	17	10	6	2	4	1	0	1	63	34	29
<i>Hylomyscus stella</i>	16	13	3	13	10	3	12	5	7	38	19	19	79	47	32
<i>Lophuromys dudui</i>	3	2	1	6	5	1	9	7	2	11	6	5	29	20	9
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	61	30	31	118	58	60	82	43	39	64	34	30	325	165	160
ST₁	109			164			109			114			496	266	230
Saison subsèche															
<i>Deomys ferrugineus</i>	26	16	10	11	8	3	3	2	1	1	1	0	41	27	14
<i>Hylomyscus stella</i>	7	3	4	9	5	4	2	1	1	15	9	6	33	18	15
<i>Lophuromys dudui</i>	1	0	1	2	1	1	12	7	5	11	5	6	26	13	13
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	35	22	13	63	36	27	44	30	14	56	29	27	198	117	81
ST₂	69			85			61			83			298	175	123
TG	178			249			170			197			794	441	353
% TG														55,54	44,46

Le sex-ratio global (441 vs 353) pour toutes les espèces capturées durant la période d'étude (deux saisons), comparé au sex-ratio théorique de 1/1, montre qu'il existe un sex-ratio significativement biaisé ($\chi^2 = 9,75$, $p < 0,05$) en faveur des mâles qui totalisent 55,5% des individus capturés (Tableau 4). Cependant, l'analyse par saison montre que le sex-ratio n'est pas significativement différent de la parité ($\chi^2 = 2,61$; ddl = 2; $p > 0,05$) en saison humide (266 vs 230), par contre il indique un biais sex-ratio en faveur des mâles ($\chi^2 = 9,07$; ddl = 2; $p < 0,05$) en saison subsèche (175 vs 123, Tableau 4).

Pour chacune des quatre espèces étudiées, des biais sex-ratio obtenus par comparaison des valeurs observées aux valeurs théoriques (1/1) sont à chaque fois observés en faveur des mâles de chaque espèce pour la somme des individus capturés dans tous les habitats (Tableau 5).

Tableau 5. Sex-ratio des espèces *D. ferrugineus*, *H. stella*, *L. dudui* et *P. cf. jacksoni* en fonction d'habitats. FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille et JJ = jachère jeune. Individus capturés de février 2012 à janvier 2013 à l'aide des pièges de type Sherman à raison de 100 par grille, ha et habitat. Réserve forestière de Masako, Kisangani, République démocratique du Congo. *Différence significative = $p < 0,05$; **Différence très significative = $p < 0,01$.

Espèce	FP	FS	JV	JJ	Total
<i>Deomys ferrugineus</i>					
Mâles	31	25	4	1	61
Femelles	24	13	5	1	43
Sex-ratio (M:F)	1,29	1,92	0,80	1,00	1,42
χ^2	2,04	11,07**	-	-	7,53*
<i>Hylomyscus stella</i>					
Mâles	16	15	6	28	65
Femelles	7	7	8	25	47
Sex-ratio (M:F)	2,28	2,14	0,75	1,12	1,38
χ^2	11,57**	9,14**	0,50	0,36	6,89*
<i>Lophuromys dudui</i>					
Mâles	2	6	14	12	34
Femelles	2	2	7	10	21
Sex-ratio (M:F)	1,00	3,00	2,00	1,20	1,62
χ^2	-	-	7,00*	0,40	8,05*
<i>Praomys cf. jacksoni</i>					
Mâles	52	94	73	63	282
Femelles	44	87	53	57	241
Sex-ratio (M:F)	1,18	1,10	1,38	1,10	1,17
χ^2	1,45	0,56	7,55*	0,63	6,98*

Deomys ferrugineus présente un sex-ratio biaisé en faveur des mâles dans la forêt secondaire ($\chi^2 = 11,07$; $p < 0,01$), *H. stella* dans les forêts primaire ($\chi^2 = 11,57$; $p < 0,01$) et secondaire ($\chi^2 = 9,14$; $p < 0,01$), *L. dudui* dans la jachère vieille ($\chi^2 = 7,00$; $p < 0,05$), enfin *P. cf. jacksoni* dans la jachère vieille ($\chi^2 = 7,55$; $p < 0,05$).

L'analyse des classes d'âges par habitat, les deux saisons prises ensemble (Figure 1), montre que toutes les classes d'âge sont généralement bien représentées dans les habitats étudiés. Les subadultes sont les plus nombreux dans les habitats (mais pas partout), avec 55,8% des individus pour *D. ferrugineus*, 64,3% pour *H. stella* et 71,1% pour *P. cf. jacksoni*. Pour *L. dudui*, ce sont les immatures qui sont les plus nombreux avec 47,3%. Ils dominent au niveau des jeune et vieille jachères alors que les subadultes dominent en forêts primaire et secondaire. Les quatre espèces étudiées par classe d'âge, sexe et habitat indiquent pour *D. ferrugineus* l'absence des immatures femelles en forêt primaire, des immatures mâles en jachère vieille et enfin des immatures ainsi

que des adultes (mâles et femelles) en jachère jeune. L'espèce montre une préférence aux forêts (primaire et secondaire). Pour *H. stella*, les immatures mâles et femelles manquent en forêt primaire alors que les immatures mâles manquent en forêt secondaire et jachère vieille; l'espèce préfère la jachère jeune. *Lophuromys dudui* accuse une absence des immatures et subadultes mâles ainsi que des subadultes femelles en forêt primaire, mais aussi des adultes mâles et subadultes femelles en forêt secondaire. Enfin, *P. cf. jacksoni* est bien représenté avec toutes les classes d'âges (les deux sexes confondus) dans tous les habitats étudiés; l'espèce est abondante partout.

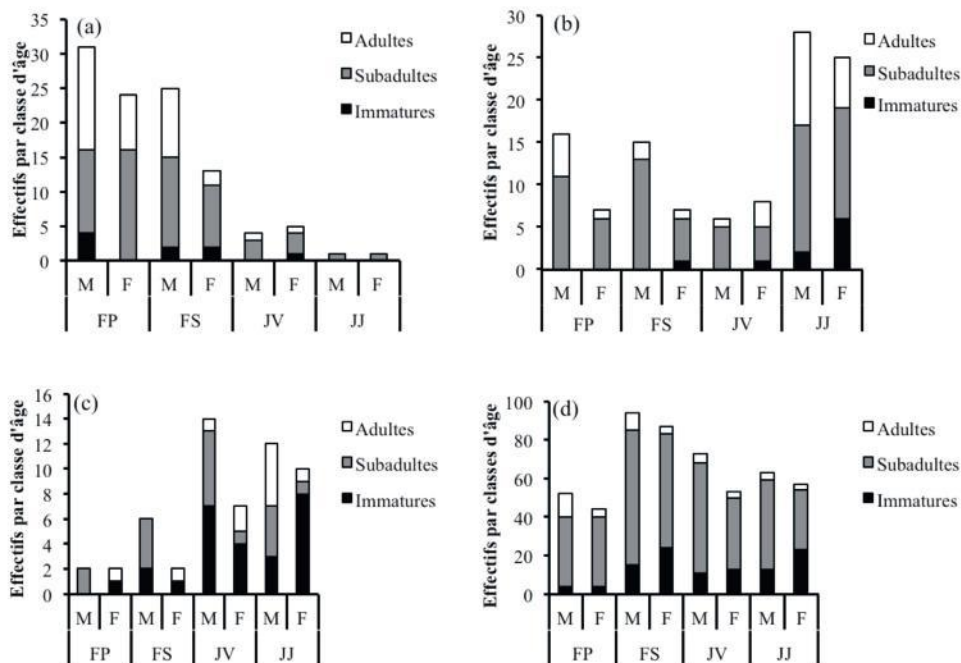


Figure 1. Structures des classes d'âges par sexe et habitat de *D. ferrugineus* (a); *H. stella* (b); *L. dudui* (c); et *P. cf. jacksoni* (d). FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune, M = mâle et F = femelle. L'axe des ordonnées indique le nombre de captures réalisées de février à octobre 2012 à l'aide de 100 pièges de type Sherman par grille d'un hectare installée dans chaque habitat dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo).

L'analyse des abondances par classe d'âges, espèce, sexe et saison en fonction des habitats (Figure 2) fait observer que la plupart des classes d'âges sont retrouvées en saison humide comparativement à la saison subsèche, où beaucoup de classes, surtout des femelles adultes, sont absentes.

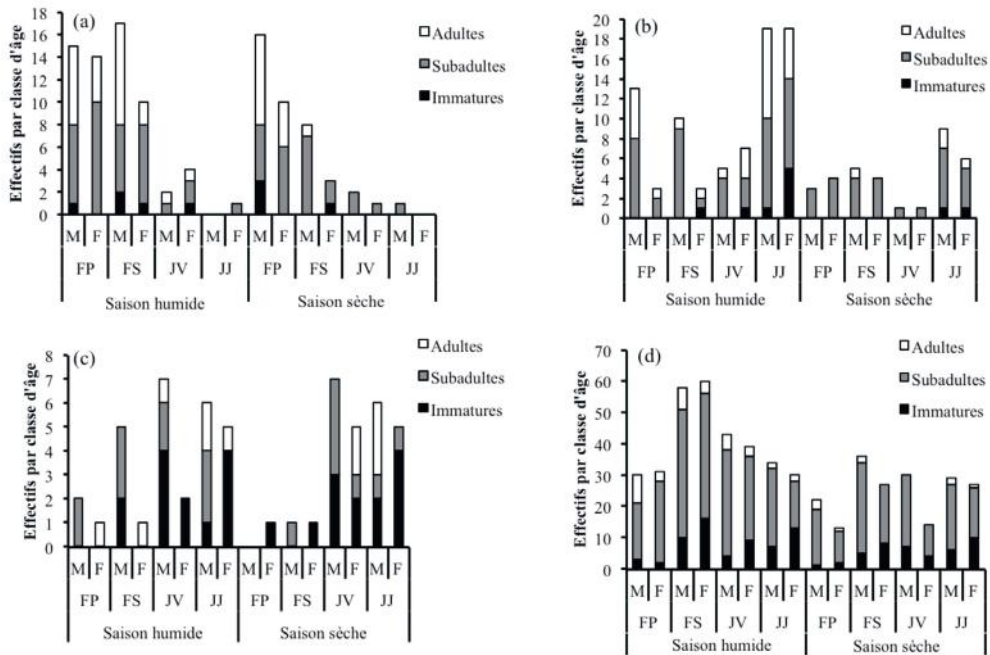


Figure 2. Structures des classes d'âges par sexe, habitat et saison de *D. ferrugineus* (a); *H. stella* (b); *L. dudu* (c); et *P. cf. jacksoni* (d). FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune, M = mâle et F = femelle. L'axe des ordonnées indique le nombre de captures réalisées de février 2012 à janvier 2013 à l'aide de 100 pièges de type Sherman par grille d'un hectare installée dans chaque habitat dans la réserve forestière de Masako (République démocratique du Congo).

On observe pour *D. ferrugineus* qu'il y a absence des immatures femelles en forêt primaire, des immatures mâles en jachère vieille, de toutes les classes d'âges mâles, des immatures ainsi que des adultes femelles en jachère jeune pendant la saison de pluie, tandis qu'en saison subsèche, on n'a pas pu observer des immatures femelles en forêt primaire, des immatures mâles et adultes femelles en forêt secondaire, des immatures et adultes (mâles et femelles) en jachère vieille et, enfin, des immatures mâles ainsi que de toutes les classes d'âges femelles en jachère jeune. Concernant *H. stella*, on remarque, en saison de pluie, l'absence des immatures mâles et femelles en forêt primaire et des immatures mâles en jachère vieille, alors qu'en saison subsèche, il y a absence des immatures et adultes (mâles et femelles) en forêt primaire, des immatures mâles et femelles ainsi que des adultes femelles en forêt secondaire et enfin des immatures et adultes (mâles et femelles) en jachère vieille. Quant à *L. dudu*, il y a, en saison humide, absence des immatures (mâles et femelles), des adultes mâles et subadultes femelles en forêt primaire, des adultes mâles, des immatures et subadultes femelles en forêt secondaire, des subadultes et adultes femelles en jachère vieille et enfin des subadultes femelles en jachère jeune. À l'inverse, nous n'avons pas pu capturer des mâles (toutes classes d'âges), des subadultes et adultes femelles en forêt primaire, des immatures et adultes mâles avec des subadultes et adultes femelles en forêt secondaire, des adultes mâles en jachère vieille et enfin des adultes femelles en jachère jeune. Enfin pour

P. cf. jacksoni, toutes les classes d'âges sont présentes en saison de pluie tandis que l'on constate l'absence des adultes femelles en forêt secondaire, et des adultes mâles et femelles en jachère vieille pendant la saison subsèche.

4. Discussion

L'abondance globale des espèces de Rongeurs capturés n'a pas révélé de différence entre les habitats. Cela sous-entend que la forêt primaire, plus diversifiée et plus équitable que les autres habitats, est un biotope aussi riche en faune de Rongeurs que les milieux anthropisés (jachères et forêt secondaire) reconnus comme leurs habitats de prédilection, leurs fournissant nourriture et abri nécessaires (Dudu, 1991 ; Munkinzi et al., 2005). Kennis (2012) a aussi observé, à Masako et aux environs de Kisangani, qu'il n'existait pas de différence d'abondance entre la forêt primaire et les jachères. D'autres auteurs ont par ailleurs noté de plus fortes abondances dans les jachères et de plus basses dans la forêt primaire (Munkinzi et al., 2005 ; Iyongo et al., 2012) et en milieux riverains (Dudu, 1991). Ces différences seraient attribuées aux faits que la forêt primaire, actuellement perturbée par les activités anthropiques accompagnées de la dynamique naturelle de régénération, renferme des conditions microclimatiques et alimentaires semblables aux jachères et forêts secondaires et favorables aux Rongeurs.

L'influence de la saison sur les abondances indique que les effectifs de captures de Rongeurs ont sensiblement diminué en saison subsèche, période pendant laquelle les activités anthropiques (agriculture sur brûlis, cueillette, chasse, ramassage, récolte des produits forestiers ligneux ou non, etc.) s'intensifient à Masako (Juakaly, 2002 ; Iyongo et al., 2012) et dans la région de Kisangani, comparativement à la saison des pluies. Cela peut être justifié par la réduction des effectifs des femelles allaitantes qui restent autour des nids afin d'apporter des soins aux nouveau-nés (Duplantier, 1989), mais beaucoup plus par la mortalité élevée des femelles adultes (vulnérables) pendant cette période de reproduction (Sheppe, 1972), ainsi que des immatures en cette période de fortes perturbations.

La diversité des espèces de Rongeurs est similaire entre les habitats et ne semble pas être influencée par ceux-ci vu le fait que ces espèces sont tolérantes aux perturbations (espèces à valence écologique élevée) et dépendantes des forêts (Kennis, 2012). La grande diversité en Rongeurs rencontrée dans les quatre habitats serait liée au fait que l'ensemble de la réserve est soumis ces dernières années à un fort régime de perturbation qui engendre une mosaïque d'habitats abritant une faune abondante et diversifiée. Les équivalences en espèces relativement faibles qui caractérisent tous les habitats témoignent de cette emprise de l'homme sur l'écosystème étudié. Cela contribue à l'expansion des espèces à haute valence écologique (Mazoyer & Roudart, 2002 ; Katuala, 2009 ; Kennis, 2012) mais aussi à la raréfaction d'autres. Le cas de *P. cf. jacksoni* qui constitue 65,9% de l'effectif total en est la preuve. Dudu (1991), Amundala et al. (2005) et Iyongo (2013) ont aussi observé que *P. cf. jacksoni* dominait dans le peuplement des Rongeurs à Masako, mais pas avec une telle proportion. Cette situation pourrait être attribuée de manière générale aux différences d'habitats, qui

sont connues pour provoquer des changements dans les comportements individuels et la répartition des espèces (Lindenmayer & Fisher, 2006). De manière spécifique, elle pourrait être expliquée par l'un des deux mécanismes évoqués par Kennis (2012) : i) la plasticité phénotypique qui change le comportement individuel ; ii) la sélection naturelle provoquée et la microévolution de l'espèce. La technique CMR a probablement également influencé les données disponibles et leur interprétation.

Le sex-ratio pour les quatre espèces étudiées durant toute l'année est significativement biaisé en faveur des mâles. Nos résultats concordent avec ceux de Cross (1977) en Sierra-Leone, Happold (1977) au Nigeria, Dudu (1991) et Amundala et al. (2005) en République démocratique du Congo qui ont observé des biais sex-ratio en faveur des mâles pour la plupart des espèces de Rongeurs des écosystèmes forestiers tropicaux. Rahm (1967) autour du lac Kivu, Duplantier (1989) au Gabon, Happold (1983) au Nigeria, Dudu et al. (1997) à Masako, Katuala et al. (2005) dans la réserve de faune à Okapi ont aussi capturé beaucoup plus de mâles que de femelles, mais sans obtenir une différence significative en faveur d'un sexe. Cette disparité de sexe pourrait s'expliquer par le fait que les mâles ont des domaines vitaux plus grands que ceux des femelles (Duplantier, 1989; Dudu, 1991; Dajoz, 2006) et, qu'après la naissance, le sex-ratio est favorable aux mâles qui souvent se montrent par la suite plus compétitifs (Dajoz, 2006) et deviennent majoritaires dans les populations. Il est probable qu'une mortalité variable en fonction du sexe, de l'âge et une mobilité plus grande des mâles soient les principaux facteurs impliqués dans l'inégale répartition du sex-ratio des espèces *P. cf. jacksoni*, *H. stella* et *D. ferrugineus*.

L'effet saison sur le sex-ratio a démontré qu'il existait un biais sex-ratio en faveur des mâles en saison subsèche mais pas en saison des pluies. Cette situation est liée au fait que les mâles sont plus mobiles que les femelles durant la gestation jusqu'avant le sevrage (Amundala et al., 2008). Cette période va de la fin des saisons pluvieuses jusqu'au milieu des saisons subsèches. Elle correspond à celle où les femelles qui allaitent ne s'écartent pas de leurs nids et se font de moins en moins capturer, mais aussi et surtout connaissent un fort taux de mortalité (Sheppe, 1972) suite aux différentes pressions liées aux pratiques de l'agriculture itinérante sur abattis-brûlis.

La présence presque régulière de toutes les classes d'âges (immatures, subadultes et adultes) témoigne d'une structure de population globalement stable tout au long de l'année (Amundala et al., 2005; Katuala et al., 2005). Cette stabilité peut être due à la reproduction continue des Rongeurs (Dudu, 1991) suite à l'absence d'une saison sèche absolue à Masako (Juakaly, 2002; Amundala et al., 2005; Katuala et al., 2005), à une entrée régulière mais non massive des jeunes assurant le renouvellement constant des individus de chaque classe d'âges des espèces (Dudu, 1991) et à une prépondérance des subadultes et adultes pour la plupart d'espèces (Happold, 1974; Happold, 1979), sauf pour *L. dudui* qui présente une dominance des immatures dans les jachères.

L'abondance élevée de *D. ferrugineus* en forêts concorde avec les résultats de Iyongo et al. (2009). Elle serait probablement due à son régime alimentaire insectivore consommant essentiellement les termites (Duplantier, 1982) qui se trouvent en abondance dans ces forêts de Masako. Mais aussi, l'espèce étant à la fois terricole et arboricole

(Dudu, 1991), elle préfère les milieux forestiers aux autres habitats. L'espèce *H. stella* a été la plus abondamment capturée dans les jachères, mais a aussi marqué une bonne présence dans les forêts. Cette observation coïncide avec celle de Dudu (1991) qui a affirmé que cette espèce est généralement abondante dans les jachères, les forêts secondaires, la forêt primaire et les milieux riverains de Masako. Concernant *L. dudui*, on sait que l'espèce est très abondante dans tous les blocs forestiers de la rive droite du fleuve Congo, mais surtout en jachères, forêts secondaires et en milieux riverains et reste moins abondante dans la forêt primaire à *G. dewevrei* (Dudu, 1991). Cela corrobore nos résultats, qui montrent que la majorité de nos individus sont capturés en jachères, plus riches en nourriture et en nids (Munkizi et al., 2005) et par là constituant les milieux préférés des femelles allaitantes, d'où l'abondance observée des immatures pourrait sous-entendre une proportion élevée de femelles (Amundala, 2013). *Praomys* cf. *jacksoni*, par le nombre élevé de captures réalisées dans tous les habitats, est resté de loin l'espèce la plus abondante (65,9%) et celle à valence écologique la plus élevée rencontrée à Masako. Une telle espèce est censée avoir une plus grande tolérance pour les changements de l'environnement par rapport aux autres espèces du milieu (Swihart et al., 2003) et, donc, se reproduit et est capable de maintenir des populations viables dans plusieurs types d'habitats (Kennis, 2012). Dudu & Gevaerts (1987) et Dudu (1991) ont affirmé que *P. cf. jacksoni* se reproduit partout à Kisangani et ses environs.

L'impact de la saison sur la structure d'âges des espèces a montré que beaucoup de classes d'âges, particulièrement les femelles adultes et les immatures, ont manqué en saison subsèche par rapport à la saison des pluies durant notre étude. Cette situation est généralement expliquée par le fait que les femelles adultes réduisent leurs activités motrices pendant les périodes sèches correspondant à la fructification des plantes, aux mises bas des Rongeurs (Dudu, 1991) et aux soins apportés aux nouveau-nés et aux plus jeunes (immatures), qui sont pour la plupart du temps aux nids (Saint Girons, 1967; Amundala, 2013). Cependant, nous estimons qu'il pourrait s'agir d'une forte mortalité des femelles adultes et des immatures pendant cette période d'intensification des activités anthropiques diverses (incinération, piégeage de rongeurs) à Masako.

5. Conclusions

Cette étude a confirmé l'importance de la forêt primaire pour la faune de Rongeurs, ainsi que l'impact des activités anthropiques et l'effet saison sur la structure démographique des populations de Rongeurs à Masako. Les observations d'abondances, de diversités et de densités relatives expriment les caractéristiques écologiques, structurales et de régime de perturbation (Makundi et al., 2009) des habitats. Les équitabilités enregistrées traduisent la pression anthropique exercée sur l'écosystème étudié. La forêt primaire, par l'abondance, la diversité et l'équitabilité qui la caractérisent, s'est révélée un habitat diversifié en faune de Rongeurs, tout comme les jachères et la forêt secondaire. La structure des populations de Rongeurs, assez stable au courant de l'année, s'explique par la valence écologique élevée des espèces en place, l'absence d'une saison sèche absolue assurant la reproduction continue et le renouvellement constant des individus de chaque classe d'âges. Une proportion significativement faible

des femelles caractérisant les populations de Rongeurs traduit une vitesse lente de croissance démographique par rapport au cas contraire (Bourlière, 2009) et entraînerait une dynamique dans la structure des populations de Rongeurs étudiés. Les effets d'anthropisation et de saison étudiés sur les abondances de captures, les sex-ratio et la structure de classes d'âges traduisent que les activités anthropiques en cours ne sont pas à encourager et que leur intensification en saison subsèche affecterait les populations de Rongeurs à Masako. Ainsi donc, la destruction continue de la forêt primaire, réservoir potentiel des espèces forestières, et son remplacement par d'autres habitats comme c'est le cas à Masako, risque d'entraîner des effets non contrôlés sur la faune des Rongeurs. Elle mérite, avec d'autres écosystèmes forestiers environnant, d'être préservée. Cependant, d'autres études, liées à la connectivité des habitats, à la mobilité et à l'organisation sociale des populations de Rongeurs, nécessitent d'être abordées.

Bibliographie

- Amundala D., 2013. *Écologie des populations des Rongeurs (Rodentia, Mammalia) dans une perspective de gestion des espèces nuisibles aux cultures dans la région de Kisangani (R.D. Congo)*. Thèse de Doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Amundala D. et al., 2005. The population structure of four rodent species from a tropical region (Kisangani, D.R. Congo). *Bel. J. Zool.*, **135**, (supplément), 127-131.
- Amundala D.N., Kennis J., Leirs H. & Dudu A.M., 2008. Farmer survey in the hinterland of Kisangani (Democratic Republic of Congo) on rodent crop damage and rodent control techniques used. *Mammalia*, **72**, 192-197.
- Bolger D. et al., 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age and edge effects. *Ecol. Appl.*, **10**(4), 1230-1248.
- Bourgault P., 2008. *Techniques de capture et de marquage des micromammifères*. Travail pratique d'écologie (ECL 307) : Volet écologie animale, Université de Sherbrooke, Canada.
- Bourlière F., 2009. Le sex-ratio de la girafe. *Mammalia*, **25**(4), 467-471.
- Brooks T.M., Pimm S.L. & Oyugi J.O., 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conserv. Biol.*, **13**, 1140-1150.
- Cross R.M., 1977. Population studies on *Praomys tullbergi* (Thomas) and other rats of forest regions of Sierra-Leone. *Rev. Zool. Afr.*, **91**(2), 345-367.
- Dajoz R., 2006. *Précis d'écologie*. Paris : Dunod.
- Dudu A.M., 1991. *Étude du peuplement d'insectivores et de Rongeurs de la forêt ombrophile de basse altitude au Zaïre (Kisangani, Masako)*. Thèse de doctorat : Université d'Anvers, Belgique.
- Dudu A. & Gevaerts H., 1987. Examen de la distribution des Muridés (Rodentia, Mammalia) dans quelques associations végétales des environs de Kisangani (Zaïre). *Ann. Fac. Sci. UNIKIS*, **4**, 103-110.
- Dudu A., Verhagen R., Gevaerts H. & Verheyen W., 1997. Population structure and reproductive cycle of *Praomys jacksoni* (De Winton, 1897) and first data on the reproduction of *P. misonnei* Van der Straeten & Dieterlen, 1987 and *P. mutoni* Van der Straeten & Dudu, 1990 (Muridae) from Masako forest (Kisangani, Zaïre). *Bel. J. Zool.*, **127**(suppl. 1), 67-70.
- Duplantier J.M., 1982. *Les rongeurs myomorphes forestiers du Nord-Est du Gabon : peuplement, utilisation de l'espace et des ressources alimentaires, rôle dans la dispersion et la germination des graines*. Thèse de doctorat : U.S.T.L., Montpellier, France.

- Duplantier J.M., 1989. Les Rongeurs myomorphes forestiers du Nord-Est du Gabon : Structure du peuplement, démographie, domaines vitaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **44**, 329-346.
- FAO, 2010. *Global forest resources assessment 2010: key findings*. <http://www.fao.org/forestry/fra2010> (24/10/2011).
- Ferreras P., 2001. Landscape structure and asymmetrical inter-patch connectivity in a meta-population of endangered Iberian lynx. *Biol. Conserv.*, **100**, 125-136.
- Hanski I., 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and societal response. *Embo Report*, **6**, 388-392.
- Happold D.C.D., 1974. The small Rodents of the forest-savanna-farmland association near Ibadan, Nigeria, with observation on reproduction biology. *Rev. Zool. Afr.*, **88**(4), 814-836.
- Happold D.C.D., 1977. A population study on small rodents in the tropical rain forest of Nigeria. *Terre Vie*, **31**, 385-458.
- Happold D.C.D., 1979. Age structure of a population of *Praomys tullbergi* (Muridae, Rodentia) in Nigerian rain forests. *Terre Vie*, **33**, 253-274.
- Happold D.C.D., 1983. Rodents and Lagomorphs. *Trop. Savanas*, **16**, 363-400.
- Iyongo W.M., 2013. *Effets de lisière sur la biodiversité des rongeurs dans la réserve de Masako, un écosystème fragmenté (Kisangani, R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Iyongo W.M. et al., 2009. Étude préliminaire des effets de la fragmentation des forêts sur la similarité des habitats et leurs richesses en espèces des rongeurs (Masako, R.D. Congo). *Ann. ISEA*, **4**, 177-186.
- Iyongo W.M. et al., 2012. Anthropisation et effets de lisière : impacts sur la diversité des Rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo). *Trop. Conserv. Sci.*, **5**(3), 270-283.
- Juakaly M., 2002. *Macrofaune et mésofaune du sol dans un système de cultures sur brûlis en zone équatoriale (Masako, Kisangani, R.D. Congo)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Katuala P.G.B., 2009. *Biodiversité et biogéographie des Rongeurs Myomorphes et Sciuromorphes (Rodentia : Mammalia) de quelques blocs forestiers de la région de Kisangani (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Katuala P.G.B. et al., 2005. Biodiversity and ecology of small mammals (Rodents and Shrews) of the "Réserve de Faune à Okapis", Democratic Republic of Congo. *Bel. J. Zool.*, **135**(supplément), 191-196.
- Kennis J., 2012. *Study of tropical rainforest rodents: biodiversity and adaptation ability to changing habitats around Kisangani, D.R. Congo*. Ph.D. thesis: Antwerpen University, Belgium.
- Kindlmann P. & Burel F., 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecol.*, **23**, 879-890.
- Lindenmayer D.B. & Fischer J., 2006. *Landscape change and habitat fragmentation*. Washington D.C.: Island Press.
- Linzey A.V. & Kesner M.H., 1997. Small mammals of woodland savannah ecosystem in Zimbabwe, density and habitat occupancy patterns. *J. Zool.*, **243**, 137-152.
- Makundi R.H., Massawe A.W., Mulungu L.S. & Katakweba A., 2009. Species diversity and population dynamics of rodent in a farm-fallow field mosaic system in Central Tanzania. *Afr. J. Ecol.*, **48**, 313-320.
- Mazoyer M. & Roudart L., 2002. *Histoire des agriculteurs du monde. Du néolithique à la crise contemporaine*. Paris : Seuil.
- Meniko To Hulu J.P.P., 2010. *Étude de l'effet de lisière sur la distribution spatio-temporelle des Rongeurs dans un écosystème anthropisé en région tropicale : Réserve forestière de Masako (Kisangani, RDC)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.

- Mukinzi I. et al., 2005. Preliminary data on the biodiversity of rodents and insectivores (Mammalia) in the periphery of Kisangani (D.R. Congo). *Bel. J. Zool.*, **135**, 133-140.
- Nicolas V. et al., 2008. Comparative phylogeography of two sibling species of forest-dwelling rodent (*Praomys rostratus* and *Praomys tullbergi*) in West Africa: different reactions to past forest fragmentation. *Mol. Ecol.*, **17**, 5 118-5 134.
- Nyakabwa M., 1982. *Phytocénose de l'écosystème urbain de Kisangani*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Rahm U., 1967. Les Muridés des environs du Lac Kivu et des régions voisines d'Afrique centrale et leur écologie. *Rev. Suisse Zool.*, **74**, 439-520.
- Rodgers W.A., 1998. An introduction to the conservation of the Eastern Arc Mountains. *J. East Afr. Nat. Hist.*, **87**, 7-18.
- Saint Girons M.C., 1967. Étude du genre *Apodemus* Kaup, 1829 en France. *Mammalia*, **31**, 55-100.
- Sala O.E. et al., 2008. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1 770-1 774.
- Sheppe W., 1972. The annual cycle of small mammal populations on a Zambian floodplain. *J. Mamm.*, **53**(3), 445-460.
- Swihart R.K., Gehring T.M., Kolozsvary M.B. & Nupp T.E., 2003. Responses of 'resistant' vertebrates to habitat loss and fragmentation: the importance of niche breadth and range boundaries. *Diversity Distrib.*, **9**(1), 1-18.
- Tarrant K.A., Johnson I.P., Flowerdew J.R. & Greig-Smith P.W., 1990. Effects of pesticide applications on small mammals in arable fields and the recovery of their populations. *Thornton Heath*, **1**, 173-182

Chapitre 4

Caractérisation floristique de quatre habitats forestiers d'un gradient d'anthropisation à Masako

Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU, John TSHIBAMBA MUKENDI, Prosper SABONGO YANGAYOBO, Hippolite NSHIMBA SEYA WA MALALE, Benjamin DUDU AKAIBE, Jean-Pierre MATE MWERU & Jan BOGAERT

L'objectif de l'étude est de caractériser, sur base de la flore, quatre habitats (jachère jeune, jachère vieille, forêt primaire, forêt secondaire) d'un gradient d'anthropisation de la réserve forestière de Masako. L'inventaire botanique de tous les arbres à DHP \geq 5 cm, réalisé dans chaque habitat, a permis de recenser 3 177 pieds d'arbres répartis en 202 espèces, 146 genres et 45 familles. La famille la plus riche en espèces est celle des Fabaceae, conformément à la tendance générale observée dans les forêts tropicales. Elle constitue le fond floristique des peuplements forestiers de Masako étudiés. Les densités observées en forêts primaire et secondaire sont semblables à celles trouvées dans la plupart des écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique et de la région de Kisangani. Sur base de la composition floristique, des différences et des ressemblances sont constatées entre les habitats; cela traduit les différences de régime de perturbation que subit la réserve et qui occasionnent la présence d'habitats divers. Les surfaces terrières obtenues en forêts (primaire et secondaire) sont comprises dans les limites (23 à 50 m².ha⁻¹) connues pour les forêts tropicales denses humides. Les structures diamétriques sont toutes en forme de J inversé, caractéristique des peuplements forestiers tropicaux. Les différences de surfaces terrières et de structures diamétriques enregistrées confirment «l'effet habitat»; elles seraient dues aux variations de tailles et grosseurs d'arbres au sein de chaque habitat et à la différence de contribution des classes de diamètres dans la structure de chaque habitat.

Floristic characterization of four forest habitats along an anthropogenic gradient in Masako

The objective of the study is to characterize, on the basis of their flora, four habitats (young fallow, old fallow, primary forest, secondary forest) of an anthropogenic gradient in the Masako forest Reserve. The botanical inventory of all trees with DBH \geq 5 cm, carried out in each habitat, identified 3,177 trees divided into 202 species, 146 genera and 45 families. The most species-rich family is the Fabaceae family, in line with the general trend observed in tropical forests. It forms the floristic background of the Masako forest stands studied. The densities observed in primary (574 trees) and secondary (531 trees) forests are similar to those found in most tropical forest ecosystems in Africa and the Kisangani region. On the basis of their

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J.P.P. Meniko To Hulu (2015).

floristic composition, differences and similarities are observed between habitats; this reflects the differences in the disturbance regime that the Reserve undergoes and which lead to the presence of various habitats. The basal areas observed in the forests (primary and secondary) are within the range limits (23 to 50 m².ha⁻¹) known for dense tropical humid forests. The diametric structures are all in the shape of an inverted J, characteristic of tropical forest stands. The differences observed in basal area and diametric structure confirm the “habitat effect”; they could be due to variations in tree sizes and shapes within each habitat and to the difference in the contribution of diameter classes to the stand structure of each habitat.

1. Introduction

Les forêts tropicales humides regorgent d'une biodiversité végétale et animale exceptionnelle, qui ne se développe qu'en milieu boisé (Fongnzossié et al., 2008). Leur hétérogénéité est l'expression d'une présence variée de niches écologiques et d'habitats (Richards, 1996) ainsi que des multiples interactions entre les espèces qui les composent et leur environnement (Pascal & Pélissier, 1995). La diversité et la composition floristique des forêts tropicales reposent d'une manière générale sur leur structure, leur physionomie, leur composition spécifique, l'abondance des taxons et les différentes phénophases qui règlent la survie des espèces qui s'y développent suite à une grande hétérogénéité spatiale (Lebrun & Gilbert, 1954).

Dans leur fonctionnement naturel, les communautés vivantes sont perpétuellement soumises à différentes contraintes et perturbations auxquelles elles sont adaptées (Serpantié & Devineau, 1991). Les perturbations forestières sont les conséquences des activités naturelles ou humaines, elles conduisent à des modifications de la configuration forestière (réduction de taille, isolement des fragments), de la composition floristique (Cabacinha & de Castro, 2009; Munro et al., 2009) et de la structure forestière (densité en tiges, surface terrière, structure de diamètres) des fragments (Freitas et al., 2005; Collins et al., 2009), favorisant ainsi l'installation et la disparition des espèces végétales (Florence, 1981). Ces perturbations constituent des mécanismes indispensables pour comprendre les processus écologiques qui ont contribué à façonner les paysages et à déterminer la composition des communautés végétales actuelles (Talon et al., 1998).

Le morcellement des systèmes écologiques en zone cultivée pose, de manière très générale, le problème de la pérennité des biocénoses naturelles et celui du maintien de la diversité biologique (Bangirinama, 2011). L'occupation du sol dans les pays tropicaux change rapidement (Veldkamp et al., 2001) et la fragmentation des habitats naturels liée aux activités anthropiques est devenue l'un des processus dominants de la dynamique forestière (Barima et al., 2010). L'écosystème forestier de Masako est actuellement menacé par les activités anthropiques et se présente sous forme d'une mosaïque forestière, conséquence des pertes et modifications d'habitats, qui entraîne des différences de composition floristique et de structure diamétrique d'habitats en place.

Cette étude vise la caractérisation floristique et diamétrique de ces peuplements forestiers de la réserve de Masako, suivant un gradient d'anthropisation. Elle teste les hypothèses suivantes : i) les densités et les abondances sont différentes entre les habi-

tats, les densités élevées sont attendues en forêts et les faibles au niveau des jachères; ii) à cause des différences dans la grosseur des arbres, les surfaces terrières sont différentes entre les habitats, elles sont décroissantes de la forêt primaire vers la jachère jeune en passant par la forêt secondaire et la jachère vieille; iii) les équitabilités en espèces sont proportionnelles au gradient anthropique, cela suppose que de la forêt primaire (habitat stable) vers la jachère jeune (habitat le plus perturbé), ces équitabilités baissent; iv) les similarités et les dissimilarités en composition floristique existent entre les habitats, une plus grande similarité est attendue entre les forêts primaire et secondaire, et de fortes dissimilarités sont attendues entre les forêts et les jachères; v) les structures diamétriques des habitats étudiés se présentent toutes en forme de J inversé, caractéristiques des forêts naturelles, mais subiraient un « effet habitat » et seraient différentes entre elles.

2. Matériel et méthodes

Cette étude a été réalisée dans la réserve forestière de Masako située à proximité de la ville de Kisangani, à 14 km de son côté nord-est, sur l'ancienne route Buta dans la collectivité Lubuya Bera (Juakaly, 2007). Avec une superficie de 2 105 hectares, la réserve est entièrement comprise dans la grande boucle de la rivière Tshopo (Dudu, 1991; Soki, 1994; Upoki, 2001; Juakaly, 2002; Mukinzi et al., 2005). Ses coordonnées géographiques sont 00°36' N 25°13' E, à une altitude oscillant entre 460 et 500 m.

Le climat équatorial chaud et humide qui la caractérise est du type Af, selon la classification de Köppen, et on n'y rencontre pas de saison sèche absolue (Nyakabwa, 1982). La température moyenne est autour de 25 °C. Les précipitations moyennes annuelles sont supérieures à 1 750 mm avec deux maxima équatoriaux autour des mois d'octobre et d'avril, et deux minima solsticiaux autour de janvier et juillet. Sa végétation est principalement constituée de la forêt primaire à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard progressivement détruite pour l'exploitation des bois et l'installation des cultures (Sabongo, 2015), des forêts secondaires, des forêts marécageuses et des jachères (Makana, 1986; Kahindo, 1988; Mabay, 1994).

Le matériel biologique de cette étude est principalement constitué des espèces végétales inventoriées dans la forêt primaire (FP) dite à *G. dewevrei*, la forêt secondaire (FS), la jachère jeune (JJ) et la jachère vieille (JV) dans la réserve forestière de Masako.

Les grilles de 1 ha chacune, installées dans quatre types d'occupation du sol choisis suivant un gradient anthropique et délimités en fonction de la structure de la végétation, ont permis de réaliser les inventaires. Un inventaire en plein de tous les arbres à DHP \geq 5 cm a été réalisé dans chaque habitat. Un tel inventaire permet de bien appréhender la strate arbustive qui est bien développée dans les jachères comparativement à la strate arborée. Les espèces étaient identifiées suivant la nomenclature du site *The Plant List* à cause de sa facilité d'accès (www.ThePlantList.org) et d'utilisation, mais aussi du fait qu'il met à la disposition du public la liste complète de toutes les espèces végétales connues. *The Plant List* est le fruit de la collaboration entre les Jardins botaniques de Kew, de Meise et de Missouri.

L'analyse de la composition floristique de chaque habitat a été faite sur base de la fréquence relative, de la diversité relative et de la densité relative, toutes exprimées en pourcentage; ces variables ont été complétées par l'analyse de la surface terrière. La diversité de Shannon (H), l'équitabilité de Pielou (E), la richesse spécifique de Menhinick (I_M) et le coefficient de similarité de Jaccard (C_j), indices classiques de l'analyse compositionnelle, ont également été calculés (Magurran, 2004). Le dendrogramme, sur base de la similarité de Jaccard (Hammer et al., 2001), a été construit à l'aide du logiciel PAST afin de discriminer les habitats en fonction des différentes flores y observées.

Quelques tests statistiques ont été utilisés à la suite de l'analyse des distributions des données. Le test de Kruskal-Wallis, qui est l'équivalent non paramétrique de l'ANOVA à un facteur, a permis de comparer en une seule fois les quatre habitats du point de vue des surfaces terrières calculées. Le test U de Mann-Whitney a servi, à la suite de l'ANOVA, à comparer les moyennes des habitats deux à deux afin de ressortir les différences entre ces habitats comparés. Les tests de chi-carré de proportion ont été utilisés pour comparer les structures diamétriques des habitats étudiés.

3. Résultats

L'analyse de la composition floristique des quatre habitats étudiés dans la réserve forestière de Masako indique un total de 3 177 individus répartis en 202 espèces, 146 genres et 45 familles. La famille la plus riche en espèces est celle des Fabaceae qui comprend 12,9% de toutes les espèces inventoriées. Viennent ensuite les familles des Rubiaceae et Malvaceae (7,9% par famille), des Sapotaceae (5,5%), des Annonaceae et Meliaceae (4,5% pour chaque famille), des Euphorbiaceae, Olacaceae et Moraceae (4,0% par famille) et enfin des Phyllanthaceae (3,5%) (Tableau 1).

Dans la forêt primaire, 963 tiges regroupées en 38 familles, 117 genres et 156 espèces ont été recensées (Tableau 2). Les familles les plus riches en espèces classées par ordre d'importance sont celles des Fabaceae avec 21 espèces, Rubiaceae avec 12 espèces, Malvaceae avec 11 espèces, Sapotaceae avec 9 espèces et enfin Annonaceae avec 8 espèces. Les mieux représentées sont celles des Fabaceae avec 117 individus, Myristicaceae avec 109 individus, Meliaceae avec 91 individus, Anacardiaceae avec 78 individus et Lecythidaceae avec 65 individus. *Thomandersia hensii* De Wild. & T. Durand, *Petersianthus macrocarpus* (P. Beauv.) Liben, *G. dewevrei*, *Trichilia gilgiana* Harms et *Staudtia kamerunensis* Warb. sont les espèces les plus abondantes du peuplement.

En forêt secondaire (Tableau 2), on dénote 904 individus regroupés en 34 familles, 89 genres et 109 espèces. Les familles des Fabaceae avec 14 espèces, des Malvaceae avec 11 espèces, des Annonaceae avec 8 espèces et, enfin, des Meliaceae et Moraceae, constituées de 6 espèces chacune, sont les plus riches en espèces. Celles les mieux représentées sont les Meliaceae et Myristicaceae avec 107 individus, les Anacardiaceae avec 98 individus, les Lecythidaceae avec 98 individus et les Fabaceae avec 60 individus. Dans cet habitat, les espèces *T. hensii*, *P. macrocarpus*, *T. gilgiana*, *Coelocaryon preussii* Warb. et *Funtumia africana* (Benth.) Stapf sont les plus abondantes.

Tableau 1. Richesse des familles en genres et espèces dans la réserve forestière de Masako en République démocratique du Congo. Inventaires réalisés dans quatre habitats (forêt primaire, forêt secondaire, jachère vieille et jachère jeune) de 1 ha chacun.

Famille	Genres		Espèces	
	Effectif	%	Effectif	%
Fabaceae	18	12,3	26	12,9
Rubiaceae	12	8,2	16	7,9
Malvaceae	10	6,9	16	7,9
Sapotaceae	7	4,8	11	5,4
Annonaceae	8	5,5	11	5,4
Meliaceae	5	3,4	9	4,5
Euphorbiaceae	7	4,8	9	4,5
Olacaceae	6	4,1	8	4,0
Moraceae	5	3,4	8	4,0
Phyllanthaceae	5	3,4	7	3,5
Autres familles	63	43,1	81	40,1
Total	146	100,0	202	100,0

Dans la jachère jeune (Tableau 2), 384 individus de 24 familles, 42 genres et 46 espèces ont été inventoriés. Les familles qui se révèlent riches en espèces sont celles des Fabaceae et Euphorbiaceae avec huit espèces chacune, des Moraceae (trois espèces) et enfin des Anacardiaceae et Apocynaceae (deux espèces chacune). Les familles les mieux représentées sont : Euphorbiaceae avec 83 tiges, Malvaceae avec 59 tiges, Fabaceae avec 58 tiges, Urticaceae avec 38 tiges et enfin Cannabaceae avec 28 tiges. Les espèces caractéristiques retrouvées dans la jachère jeune sont : *Urena lobata* L., *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie, *Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm, *Trema orientalis* (L.) Blume et *Maesopsis eminii* Engl. On observe également la présence de l'espèce invasive et envahissante *Chromolaena odorata* (L.) R.M.King & H.Rob., bon indicateur des perturbations des habitats.

Enfin, au niveau de la jachère vieille (Tableau 2), l'inventaire botanique indique que 925 arbres réunis en 37 familles, 87 genres et 102 espèces ont été identifiés. Les familles des Fabaceae avec 13 espèces, Euphorbiaceae avec 8 espèces, Rubiaceae et Moraceae avec 7 espèces chacune et, enfin, les Malvaceae avec 5 espèces sont celles à richesses spécifiques élevées. Les Euphorbiaceae avec 196 pieds, les Myristicaceae avec 83 pieds, les Fabaceae avec 74 pieds, les Urticaceae avec 62 pieds et enfin les Meliaceae avec 61 pieds sont les familles les mieux représentées. Les espèces les plus abondantes rencontrées dans la jachère vieille sont : *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., *Macaranga spinosa* Müll.Arg., *P. macrocarpus*, *Oncoba welwitschii* Oliv. et *T. gilgiana*.

Les surfaces terrières (Tableau 3) obtenues pour les individus de diamètre supérieur à 10 cm sont successivement de 36,42 m².ha⁻¹ pour la forêt primaire, 34,33 m².ha⁻¹ pour la forêt secondaire, 19,25 m².ha⁻¹ pour la jachère vieille et, enfin, 4,29 m².ha⁻¹ pour la jachère jeune et sont significativement différentes (U = 14,7; $p < 0,01$). Des

Tableau 2. Diversité relative des familles (DIR), densité relative des familles (DER) et fréquence relative des espèces (FR) au sein des habitats. FP = forêt primaire; FS = forêt secondaire; JJ = jachère jeune et JV = jachère vieille. N = nombre d'arbres, S = nombre d'espèces. Réserve forestière de Masako.

FP			FS			JJ			JV		
Famille	DIR (%)	S	Famille	DIR (%)	S	Famille	DIR (%)	S	Famille	DIR (%)	S
Fabaceae	13,46	21	Fabaceae	12,84	14	Fabaceae	17,39	8	Fabaceae	12,75	13
Rubiaceae	7,69	12	Malvaceae	10,09	11	Euphorbiaceae	17,39	8	Euphorbiaceae	7,84	8
Malvaceae	7,05	11	Annonaceae	7,34	8	Moraceae	6,52	3	Rubiaceae	6,86	7
Sapotaceae	5,77	9	Meliaceae	5,50	6	Anacardiaceae	4,35	2	Moraceae	6,86	7
Annonaceae	5,13	8	Moraceae	5,50	6	Apocynaceae	4,35	2	Malvaceae	4,90	5
Autres familles	60,90	95	Autres familles	58,73	64	Autres familles	50,00	23	Autres familles	60,79	62
FP			FS			JJ			JV		
Famille	DER (%)	N	Famille	DER (%)	N	Famille	DER (%)	N	Famille	DER (%)	N
Fabaceae	12,16	117	Meliaceae	11,84	107	Euphorbiaceae	21,61	83	Euphorbiaceae	21,29	196
Myristicaceae	11,33	109	Myristicaceae	11,84	107	Malvaceae	15,36	59	Myristicaceae	8,97	83
Meliaceae	9,46	91	Ancanthaceae	10,84	98	Fabaceae	15,10	58	Fabaceae	8,00	74
Ancanthaceae	8,11	78	Lecythydiaceae	9,40	85	Urticaceae	9,90	38	Urticaceae	6,70	62
Lecythydiaceae	6,76	65	Fabaceae	6,64	60	Cannabaceae	7,29	28	Meliaceae	6,59	61
Autres familles	52,18	503	Autres familles	49,44	447	Autres familles	30,74	118	Autres familles	48,45	449
FP			FS			JJ			JV		
Espèce	FR (%)	N	Espèce	FR (%)	N	Espèce	FR (%)	N	Espèce	FR (%)	N
<i>Thomandersia hensii</i>	8,10	78	<i>Thomandersia hensii</i>	10,84	98	<i>Urena lobata</i>	15,36	59	<i>Pycnanthus angolensis</i>	7,68	71
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	6,54	63	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	9,40	85	<i>Mucanga cecropioides</i>	9,90	38	<i>Macaranga spinosa</i>	7,35	68
<i>Gilbertiodendron deavevri</i>	6,44	62	<i>Trichilia gilgiana</i>	7,85	71	<i>Albizia gummifera</i>	9,11	35	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	6,38	59
<i>Trichilia gilgiana</i>	5,30	51	<i>Coelocaryon praussii</i>	6,86	62	<i>Trema orientalis</i>	7,29	28	<i>Onocba wetschitschii</i>	6,05	56
<i>Staudia kamerunensis</i>	4,67	45	<i>Funtumia africana</i>	6,31	57	<i>Macopsis aninii</i>	5,99	23	<i>Trichilia gilgiana</i>	5,73	53
Autres espèces	68,95	664	Autres espèces	58,74	531	Autres espèces	52,35	201	Autres espèces	66,81	618

différences significatives sont à chaque fois notées entre la jachère jeune et la forêt primaire ($U = 10,0; p < 0,001$) ainsi qu'avec la forêt secondaire ($U = 16,0; p < 0,01$) et la jachère vieille ($U = 26,0; p < 0,05$). En revanche il n'y a pas de différences significatives de surface terrière entre la forêt primaire et la forêt secondaire ($U = 60,5; p > 0,05$), la forêt primaire et la jachère vieille ($U = 38,0; p > 0,05$) et, enfin, entre la forêt secondaire et la jachère vieille ($U = 38,0; p > 0,05$).

La forêt primaire est l'habitat le plus diversifié ($H = 4,14$), le plus équitable ($E = 0,82$) et comprend la richesse spécifique la plus élevée ($I_M = 22,70$). Par contre, la jachère jeune regorge d'une richesse spécifique ($I_M = 7,57$) et d'une diversité ($H = 2,35$) les moins élevées par rapport aux autres habitats. Cependant, tous les habitats étudiés indiquent une diversité et une équitabilité élevées, induisant donc une forte hétérogénéité (Tableau 4).

Tableau 4. Richesse spécifique (I_M) de Menhinick, diversité de Shannon (H), équitabilité de Pielou (E) et surface terrière (G) en $m^2 \cdot ha^{-1}$ dans quatre habitats de la réserve forestière de Masako. Inventaire en plein réalisé dans 1 ha de chaque habitat étudié pour tous les pieds de diamètre ≥ 5 cm. N = nombre d'arbres, S = nombre d'espèces.

	N	S	I_M	H	E	G ($m^2 \cdot ha^{-1}$)
Forêt primaire	963	156	5,06	4,14	0,82	36,42
Forêt secondaire	904	109	3,63	3,71	0,79	34,33
Jachère vieille	925	102	3,35	3,78	0,82	19,25
Jachère jeune	384	46	2,35	3,15	0,82	4,29

Les indices de similarité de Jaccard obtenus à partir des données de présence/absence des espèces a permis de comparer les quatre habitats. La similarité de plus de 50% n'est obtenue qu'entre la forêt primaire et la forêt secondaire. Les autres habitats comparés deux à deux présentent tous des similarités plus faibles allant de 14% à 44% (Tableau 5).

Tableau 5. Similarité des habitats calculée à l'aide de l'indice de Jaccard sur base des données de présence/absence des espèces. FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune. Réserve forestière de Masako.

	FS	JJ	JV
FP	0,53	0,14	0,39
FS	1,00	0,17	0,44
JJ	0,17	1,00	0,35

Le dendrogramme construit sur base de la similarité de Jaccard montre bien que la jachère jeune s'éloigne des trois autres habitats (jachère vieille, forêts primaire et secondaire) et que, par la suite, la jachère vieille s'écarte des forêts (primaire et secondaire) de par leur composition floristique (Figure 1). On pourrait conclure que la séquence classique à propos de la succession écologique, de jachère jeune vers forêt primaire, en passant par une jachère vieille et une forêt secondaire, est donc respectée.

Tableau 3. Surfaces terrières (G) des espèces végétales inventoriées dans les habitats (réserve forestière de Masako). N = Nombre des pieds (arbres); FP = forêt primaire; FS = forêt secondaire; JJ = jachère jeune et JV = jachère vieille.

FP			FS			JJ			JV		
Espèce (DHP ≥ 10 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N	Espèce (DHP ≥ 10 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N	Espèce (DHP ≥ 10 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N	Espèce (DHP ≥ 10 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N
<i>Trilepisium madagascariense</i>	1,84	23	<i>Riciniodendron heudelotii</i>	2,27	9	<i>Macropisus aminii</i>	0,10	6	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	1,29	27
<i>Musanga cecropioides</i>	1,87	18	<i>Trilepisium madagascariense</i>	2,57	22	<i>Albizia gummifera</i>	0,17	12	<i>Trichilia gilgiana</i>	1,41	36
<i>Terminalia superba</i>	2,80	15	<i>Funtumia africana</i>	4,65	54	<i>Musanga cecropioides</i>	0,34	16	<i>Pycnanthus angolensis</i>	1,48	37
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	4,15	50	<i>Uapaca guineensis</i>	4,95	34	<i>Urena lobata</i>	0,41	1	<i>Macaranga spinosa</i>	1,63	39
<i>Gilbertiodendron deccorei</i>	7,24	24	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	5,18	62	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	2,94	4	<i>Musanga cecropioides</i>	2,25	28
Autres espèces	18,53	444	Autres espèces	14,72	350	Autres espèces	0,34	26	Autres espèces	11,19	302
FP			FS			JJ			JV		
Espèce (DHP ≥ 5 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N	Espèce (DHP ≥ 5 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N	Espèce (DHP ≥ 5 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N	Espèce (DHP ≥ 5 cm)	G (m ² .ha ⁻¹)	N
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	0,06	13	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	0,09	23	<i>Macropisus aminii</i>	0,08	17	<i>Macaranga spinosa</i>	0,10	29
<i>Trichilia gilgiana</i>	0,06	15	<i>Coelocaryon brassii</i>	0,10	26	<i>Trena orientalis</i>	0,08	26	<i>Thomandersia hensii</i>	0,12	39
<i>Aidia micrantha</i>	0,08	21	<i>Aidia micrantha</i>	0,10	23	<i>Albizia gummifera</i>	0,09	23	<i>Oncoba welwitschii</i>	0,12	28
<i>Gilbertiodendron deccorei</i>	0,16	38	<i>Trichilia gilgiana</i>	0,13	31	<i>Musanga cecropioides</i>	0,09	22	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	0,14	32
<i>Thomandersia hensii</i>	0,33	69	<i>Thomandersia hensii</i>	0,36	90	<i>Urena lobata</i>	0,16	58	<i>Pycnanthus angolensis</i>	0,15	34
Autres espèces	1,00	233	Autres espèces	0,70	180	Autres espèces	0,56	171	Autres espèces	1,15	294

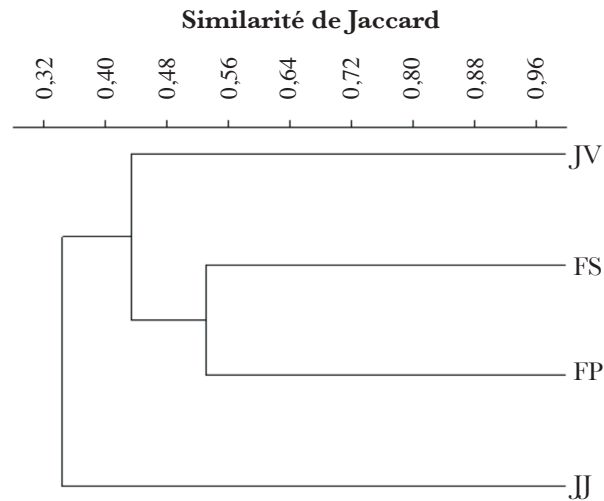


Figure 1. Dendrogramme illustrant la similarité entre les habitats étudiés dans la réserve forestière de Masako sur base du coefficient de Jaccard. FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune. On voit que la jachère jeune est très éloignée des trois autres habitats en composition floristique et que la jachère vieille est séparée des forêts primaire et secondaire à similarité floristique élevée.

Pour comparer les structures diamétriques des habitats étudiés, huit classes de diamètre de 10 cm et une classe de 5 cm ont été créées. Ces structures diamétriques des différents habitats sont données dans la figure 2 et se présentent toutes en forme de I ou de J inversé caractéristiques des écosystèmes forestiers naturels.

Le diamètre de l'arbre le plus gros est 155 cm en forêt primaire et 110 cm en forêt secondaire pour l'espèce *G. dewevrei*, 90 cm en jachère vieille pour *Canarium schweinfurtii* Engl. et 152 cm en jachère jeune pour *P. macrocarpus*. Un « effet habitat » sur les structures diamétriques des habitats a été constaté ($\chi^2 = 303,54$; ddl = 24; $p < 0,01$). Les habitats comparés deux à deux donnent tous des différences significatives de structures des diamètres (Tableau 6).

Une différence significative est notée entre la forêt primaire et la forêt secondaire, tandis que des différences très significatives sont tour à tour notées entre la forêt primaire et les jachères (vieille et jeune), la forêt secondaire et les jachères (vieille et jeune) et enfin entre la jachère vieille et la jachère jeune (Tableau 6). L'analyse visuelle des contributions de chaque classe de diamètre montre que les classes 5-10 cm et 10-20 cm donnent plus de poids à l'effectif de la jachère vieille, les classes 20-30 cm et 30-40 cm à celui de la forêt primaire, la classe 50-60 cm à l'effectif de la forêt secondaire et enfin, les classes 40-50 cm, 60-70 cm et ≥ 80 cm donnent plus de poids aux effectifs des forêts primaire et secondaire. Il convient de noter que, pour certaines classes, les différences observées sont relativement limitées.

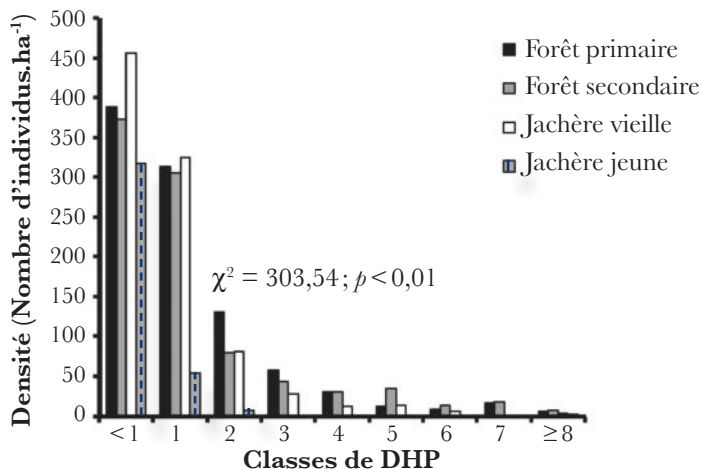


Figure 2. Structures diamétriques observées dans la forêt primaire, la forêt secondaire, la jachère vieille et la jachère jeune à Masako. Inventaire en plein des individus de 5 cm de diamètre et plus dans un dispositif d’un hectare installé dans chaque habitat. Définition des classes de DHP : <1 = 5–10 cm ; 1 = 10–20 cm ; 2 = 20–30 cm ; 3 = 30–40 cm ; 4 = 40–50 cm ; 5 = 50–60 cm ; 6 = 60–70 cm ; 7 = 70–80 cm ; 8 ≥ 80 cm.

Tableau 6. Comparaison des structures diamétriques des habitats à l’aide du test de chi-carré (χ^2). Les effectifs d’arbres regroupés en neuf classes de diamètre dont huit de 10 cm et une de 5 cm ont été comparés entre les habitats pris deux à deux. FP = forêt primaire, FS = forêt secondaire, JV = jachère vieille, JJ = jachère jeune. Les valeurs de χ^2 sont indiquées dans le tableau. * = Différence significative, ** = Différence très significative. Réserve forestière de Masako.

	FS	JV	JJ
FP	23,55*	51,67**	210,55**
FS	-	50,12**	198,35**
JV	51,67***	-	137,99**

4. Discussion

La composition floristique et la structure diamétrique discutées ci-dessous donnent un aperçu général et détaillé des peuplements étudiés.

Hormis les jachères, les densités observées pour la strate arborée (DHP ≥ 10 cm), sont semblables à celles enregistrées par d’autres auteurs en forêts tropicales. Germain & Evrard (1956) ont trouvé 519 pieds dans la forêt à *Brachystegia laurentii* (De Wild.) Louis ex Hoyle à Yangambi en République démocratique du Congo et Reistma (1988) a compté 497 pieds dans la forêt mixte d’Oveng au Gabon. Cependant, des valeurs relativement faibles ont aussi été obtenues par d’autres auteurs, on note 433 pieds dans la forêt mixte d’Epulu (Ndjango, 1994), 413 dans celle à *G. dewevrei* à Lenda (Ewango, 1994), 402 dans la forêt à *Scorodophloeus zenkeri* Harms de

Loweo (Solia, 2007) et 353 dans la forêt à *B. laurentii* de Biaro (Meniko et al., 2011), tous en République démocratique du Congo. Au Gabon, Reistma (1988) a dénombré 396 arbres dans la forêt mixte de la Lopé. La très faible densité observée en jachère jeune est tout simplement liée au fait que c'est un habitat en pleine reconstitution, constitué essentiellement d'herbes et arbustes et donc dépourvu d'arbres.

Les abondances en espèces ont aussi révélé des différences entre la JJ et les autres habitats (FP, FS et JV) où les strates arbustives et arborescentes sont bien développées. Cela serait dû à la différence de pression anthropique exercée dans chaque habitat (Iyongo et al., 2012) car il est connu que les perturbations forestières issues des activités humaines conduisent à des modifications de la configuration forestière, de la composition floristique (Cabacinha & de Castro, 2009; Munro et al., 2009) et de la structure des habitats (Freitas et al., 2005; Collins et al., 2009), favorisant l'installation et la disparition des espèces végétales (Florence, 1981). La jachère jeune étudiée serait probablement installée après une autre jachère et serait en phase de modification complète de sa flore due à l'installation des espèces envahissantes et indicatrices de perturbations forestières telle que *C. odorata*.

Les habitats étudiés ont présenté des similitudes et des dissemblances sur base des présences/absences des espèces. La similarité la plus élevée était obtenue entre la FP et la FS du fait qu'il s'agit des formations végétales qui se succèdent; les similarités les plus faibles ont été constatées entre les forêts (primaire et secondaire) et JJ car il s'agit des habitats à végétations bien distinctes constituées chacune des espèces végétales caractéristiques d'âges et de tailles différents. Les similarités relativement faibles entre la JV et les autres habitats montrent que les quatre habitats étudiés sont bien différents en composition floristique, mais que la JV se compose à la fois des nombreuses espèces des forêts et des jachères (Lubini, 1981).

Les inventaires floristiques ont révélé, à l'échelle du paysage, que la famille des Fabaceae (Caesalpinioideae et Mimosoideae) avec celles des Rubiaceae, Malvaceae, Sapotaceae et Annonaceae sont celles qui structurent généralement la flore arborée de la réserve forestière de Masako par leur diversité en espèces. Les Fabaceae et Rubiaceae sont reconnues par plusieurs auteurs comme les familles riches en espèces dans les forêts tropicales (Lebrun & Gilbert, 1954; Evrard, 1968; Schnell, 1971; Nshimba, 2008). Habiyaemye (1995) signale aussi que la famille des Rubiaceae est parmi les familles les plus importantes dans la dorsale orientale du lac Kivu. La famille des Fabaceae est reconnue par beaucoup d'auteurs comme la principale famille dominante des peuplements forestiers des environs de Kisangani (Lubini, 1981; Nshimba, 2008; Lisingo wa Lisingo, 2009; Loris, 2009; Meniko et al., 2011; Ibanda, 2012; Lingofu Balaya, 2012; Alongo et al., 2013).

L'examen minutieux de la richesse floristique des habitats atteste des ressemblances et des dissemblances entre les habitats. Entre la FP et la FS, on note sur le plan de la fréquence relative que trois espèces sont communes (*P. macrocarpus*, *T. hensii* et *T. gilgiana*) entre les deux habitats alors que deux autres espèces les différencient chaque fois : *G. dewevrei* et *S. kamerunensis* en FP, *C. preussii* et *F. africana* au niveau de FS. Sur le plan de la densité relative, les cinq familles abondantes sont

communes entre les deux habitats mais pas avec la même proportion d'individus ni avec le même ordre d'importance. Enfin, sur le plan de la diversité relative, trois familles parmi les plus diversifiées sont communes aux habitats (Annonaceae, Fabaceae et Malvaceae) et deux autres les séparent : Rubiaceae et Sapotaceae pour FP, contre Meliaceae et Moraceae pour FS. Entre la FP et la JJ, aucune espèce n'est commune entre les deux habitats sur les cinq plus abondantes enregistrées, une famille (Fabaceae) parmi les plus abondantes leur est commune, alors que quatre autres caractérisent chaque habitat : Ancanthaceae, Lecythydaceae Meliaceae et Myristicaceae en FP; Euphorbiaceae, Cannabaceae, Malvaceae et Urticaceae en JJ. De même, pour les familles les plus diversifiées, une seule est commune aux deux habitats alors que quatre autres les séparent : Annonaceae, Malvaceae, Rubiaceae et Sapotaceae pour FP; Anacardiaceae, Apocynaceae, Euphorbiaceae et Moraceae pour JJ. La comparaison de la FP avec la JV révèle la présence de deux espèces communes (*P. macrocarpus*, *T. gilgiana*). Les espèces *G. dewevrei*, *T. hensii* et *S. kamerunensis* sont plus abondantes en FP alors que *M. spinosa*, *O. welwitschii* et *P. angolensis* le sont en JV. Trois familles parmi les plus abondantes (Fabaceae, Meliaceae et Myristicaceae) et les plus diversifiées (Fabaceae, Malvaceae et Rubiaceae) sont communes entre les deux habitats. En FP, les familles caractéristiques les plus abondantes sont Ancanthaceae et Lecythydaceae et les plus diversifiées sont Sapotaceae et Annonaceae. Au niveau de JV, la famille Euphorbiaceae est parmi les plus abondantes à côté des Urticaceae, mais aussi l'une des plus diversifiées à côté des Moraceae. Entre la FS et la JJ, il n'y a pas d'espèces communes entre les deux habitats, ni de familles communes en termes d'abondance. Cependant, des familles les plus diversifiées, deux sont communes aux deux habitats (Fabaceae et Euphorbiaceae) et trois les séparent : Anacardiaceae, Apocynaceae et Euphorbiaceae en JJ, Annonaceae, Malvaceae et Meliaceae en FS. Entre la FS et la JV, les espèces *P. macrocarpus* et *T. gilgiana* sont communes aux deux habitats, *C. preussii*, *F. africana* et *T. hensii* sont celles qui particularisent la FS, alors que *M. spinosa*, *O. welwitschii* et *P. angolensis* particularisent la JV. Les familles abondantes telles que Fabaceae, Meliaceae et Myristicaceae sont communes aux deux habitats. Les différences sont obtenues en FS par les familles Ancanthaceae et Lecythydaceae, et en JV par Euphorbiaceae et Urticaceae. Enfin, des familles les plus diversifiées, Fabaceae, Malvaceae et Moraceae se retrouvent dans les deux habitats, Annonaceae et Meliaceae caractérisent la FS, alors qu'Euphorbiaceae et Rubiaceae caractérisent la JV. Entre JV et JJ, aucune espèce commune n'a été constatée, mais trois familles sont communes (Euphorbiaceae, Fabaceae et Urticaceae) en termes d'abondance et trois autres (Euphorbiaceae, Fabaceae et Moraceae) en termes de diversité spécifique. Les familles caractéristiques pour JJ sont : Cannabaceae et Malvaceae en ce qui concerne les abondances en individus, Anacardiaceae et Apocynaceae quant à la diversité des espèces et, pour JV, Meliaceae et Myristicaceae pour les abondances en pieds d'arbres, et Malvaceae et Rubiaceae pour la diversité spécifique.

Les différences et ressemblances constatées dans la composition floristique des habitats étudiés attestent que la diversité et la richesse floristiques des peuplements forestiers changent selon l'ampleur des perturbations qu'ils ont subies (Fournier et al., 2002), lesquelles sont source importante d'hétérogénéité constatée dans la diversité

floristique (Cordonnier, 2004). Ces perturbations se traduisent également par la baisse de la richesse en espèces de la forêt primaire à *G. dewevrei* à 156 espèces, alors que Makana (1986) l'avait estimée à 270 espèces.

Les valeurs de surfaces terrières des habitats comparés deux à deux ont indiqué des différences significatives entre les habitats. Ces différences seraient dues aux variations de tailles et grosseurs d'arbres au sein de chaque habitat. Les forêts présentent une proportion importante de gros arbres (surtout en FP) mais aussi d'arbustes, la jachère vieille présente une proportion relativement importante de gros arbres et élevée d'arbustes et, enfin, la jachère jeune est essentiellement constituée d'arbustes et de quelques arbres reliques, ainsi que des repousses des essences forestières abattues (Lubini, 1981) issues de la formation végétale jadis en place. Pour les forêts (primaire et secondaire), les surfaces terrières obtenues sont comprises dans les limites des gammes de 23 et 50 m².ha⁻¹ déterminées par Mosango (1990) et de 25 à 50 m².ha⁻¹ pour Pascal (2003) dans les forêts denses tropicales humides.

Les structures diamétriques différentes enregistrées confirment l'«effet habitat». Cela serait dû à la différence de contribution des classes de diamètres dans la structure de chaque habitat. Boyemba (2011) a aussi obtenu des différences de structures diamétriques entre quelques peuplements forestiers avec et sans *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen dans la réserve de Yoko.

5. Conclusions

L'étude de la composition floristique et de la structure diamétrique réalisée dans quelques formations végétales de la réserve forestière de Masako a permis de constater les différences entre ces quatre types d'habitats (forêts primaire et secondaire, jachères jeune et vieille). Des différences sont constatées en termes d'espèces végétales, de densités et d'abondances des pieds d'arbres, de richesse floristique, de diversité et de similarité, de surfaces terrières et de structures des classes de diamètres des habitats. Les dissimilarités les plus importantes sont obtenues entre la jachère jeune et les autres habitats. Sur base de la composition floristique, la jachère jeune s'écarte des autres habitats, la jachère vieille des forêts (primaire et secondaire) qui, elles, sont les plus similaires. Ces situations indiquent que le régime des perturbations forestières, définies comme les facteurs déterminants dans la mise en place et l'évolution des communautés végétales (Cordonnier, 2004), est différent au sein de l'écosystème Masako. Ces perturbations sont source importante de l'hétérogénéité observée dans la diversité floristique et la structure forestière de la réserve de Masako.

Bibliographie

- Alongo L., Visser M., Kombele B. & Bogaert J., 2013. Propriétés et diagnostic de l'état agropédologique du sol de la série Yakonde après fragmentation de la forêt à Yangambi, R.D. Congo. *Ann. ISEA*, **5**, 36-51.
- Bangirirama F., Bigendako M.J., Havyarimana F. & Bogaert J., 2011. Analyse de la flore des jachères du Burundi. *Bull. Sci. Inst. Natl. Environ. Conserv. Nat.*, **10**, 1-19.

- Barima Y.S.S., Barbier N., Ouattara B. & Bogaert J., 2010. Relation entre la composition floristique et des indicateurs de la fragmentation du paysage dans une région de transition forêt-savane ivoirienne. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **14**(4), 617-625.
- Boyemba B.F., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Cabacinha C.D. & de Castro S.S., 2009. Relationships between floristic diversity and vegetation indices, forest structure and landscape metrics of fragments in Brazilian Cerrado. *For. Ecol. Manag.*, **257**(10), 2157-2165.
- Collins C.D., Holt R.D. & Foster B.L., 2009. Patch size effects on plant species decline in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, **90**(9), 2577-2588.
- Cordonnier T., 2004. *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de doctorat : Université Paris XI, France.
- Dudu A.M., 1991. *Étude du peuplement d'insectivores et de Rongeurs de la forêt ombrophile de basse altitude au Zaïre (Kisangani, Masako)*. Thèse de doctorat : Université d'Anvers, Belgique.
- Evrard C., 1968. Recherches écologiques sur le peuplement forestier des sols hydromorphes de la cuvette centrale congolaise. *Publ. INEAC, Sér. Sc.*, **110**.
- Ewango N.E., 1994. *Contribution à l'étude structurale de la forêt monodominante à Gilbertiodendron de la réserve de faune à okapi*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Florence J., 1981. *Chablis et sylvoigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- Fongnzossié F.E. et al., 2008. Les peuplements d'arbres du sanctuaire à gorilles de Mengamé au sud Cameroun. *Trop. Conserv. Sci.*, **1**(3), 204-221.
- Fournier A., Yoni M. & Zombre P., 2002. Les jachères à *Andropogon gayanus* en savane soudanienne dans l'ouest du Burkina Faso : flore, structure, déterminants et fonction dans l'écosystème. *Études Flor. Vég. Burkina Faso*, **5**, 3-32.
- Freitas S.R., Mello M.C.S. & Cruz C.B.M., 2005. Relationships between forest structure and vegetation indice in Atlantic rainforest. *For. Ecol. Manag.*, **218**(13), 353-362.
- Germain R. & Evrard C., 1956. Étude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*. *Publ. INEAC., Sér. Sc.*, **65**.
- Habiyaremye M.K., 1995. *Étude phytosociologique de la dorsale orientale du lac Kivu (Rwanda)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Hammer O., Harper D.A.T. & Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, **4**(1), 1-9.
- Ibanda K., 2012. *Étude écologique des forêts semi-caducifoliées à Gilletiodendron kisantuense (Vermoesen ex De Wild.) J.Léonard dans la réserve forestière de Yoko (Ubundu, R.D. Congo)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Iyongo W.M. et al., 2012. Anthropisation et effets de lisière : impacts sur la diversité des rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo). *Trop. Conserv. Sci.*, **5**(3), 270-283.
- Juakaly M.J., 2002. *Macrofaune et mésofaune du sol dans un système de cultures sur brûlis en zone équatoriale (Masako, Kisangani, R.D. Congo)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Juakaly M.J., 2007. *Résilience et écologie des araignées du sol d'une forêt équatoriale de basse altitude (réserve forestière de Masako, Kisangani, R.D. Congo)*. Thèse doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.

- Kahindo M., 1988. *Contribution à l'étude floristique et phytosociologique des forêts secondaires de Masako (Kisangani)*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC, Série Sc.*, **63**, 1-89.
- Lingfofo Bolaya D.R., 2012. *Études floristique et structurale des peuplements à Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen et à Julbernardia seretii (De Wild.) Troupin dans la forêt de plaine de Uma (RDC)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Lisingo wa Lisingo J., 2009. *Typologie des forêts denses des environs de Kisangani par une méthode d'analyse phytosociologique multistrate*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Loris L., 2009. *Analyse de la diversité floristique dans les diverses strates des forêts denses de Masako (Kisangani, R.D. Congo)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Lubini A., 1981. *Flore et végétation des jachères arbustives des zones périphériques de Kisangani (Haut-Zaïre)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Mabay K., 1994. *Contribution à l'étude structurale des forêts primaire et secondaire de la Réserve de Masako*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Magurran A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing Company.
- Makana M., 1986. *Contribution à l'étude floristique et écologique de la forêt à Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard de Masako (Kisangani)*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Meniko To Hulu J.P.P., Sindani K., Ebuy A. & Lokombe D., 2011. Contribution à l'étude structurale de la forêt à *Brachystegia laurentii* (De Wild.) de Biaro en Province orientale (R.D. Congo). *Ann. Inst. Fac. Sci. Agro. Yang*, **1**, 23-48.
- Mosango M., 1990. *Contribution à l'étude botanique et biogéochimique de l'écosystème forêt en région équatoriale (île Kongo, Zaïre)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Mukinzi I. et al., 2005. Preliminary data on the biodiversity of rodents and insectivores (Mammalia) in the periphery of Kisangani (D.R. Congo). *Bel. J. Zool.*, **135**, 133-140.
- Munro N.T., Fischer J., Wood J. & Lindenmayer D.B., 2009. Revegetation in agricultural areas: the development of structural complexity and floristic diversity. *Ecol. Appl.*, **19**(5), 1197-1210.
- Ndjang N., 1994. *Contribution à l'étude structurale de la forêt mixte de la réserve de faune à okapi*. Mémoire : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Nshimba S.M., 2008. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, R.D. Congo*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Nyakabwa M., 1982. *Phytocénose de l'écosystème urbain de Kisangani*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Pascal J.P., 2003. Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales humides. *Rev. For. LV. Numéro spécial*, 118-130.
- Pascal J.P. & Pélissier R., 1995. Structure and floristic composition of tropical evergreen forest in south-west India. *J. Trop. Ecol.*, **12**, 191-214.
- Reitsma J.M., 1988. *Végétation forestière du Gabon*. Ede, The Netherlands: The Tropenbos Foundation.
- Richards P.W., 1996. *The tropical rain forest*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2nd Edition.

- Sabongo Y., 2015. *Étude comparative de la structure et de la diversité des forêts à Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard des régions de Kísangani et de l'Ituri (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kísangani, République démocratique du Congo.
- Schnell R., 1971. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. II : les milieux, les groupements végétaux*. Paris : Gauthier-Villars.
- Serpantié G. & Devineau J.L., 1991. Le programme «interrelations systèmes écologiques-systèmes de culture en zone soudanienne (ouest-burkinabé)» : projet scientifique. In : Floret C. & G. Serpantié (éds). *La jachère en Afrique de l'Ouest*. Colloques et Séminaires. Paris : Orstom.
- Soki K., 1994. *Biologie et écologie des termites (Isoptera) des forêts ombrophiles du nord-est du Zaïre (Kísangani)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Solia S., 2007. *Contribution à l'application des mesures en carré aux espèces Scorodophloeus zenkeri, Olax gambecola et Staudtia gabonensis dans la cuvette centrale congolaise. Cas de la forêt à Scorodophloeus zenkeri Harms de la réserve de Lowero à Yángambi*. DEA : Université de Kísangani, République démocratique du Congo.
- Talon B., Carcaillet C. & Thinon M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quatern.*, **52**(2), 195-208.
- Upoki A., 2001. *Étude du peuplement en bulbuls (Pycnonotidae, Passeriformes) dans la réserve forestière de Masako à Kísangani (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kísangani, République démocratique du Congo.
- Veldkamp A. & Lambin E.F., 2001. Predicting land-use change. *Agric. Ecosyst. Environ.*, **85**(1-3), 1-6.

Chapitre 5

L'approche pédoanthracologique pour la mise en évidence d'indices de perturbation – cas des forêts de la région de Kisangani

John TSHIBAMBA MUKENDI, Wannes HUBAU, Honorine NTAHOBAVUKA,
Faustin BOYEMBA BOSELA, Charles DE CANNIÈRE & Hans BEECKMAN

Dans la double perspective de la gestion durable des fonctions de la forêt et de la satisfaction des besoins humains, cette étude, basée sur une approche pédoanthracologique, apporte des indices paléoenvironnementaux de l'existence de perturbations passées dans les forêts de la région de Kisangani. La démarche a consisté à quantifier et identifier les charbons de bois collectés dans des fosses pédoanthracologiques par couches successives de 10 cm de profondeur. Les fragments de poteries ont également été dénombrés. Parmi les charbons de bois trouvés dans les sols forestiers de Yangambi, Yoko, Masako et Kole, la famille des Fabaceae (sous-famille de Caesalpinioideae) est largement représentée. Cette famille est caractéristique de la forêt tropicale humide. La présence à diverses profondeurs de ces charbons de bois ainsi que de fragments de poteries traduit l'existence de perturbations liées aux activités anthropiques passées dans ces forêts.

Pedoanthracological evidence reveals past occurrences of perturbations in the forests of the Kisangani region

This study presents palaeoenvironmental evidence for the existence of past perturbations in the forests of the Kisangani region, using a pedoanthracological approach. Within a broader perspective, our results can contribute to both sustainable management of forest functions and satisfaction of human needs. The primary objective is to quantify and identify charcoal fragments in pedoanthracological excavations in the Yangambi, Yoko, Masako and Kole forest regions. Charcoal sampling was conducted in intervals of 10 cm, whereby pottery fragments were also registered and quantified. Charcoal was found in all excavations and identifications point at a manifest presence of the family of Fabaceae (Caesalpinioideae). This family is characteristic of the tropical humid rainforest. The presence of charcoal fragments from these taxa, associated with pottery sherds on different depths within the profiles, suggests past occurrences of anthropogenic perturbations in these forests.

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Cet article a déjà fait l'objet d'une publication en 2013 dans *Ann. Fac. Sci.*, **15**, 96-111. La présente version est une adaptation libre de la publication originale. Reproduit avec l'autorisation de l'éditeur.

1. Introduction

Les témoignages paléoécologiques sont très utiles pour orienter la gestion forestière dans une optique de développement durable, et surtout pour apporter des éléments de réponse à des questions aussi controversées que l'état naturel des forêts denses humides, leur végétation potentielle ou leur état d'équilibre. La pédoanthracologie, à travers la quantification et l'identification des charbons de bois trouvés dans le sol, permet de reconstituer l'évolution de la végétation ligneuse au cours du temps et de la relier à d'éventuelles perturbations anthropiques (Thinon, 1978). Les forêts d'Afrique centrale ont souvent été considérées comme des forêts primaires (Schwartz et al., 1999; Senterre, 2005; Braadbaart & Poole, 2008), c'est-à-dire des forêts exemptes de traces de perturbations anthropiques depuis des siècles (Vande Weghe, 2004). Cependant, de plus en plus d'études montrent que ces forêts tropicales seraient, en fait, des forêts perturbées issues d'une recolonisation de zones dégradées (Maley, 1996; Braadbaart & Poole, 2008; Brncic et al., 2009). Même si l'histoire de l'évolution de la végétation des forêts de Yangambi, Yoko, Masako et Kole demeure inconnue jusqu'à ce jour, il est permis de se demander si ces forêts n'ont pas été fortement influencées par l'activité humaine. La présence de charbons de bois et de poteries dans les sols forestiers de la région de Kisangani constituerait un indice pertinent de l'occurrence de perturbations passées d'origine anthropique. La présente étude a pour objectif : i) de rechercher des indices de l'existence de perturbations anthropiques et/ou naturelles dans les forêts de la région de Kisangani par la recherche et le dénombrement de charbons de bois ; ii) l'identification des familles végétales indicatrices dans les assemblages de charbons de bois à l'aide de leurs structures anatomiques ; iii) la recherche et le dénombrement des poteries par site et par type de forêt.

2. Matériel et méthodes

2.1. Milieu d'étude

Le présent travail a été réalisé dans quatre sites de la région de Kisangani : Yangambi, Yoko, Masako et Kole. Selon la carte de Lebrun & Gilbert (1954), Maley (1996) et Lomba (2007), les sites retenus contiennent encore de grandes étendues de forêts sempervirentes, semi-décidues, secondaires jeunes et vieilles, jachères, etc.

2.2. Matériel

Parmi les matériels que nous avons utilisés, les plus importants sont : la tarière pédologique (foreuse d'Edelmann) pour sonder le sol, le GPS (Etrex Garmin) pour la prise de coordonnées géographiques, le microscope optique à lumière incidente pour les observations des charbons de bois sur les trois plans (transversal, radial et longitudinal) au M.R.A.C. à Tervuren (Belgique) et l' μ CT (*Computed microtomography*) pour la prise des images de charbons de bois.

Le protocole pédoanthracologique élaboré par Thinon (1992) et les critères suggérés par Carcaillet & Thinon (1996) et Delneuf & Thinon (1998) ont été appliqués dans notre étude. Une fosse de section carrée de 1,0 m de côté et de 1,4 m de profondeur est creusée par couche successive de 10 cm de profondeur sur un endroit plat (de préférence sur un plateau), tout en évitant les sols hydromorphes, les pentes et les endroits occupés par l'agriculture itinérante sur abattis-brûlis. Les charbons de bois visibles à l'œil nu sont collectés couche par couche, lavés, séchés, pesés (0,001 g) et conservés dans un sachet, à raison d'un sachet par niveau. Tous les objets (poteries) sont également récoltés et gardés à part. L'identification des critères anatomiques sur les images des charbons de bois s'est faite en référence aux critères IAWA (1989) et également par comparaison aux descriptions anatomiques consignées sur le site internet «insidewood.lib.ncsu.edu». Au total, nous avons creusé 14 fosses pédoanthracologiques dans quatre sites différents, dont 8 en forêts primaires et 6 en forêts secondaires :

- a) site de Kole : deux fosses en forêt primaire ;
- b) site de Masako : deux fosses en forêt primaire, deux fosses en forêt secondaire ;
- c) site de Yangambi : deux fosses en forêt primaire, deux fosses en forêt secondaire ;
- d) site de Yoko : deux fosses en forêt primaire et deux fosses en forêt secondaire.

2.3. Analyse des données

2.3.1. Anthracomasse spécifique

Nous avons rapporté la masse totale (mg) de charbons collectés par couche de 10 cm à la masse totale de terre sèche (kg) prélevée pour chaque couche correspondante, selon la méthodologie de Carcaillet & Thinon (1996) et Touflan & Talon (2008). Une moyenne a été établie par site (Figure 1). Elle est exprimée en mg.kg^{-1} et peut être calculée pour un taxon, une couche ou un profil. Il ressort de cette figure que les sols forestiers de tous les sites d'étude renferment des charbons de bois jusqu'à 100 cm de profondeur.

2.3.2. Identification botanique

Les charbons identifiés sont issus de deux sites et d'une couche par fosse. L'identification a été réalisée par la description anatomique des images μCT de ces charbons de bois en utilisant les critères IAWA (1989) ainsi que par la recherche des critères standardisés dans la base de données du site internet «insidewood.lib.ncsu.edu».

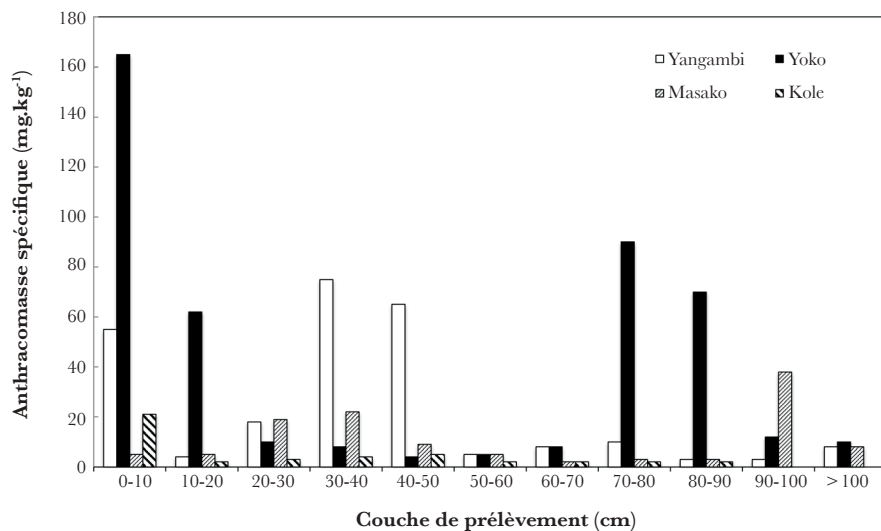


Figure 1. Moyenne par site d'étude de l'antracomasse spécifique pour chaque couche de prélèvement (figure reproduite sur base de l'originale).

3. Résultats

3.1. Description anatomique des charbons de bois

3.1.1. Charbon Yoko 1.8.1.

Ce charbon a été collecté dans le site de Yoko, dans la première fosse en forêt secondaire; c'est le premier charbon de la huitième couche. Les caractéristiques anatomiques répertoriées sur les images photographiques (μ CT) sont illustrées par la figure 2.

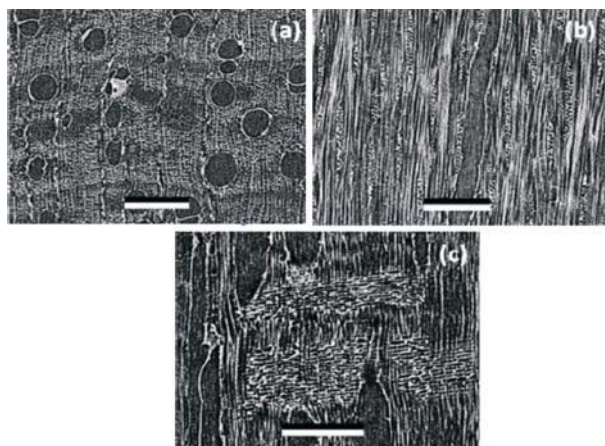


Figure 2. (a) Vue transversale du charbon Yoko 1.8.1 ; (b) Vue tangentielle et (c) Vue radiale. Échelle = 600 μ m.

Sur le plan transversal, les caractères anatomiques identifiés sont les suivants : limite de cernes de croissance indistincte ou absente, environ une trentaine de vaisseaux de 100-200 μm , forme de vaisseaux arrondie à ovale, vaisseaux isolés, certains accolés par deux, porosité diffuse, parenchyme axial paratrachéal, parenchyme axial aliforme. Sur le plan tangentiel : rayons de 1-3 cellules, ponctuations simples. Sur le plan radial : perforations simples et les cellules des rayons toutes couchées.

3.1.2. Charbon Yoko 3.6.2

Collecté dans le site de Yoko en forêt primaire, dans la troisième fosse, au sein de la sixième couche, il s'agit du deuxième charbon dans le classement (ordre de prélèvement). Les caractéristiques anatomiques répertoriées sur les images microtomographiques sont illustrées par la figure 3.

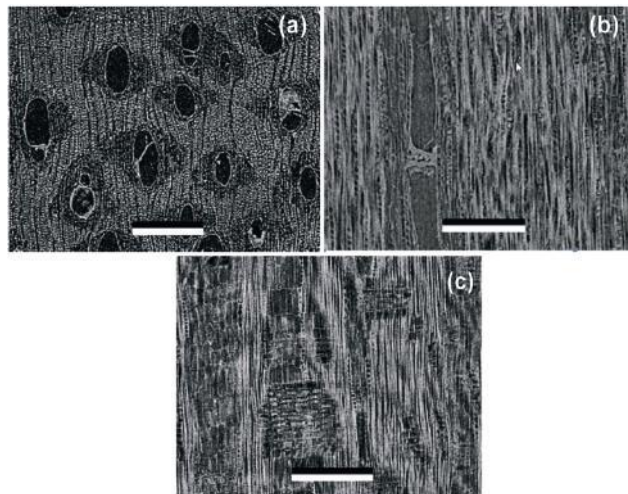


Figure 3. (a) Vue transversale du charbon Yoko 3.6.2; (b) Vue tangentielle et (c) Vue radiale. Échelle = 400 μm .

Sur le plan transversal, les caractères anatomiques identifiés sont les suivants : la limite de cernes de croissance est indistincte ou absente, environ une vingtaine de vaisseaux de 100-200 μm , vaisseaux de forme ovale à arrondie, vaisseaux accolés par deux, parenchyme axial paratrachéal, parenchyme axial aliforme, parenchyme axial aliforme en losange. Sur le plan tangentiel : rayons de 1-3 cellules. Sur le plan radial : perforations simples, cellules de rayons couchées avec une rangée de cellules terminales carrées ou dressées.

3.1.3. Charbon Yangambi 3.4.2

Ce charbon provient de la troisième fosse du site de Yangambi. Il s'agit du deuxième charbon récolté au sein de la quatrième couche. Les caractéristiques anatomiques répertoriées sur ces images μCT sont illustrées par la figure 4.

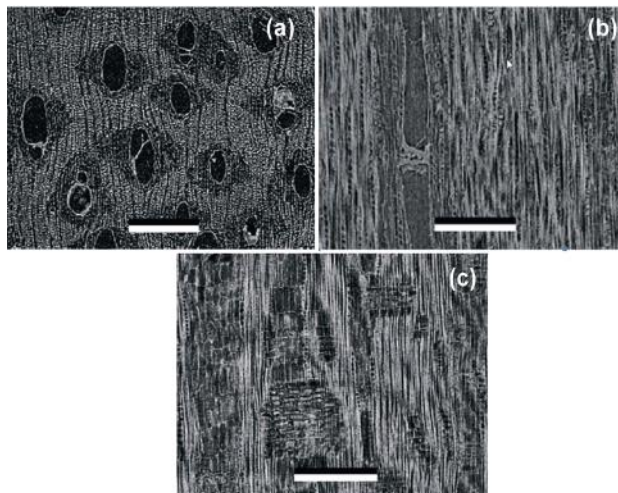


Figure 4. (a) Vue transversale du charbon Yangambi 3.4.2; (b) Vue tangentielle et (c) Vue radiale. Échelle = 400 μ m.

Sur le plan transversal, les caractères anatomiques identifiés sont les suivants : limite de cernes de croissance indistincte ou absente, environ une vingtaine de vaisseaux de 100-200 μ m, vaisseaux de forme arrondie, vaisseaux accolés par deux, porosité diffuse, parenchyme axial aliforme, parenchyme aliforme en losange. Sur le plan tangential : rayons de 1-3 cellules. Sur le plan radial : cellules de rayons couchées avec une rangée terminale de cellules dressées et des perforations simples.

3.2. Familles identifiées

L'identification des familles a été faite à partir des caractères anatomiques énumérés ci-dessus et par comparaison avec les critères de la base de données d'*Inside Wood*. Les résultats sont présentés dans le tableau 1. Il ressort de l'analyse que les trois charbons de bois identifiés sont de la famille des Fabaceae, sous-famille des Caesalpinioideae (caractérisée par des vaisseaux de forme arrondie, accolés par deux ou trois, une porosité diffuse, un parenchyme axial paratrachéal, un parenchyme axial aliforme, un parenchyme aliforme en losange et/ou anastomosé, des rayons de 1-3 cellules de large, des cellules de rayons couchées avec une rangée terminale de cellules dressées, des perforations simples, etc.), quels que soient les sites et les types de forêts dont ils sont issus.

Tableau 1. Charbons de bois : familles identifiées. PC : profondeur de la couche; CC : classement du charbon.

Site	Type de forêt	Numéro de la fosse	PC (cm)	CC	Famille identifiée
Yangambi	Forêt secondaire	3	30-40	2	Fabaceae (Caesalpinioideae)
Yoko	Forêt secondaire	1	70-80	1	Fabaceae (Caesalpinioideae)
Yoko	Forêt primaire	3	50-60	2	Fabaceae (Caesalpinioideae)

La présence de poteries est observée à Yoko dans trois couches : une poterie entre 70-80 cm, une poterie entre 80-90 cm et une autre entre 10-20 cm, toutes en forêt secondaire. Des poteries ont aussi été trouvées à Yangambi dans deux couches, une entre 40-50 cm en forêt secondaire et une autre entre 70-80 cm de profondeur en forêt primaire, et à Kole dans une couche entre 20-30 cm de profondeur en forêt primaire. À Masako, aucune poterie n'a été récoltée. Ces fragments de poteries traduisent la présence d'activités humaines passées dans ces forêts.

4. Discussion

4.1. Anthracomasse spécifique

Nous avons mis en évidence la présence de charbons de bois dans les quatre sites de notre étude. Des anthracomasses spécifiques moyennes (mg.kg^{-1}) de types de forêts par site ont pu être calculées tel que présenté au tableau 2.

Tableau 2. Anthracomasse spécifique moyenne (mg.kg^{-1}) de types de forêts par site. FS = forêt secondaire, FP = forêt primaire.

Couche (cm)	Sites						
	Yangambi		Yoko		Masako		Kole
	FS	FP	FS	FP	FS	FP	FP
0-10	111,11	0,41	167,29	166,40	0,96	6,70	21,00
10-20	3,46	3,12	98,43	27,80	0,00	8,80	0,73
20-30	25,75	9,23	12,00	8,40	1,89	36,10	2,82
30-40	132,71	21,14	3,58	10,80	0,03	42,40	2,21
40-50	132,30	4,31	4,06	1,20	1,44	16,10	3,79
50-60	3,24	5,41	0,88	6,20	2,58	4,40	0,02
60-70	9,12	3,42	5,11	8,40	1,54	2,00	0,26
70-80	14,93	2,44	176,12	3,70	0,04	1,50	0,31
80-90	1,76	0,30	139,60	0,90	0,30	0,90	0,13
90-100	3,25	0,09	19,41	3,30	71,89	0,70	0,00
100-110	0,72	0,15	3,45	2,10	0,73	0,20	0,00
110-120	1,14	0,20	2,65	0,00	2,79	0,00	0,00
120-130	0,89	0,05	1,14	0,00	0,00	0,00	0,00
130-140	0,04	1,21	0,47	0,30	0,24	0,00	0,00
Écart-type	51,60	5,68	67,97	43,58	18,98	13,80	5,53

Les anthracomasses spécifiques moyennes (mg.kg^{-1}) les plus élevées sont celles de Yoko avec 167 mg.kg^{-1} et de Yangambi avec 133 mg.kg^{-1} . Les plus faibles sont celles de Masako et de Kole. Ces charbons de bois seraient le signe de perturbations anthropiques ou naturelles passées dans ces forêts. Ces résultats corroborent ceux trouvés par Hubau et al. (2012), à savoir 543 mg.kg^{-1} à Kisala Singa dans la réserve de biosphère de Luki (République démocratique du Congo).

4.2. Identification botanique

Bien que cette étude ne porte que sur trois charbons de bois appartenant à la famille des Fabaceae (sous-famille des Caesalpinioideae), cette famille a également été identifiée dans les travaux de Gruslin (2009) portant sur l'origine de la forêt du nord de la République démocratique du Congo. Cette même famille a été retrouvée dans des assemblages de charbons de bois récoltés par Cerisier (2009) au sud-est du Cameroun, mais elle est accompagnée par d'autres familles telles que les Ebenaceae, Euphorbiaceae, Moraceae, Meliaceae. Nos observations corroborent aussi les constats effectués par Hart et al. (1996) qui ont trouvé que la famille des Fabaceae était la plus abondante dans les collections de charbons de bois récoltés à Epulu (Ituri, République démocratique du Congo). Hubau et al. (2013) ont également trouvé la même famille lors de leur étude de charbons de bois comme une archive naturelle pour le feu ancien et l'histoire de la végétation du Mayumbe, (Bas-Congo, République démocratique du Congo). Par ailleurs, Rolando & Roset (1991) identifièrent les Asclepiadaceae dans les assemblages de charbons de bois collectés de Tin Ouaffadene au Niger. Enfin, nous signalons que selon Leal (2004) les Fabaceae (sous-famille des Caesalpinioideae) constituent la famille des arbres typiquement les plus abondants et dominants de la forêt primaire de l'Afrique tropicale humide.

Les six fragments de poteries ont été prélevés dans trois sites sur quatre et dans 5 fosses sur un total de 14. Cerisier (2009) a établi un record en trouvant 144 fragments de poteries sur un total de quatre zones d'études au Cameroun. Les trois premières zones étaient riches en poteries, mais la quatrième en était dépourvue. Dans son étude de 2009, Gruslin fait remarquer que les poteries qu'il a récoltées constituent des indices archéologiques incontestables de la présence humaine dans chacune des parcelles concernées. Hubau et al. (2012), eux aussi, ont constaté que les poteries étaient présentes dans tous les sites d'étude et à différentes profondeurs dans le sol. Selon Waterbolk (1971), les poteries se retrouvent dans 85 % des cas en association dans le sol avec des charbons de bois et/ou des noix de palme. Le matériel retrouvé, ainsi associé, a de fortes probabilités de dater de la même époque que le charbon de bois. La présence humaine est souvent liée à la présence de noix de palme calcinées, de poteries et de charbons de bois, ce qui confirme l'évolution commune de ces éléments dans l'espace. L'ensemble de ces observations atteste la présence d'activités humaines passées dans les sites de notre étude. Ces forêts furent donc probablement habitées, ou tout au moins soumises à une exploitation dont l'intensité ne peut pas encore être déterminée.

5. Conclusions

L'objectif de cette étude consistait à rechercher des indices de l'existence de perturbations naturelles et/ou anthropiques passées dans les forêts de la région de Kisangani. Dans les sols de ces forêts, nous avons trouvé un grand nombre de charbons de bois et d'artefacts de populations humaines (poteries). Ces éléments constituent des preuves de perturbations (carbonisation volontaire et feux spontanés) qui se sont déroulées dans ces forêts à travers un passé dont il faut encore définir l'ordre de grandeur. Nos travaux corroborent les résultats d'études antérieures, comme Hart et al. (1996) et Hubau et al. (2013), indiquant que la famille des Fabaceae (sous-famille de Caesalpinioideae) est abondante et caractéristique de la forêt tropicale humide. En termes de perspectives de recherche, nous suggérons :

- que le travail d'identification des charbons récoltés se poursuive jusqu'au niveau de l'espèce pour appréhender la dynamique forestière ;
- que la datation de charbons de bois soit faite pour tenter de déterminer l'âge des espèces végétales récoltées et des perturbations associées, ainsi que d'estimer l'âge des forêts existantes dans lesquelles ces recherches ont été menées.

Bibliographie

- Braadbaart F. & Poole I., 2008. Morphological, chemical and physical changes during charcoalification of wood and its relevance to archaeological contexts. *J. Archaeol. Sci.*, **35**, 2434-2445.
- Brcic T. et al., 2009. Fire and climate change impacts on lowland forest composition in northern Congo during the last 2580 years from palaeoecological analyses of a seasonally flooded swamp. *The Holocene*, **19**(1), 79-89.
- Carcaillet C. & Thinon M., 1996. Pedoanthracological contribution to the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, **9**, 399-416.
- Cerisier F., 2009. *Étude écologique et archéologique sur l'origine des peuplements de Pericopsis elata (Harms) Meeuwen (Assamela) des forêts semi-sempervirentes du sud-est du Cameroun*. Mémoire : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique.
- Delneuf M., Otto T. & Thinon M., 1998. Occupations humaines anciennes et dynamique forestière. Approche croisée en plaine Tikar au Cameroun. In : Froment A. & Guffroy J. (éds). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. Marseille, France : IRD éditions.
- Gruslin D., 2009. *L'origine des forêts au nord de la République du Congo : une contribution archéo-anthracologique*. Mémoire : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique.
- Hart T. et al., 1996. Changes in forest composition over the last 4000 years in the Ituri basin, Zaïre. In: Van der Maesen L.J.G., Van der Burgt X.M. & Van Medenbach-de Rooy J.M. (eds). *The biodiversity of African plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic.
- Hubau W. et al., 2012. Charcoal identification in species-rich biomes: a protocol for Central Africa optimised for the Mayumbe forest. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, **171**, 164-178.
- Hubau W. et al., 2013. *Exploring charcoal as a natural archive for palaeofire and vegetation history of the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo*. Ph.D. thesis: Ghent University, Belgium.

- IAWA, 1989. List of microscopic features for hardwood identification: with an appendix on non-anatomical information. *IAWA Bull.*, **10**(3), 221-332.
- Leal M., 2004. *The African rain forest during the Last Glacial Maximum, an archipelago of forests in a sea of grass*. Ph.D. thesis: Wageningen Universiteit, The Netherlands.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC, Série Sc.*, **63**, 89 p.
- Lomba B., 2007. *Contribution à l'étude de la phytodiversité de la réserve forestière de Yoko (Ubundu, R.D. Congo)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Maley J., 1996. Le cadre paléoenvironnemental des refuges forestiers africains : quelques données et hypothèses. In: Van der Maesen L.J.G., Van der Burgt X.M. & Van Medenbach-de Rooy J.M. (eds). *The biodiversity of African plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic, 519-535.
- Rolando C. & Roset J., 1991. Première approche par l'analyse anthracologique de la végétation de Tin Ouaffadene (gisement archéologique de l'Holocène ancien, Niger nord-oriental). *Géodynamique*, **6**(1), 87-91.
- Schwartz D. et al., 1999. Les savanes intraforestières du Congo : une végétation spécifique de l'Holocène Supérieur. *Actes 2^e Symp. Palynology Africaine, Kigali, Rwanda, juillet 1994*.
- 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.
- Thinon M., 1978. La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le néolithique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **287**, série D, 1 203-1 206, 1-45.
- Thinon M., 1992. *L'analyse pédoanthracologique : aspect méthodologique et applications*. Thèse de doctorat : Université d'Aix-Marseille III, France.
- Touflan P. & Talon B., 2008. Histoire et dynamique d'une forêt subalpine (Alpes du Sud, Queyras) en vue de la reconstitution des paysages du passé. In : Galop D. (dir.). *Paysages et environnement*. Besançon, France : Presses universitaires de Franche-Comté.
- Vande Weghe J., 2004. *Forêts d'Afrique centrale. La nature et l'homme*. Tielt, Belgique : Lannoo.
- Waterbolk H., 1971. Working with radiocarbon dates. *P. Prehist. Soc.*, **37**(2), 15-33.

Chapitre 6

Analyse comparative de la flore de quatre types forestiers dans la réserve forestière de Yoko

John TSHIBAMBA MUKENDI, Wannes HUBAU, Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU,
Janvier LISINGO WA LISINGO, Honorine NTAHOBAVUKA, Faustin BOYEMBA BOSELA,
Hans BEECKMAN & Charles DE CANNIÈRE

La réserve forestière de Yoko (République démocratique du Congo), créée en 1959, représente 6 975 ha de surfaces boisées en pleine forêt tropicale humide d'Afrique centrale. Cependant, les types forestiers, qui y abritent les habitats potentiels de la faune et de la flore, constituent une mosaïque, reflétant des perturbations forestières et des dissimilitudes floristiques. La connaissance de la flore des types forestiers de Yoko demeure une nécessité pour la caractérisation et la gestion durable de ses ressources forestières et le maintien des services qui y sont associés, sur les plans environnemental, social et économique. Premièrement, quatre types forestiers très abondants en Afrique centrale ont été sélectionnés : i) les peuplements de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen ; ii) les forêts primaires dominées par *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard ; iii) les forêts primaires mixtes (caractérisées par une abondance de *Scorodophloeus zenkeri* Harms et iv) les forêts caractérisées par une abondance des Marantaceae dans le sous-bois. Deuxièmement, cinq fosses pédoanthracologiques ont été fouillées par bloc (10 puits par type forestier, 40 puits au total). Les données ont été collectées par des inventaires botaniques portant sur 6 599 arbres d'essences ligneuses dont le DHP_(1,30 m) a été mesuré à partir de 10 cm. La surface totale inventoriée est de 16 ha, soit 4 ha par type forestier. Au total, 37 familles ont été identifiées, réparties en 126 genres et 181 espèces parmi lesquelles 86 espèces sont communes entre les types forestiers. La densité moyenne est de 412 individus.ha⁻¹. Les valeurs de la surface terrière des quatre types forestiers oscillent entre 25 et 30 m².ha⁻¹. La famille des Fabaceae est la plus importante, la plus diversifiée et la plus dominante. *Pericopsis elata* occupe 6,98 m².ha⁻¹ dans les peuplements à *P. elata*. *Gilbertiodendron dewevrei* occupe 5,03 m².ha⁻¹ dans la forêt à *G. dewevrei*. *Scorodophloeus zenkeri* occupe 2,25 m².ha⁻¹ dans la forêt primaire mixte. *Ricinodendron heudelotii* (Baill.) Pierre ex Heckel occupe 1,57 m².ha⁻¹ dans la forêt à Marantaceae, et *Uapaca guineensis* Müll.Arg. occupe 3,00 m².ha⁻¹ dans la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. Les valeurs de l'indice de Sørensen attestent l'existence d'une certaine similarité floristique entre les quatre types forestiers étudiés.

Comparison of the flora of four forest types in the forest Reserve of Yoko

The forest Reserve of Yoko (Democratic Republic of the Congo), created in 1959, represents 6,975 ha protected forest within the humid Central African tropics. The forest types providing potential habitats for plants and wildlife, form a mosaic reflecting past forest perturbations and

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J. Tshibamba Mukendi (2015).

differences in successional pathways. Knowledge of the floristic composition of the different forest types in Yoko remains a necessity for the sustainable management of its forest resources and for the characterisation of its ecosystem services, at the environmental, social and economic level. We focus on four of the major forest types in the Yoko Reserve: i) *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen stands; ii) old-growth forest stands dominated by *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard; iii) old-growth mixed forest (characterised by *Scorodophloeus zenkeri* Harms) and iv) forest characterized by an abundance of Maranthaceae in the understory. In order to characterise their floristic composition, we performed full inventories on 2 blocks of 2 ha per forest type (8 blocks in total or 16 ha). In total, 6,599 trees have been measured (all with DBH > 10 cm). In total, 37 families have been identified, representing 126 genera and 181 species. From these, 86 species are commonly found in all 4 forest types. The average stem density is 412 trees per ha. Basal area varies between 25 and 30 m².ha⁻¹. The family of Fabaceae is the best represented. The Fabaceae family is also the most diverse and dominant family. In their respective forest types, *P. elata* occupies a total basal area of 6.98 m².ha⁻¹ and *G. dewevrei* of 5.03 m².ha⁻¹. *Scorodophloeus zenkeri* occupies 2.25 m².ha⁻¹ in the mixed old-growth forest blocks. Furthermore, *Ricnodendron heudelotii* (Baill.) Pierre ex Heckel occupies 1.57 m².ha⁻¹ in forest characterised by Maranthaceae in the understory, and *Uapaca guineensis* Müll.Arg. occupies 3.00 m².ha⁻¹ in the semi-deciduous old-growth forest dominated by *S. zenkeri*. Sørensen index values show that there is a certain floristic similarity between the four forest types studied.

1. Introduction

Les forêts tropicales humides sont reconnues pour leur biodiversité végétale et animale exceptionnelle (Fongnzossié et al., 2008). Leur fonctionnement résulte de l'intégration complexe de la multitude d'espèces qui les composent et de la présence d'une importante variété de niches écologiques et d'habitats (Richards, 1996). Leur hétérogénéité est une expression des multiples interactions entre les espèces et leur environnement (Pascal & Péliissier, 1996). De nombreuses hypothèses ont été proposées afin d'expliquer la coexistence des espèces, la diversité, la composition floristique et le maintien des communautés végétales dans ce type d'écosystème forestier (Olofsson et al., 2008, et Vensson et al., 2012 cités par Kumba, 2015). Pour Lebrun & Gilbert (1954) la diversité et la composition floristique des forêts tropicales reposent d'une manière générale sur leur structure, leur physionomie, leur hétérogénéité spatiale, leur composition spécifique, l'abondance des taxons, et sur les différentes phénophases qui régissent la survie des espèces.

À l'hétérogénéité spatiale, s'ajoutent également des causes d'ordre climatique, physiographique et édaphique qui découpent ces forêts en microhabitats structurés, avec des individualités dans leur composition floristique (Parmentier, 2003 cité par Nshimba, 2008). Pour Chapman (1997), la distance spatiale qui sépare deux entités floristiques peut être l'une des causes de cette hétérogénéité. Tandis que pour Senterre (2005), l'hétérogénéité floristique varierait le long des gradients écologiques tels que l'altitude ou des facteurs édaphiques et topographiques.

Bien que les forêts peuvent être caractérisées par de nombreuses différences, on constate qu'il se dégage un noyau floristique identique à tous les types forestiers en

Afrique centrale, même s'il existe des espèces qui sont très différentes entre les relevés floristiques issus de formations forestières différentes. Le regroupement des espèces au sein d'un type forestier, répondant de la même manière aux changements de l'environnement, se base résolument sur leurs traits fonctionnels communs (Lavelle et al., 1997 cités par Pascal, 2003). La diversité floristique varie aussi à l'intérieur d'une même forêt selon les conditions locales telles que la pente, le fond de vallée et le stade sylvigénétique (Pascal, 2003). Par ailleurs, pour Fournier et al. (2002), la diversité et la composition floristique des peuplements forestiers changent selon l'ampleur des perturbations qu'ils ont subies. Wilson (1994, cité par Cordonnier, 2004), ajoute que ce sont les perturbations forestières qui sont la source importante de l'hétérogénéité constatée dans la diversité floristique. Brokaw (1985, cité par Beina, 2011) a constaté que la diversité floristique augmentait avec l'intensité des perturbations selon le degré de l'ouverture de la canopée. Pour Marion (2010, cité par Toko et al., 2013), la connaissance de la diversité et de la composition floristique d'une forêt passe par la compréhension des liens entre les perturbations forestières et la structure de ses communautés végétales.

Définies comme des facteurs déterminants dans la mise en place et l'évolution des communautés végétales, les perturbations forestières ont une influence spatio-temporelle sur la biodiversité. Qu'elles soient naturelles ou anthropiques, elles ont un impact sur les structures des populations et des communautés (Cordonnier, 2004). Les perturbations forestières sont à l'origine de la création ou de la dislocation des niches écologiques (White & Jentsch, 2001), elles jouent un rôle important dans le maintien de la biodiversité car elles sont source d'hétérogénéité (Olofsson et al., 2008 cités par Kumba, 2015).

Selon Florence (1981), les perturbations forestières sont les conséquences des activités naturelles ou humaines, modifiant le paysage, la composition floristique, favorisant ainsi l'installation et/ou la disparition des espèces végétales. Elles constituent des mécanismes indispensables à prendre en compte pour comprendre les processus écologiques qui ont façonné les paysages et qui ont abouti à la composition des communautés végétales actuelles (Talon et al., 1998). De nombreux auteurs vont dans le même sens en reconnaissant que la diversité et la composition spécifique des forêts tropicales sont une résultante des perturbations forestières (Barbero et al., 1990; Wright, 2002 cité par Cordonnier, 2004).

Ces constats nous amènent à nous interroger sur l'origine de la flore actuelle de la réserve forestière de Yoko, dès lors que des types forestiers divers définis comme des peuplements forestiers par Vande Weghe (2004) y sont clairement perceptibles. En effet, on peut notamment y relever quatre types particuliers : i) les peuplements à *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, espèce héliophile de grande longévité (Bourland, 2013) considérée comme indicatrice des perturbations forestières (Boyemba, 2011), pionnière et cicatricielle des zones forestières perturbées (Oldeman, 1990; Vande Weghe, 2004; Gillet, 2013); ii) ces peuplements constitueraient un faciès de différenciation (en termes de diversité et de composition floristique) de la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, une formation forestière mature et relativement stable

(Gérard, 1960); iii) la forêt à Marantaceae, une formation végétale de stade intermédiaire entre la forêt pionnière et la forêt mature (White, 1992); et iv) la forêt mixte semi-décidue à *Scorodophloeus zenkeri* Harms, un type de forêt âgée et mature avec une couverture dense et peu d'ouverture, traditionnellement dominante dans la forêt tropicale humide (Lebrun & Gilbert, 1954).

Au regard de la flore de la réserve forestière de Yoko, il est permis de vérifier dans cet article si la mosaïque des peuplements forestiers présents actuellement résulterait de perturbations multiples, d'origines naturelles et anthropiques. Dans ce contexte, et en préalable à la mise en œuvre d'une étude pédoanthracologique dans la réserve forestière de Yoko, l'étude cherche à répondre aux questions suivantes. Quelles sont la composition floristique et la diversité des quatre types forestiers? Quelle est la taille du fond floristique commun aux quatre types forestiers? Existe-t-il une similarité floristique entre les quatre types forestiers qui permettrait de les placer dans une même série phytodynamique, celle des communautés végétales des forêts âgées partageant les mêmes conditions environnementales avec les mêmes indicateurs écologiques de la biodiversité forestière (Puig, 2001 ; Nivet et al., 2012) ?

Les informations botaniques actuellement disponibles ne font aucunement référence à la diversité et à la composition floristique des quatre types forestiers. Par conséquent, l'étude de la diversité et de la composition floristique de la réserve forestière de Yoko présente des intérêts aussi bien théoriques qu'appliqués. D'une part, grâce à la détermination du fond floristique commun entre les communautés végétales, elle permet d'éclairer les mécanismes qui contrôlent leur structuration, en particulier les perturbations forestières, comme certains auteurs l'ont proposé. D'autre part, la connaissance de la flore de la réserve peut aussi présenter un grand intérêt en termes de gestion durable des communautés végétales dans la mesure où elles remplissent de nombreux services tant sur le plan environnemental que social et économique.

Aussi, l'objectif de cette étude dans la réserve forestière de Yoko est de déterminer la diversité et la composition floristique, le fond floristique commun ainsi que la similarité ou la dissimilarité floristique entre les peuplements à *P. elata*, la forêt à *G. dewevrei*, la forêt à Marantaceae et la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* qui y coexistent sous la forme d'une mosaïque.

2. Matériel et méthodes

2.1. Description du site d'étude

La présente étude a été réalisée dans la réserve forestière de Yoko (Figure 1) dont les détails sont donnés dans la dissertation de Tshibamba (2015).

L'évaluation de la différence floristique entre les types forestiers a consisté en un inventaire botanique des essences ligneuses à $DHP_{(1,30\text{ m})} \geq 10\text{ cm}$ réalisé sur un ensemble de 16 ha, à raison de 4 ha par type forestier, répartis en huit zones d'étude, constituées chacune de 2 ha (100 m×200 m). Chaque hectare étant subdivisé à son tour en quatre parcelles de 50 m×50 m (0,25 ha) dont chacune est subdivisée à son

tour en 4 placettes de 25 m×25 m (0,0625 ha), soit un ensemble de 256 placettes d'inventaire.

2.2. Analyses floristiques

La comparaison de la flore des types forestiers a été faite sur la base des indices suivants :

- la densité relative qui tient compte du nombre d'individus d'une espèce ou d'une famille dans le relevé ; elle correspond au pourcentage reflétant le rapport entre le nombre d'individus d'une espèce ou d'une famille et le nombre total d'individus dans l'échantillon ;
- la surface terrière d'une espèce et d'une famille, qui tient compte de la superficie occupée par les troncs d'arbre mesurés sur l'écorce à 1,30 m du sol (DHP) et considère une forme circulaire de section des troncs ;
- la dominance relative d'une espèce (ou d'une famille), qui est calculée par le rapport de la surface terrière de l'espèce (ou de la famille) et de la surface terrière totale ;
- l'indice de la similarité floristique ou indice de Sørensen (K), fréquemment utilisé dans les travaux phytosociologiques, qui permet d'évaluer la similarité floristique entre deux formations végétales comparées entre elles ; il donne une grande importance aux espèces communes :

$$K = \frac{2a}{(2a + b + c)} \quad (1)$$

où a est le nombre d'espèces communes aux deux formations végétales comparées ; b est le nombre d'espèces uniquement observées dans la première formation végétale ; c est le nombre d'espèces uniquement observées dans la deuxième formation végétale ; la valeur de K multipliée par 100 correspond au pourcentage de coïncidence floristique ; l'interprétation écologique tirée de cet indice est telle que, si $K > 50$, cela veut dire que les populations des deux sites sont similaires.

Une analyse de regroupement a été effectuée sur la base de la surface terrière de chaque espèce dans les parcelles d'inventaire avec le logiciel PAST (Hammer et al., 2001) pour discriminer les types forestiers en fonction de la flore y observée. Les surfaces terrières des espèces dans les parcelles ont été comparées sur la base d'un test de comparaison des moyennes (ANOVA).

3. Résultats

3.1. Diversité floristique globale

Pour un total de 6599 arbres d'essences ligneuses de DHP ≥ 10 cm inventoriés, 37 familles ont été identifiées, réparties en 126 genres et 181 espèces. La description floristique globale de ces quatre types forestiers est présentée au tableau 1.

Tableau 1. Diversité floristique globale des types forestiers (superficie : 4 ha par type forestier). PPE = peuplement à *P. elata*; GPE = forêt à *G. dewevrei*; MPE = forêt à Marantaceae; SPGM = forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Paramètre	PPE	GPE	MPE	SPGM
Nombre total de tiges	1 762	1 664	1 389	1 784
Surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	30,2	30,6	25,2	29,1
Densité moyenne (individus.ha ⁻¹)	440,5	416,0	346,5	446,0
Nombre de familles	34	35	33	36
Nombre d'espèces	132	135	126	126

Il apparait que la forêt à *G. dewevrei* détient 135 espèces, et est suivie de près par les peuplements à *P. elata* (132 espèces). Les forêts à Marantaceae et les forêts semi-décidues à *S. zenkeri* possèdent chacune 126 espèces. Le nombre de familles est peu variable et est compris entre 33 et 36. La densité moyenne par hectare varie entre les types forestiers, à l'exception de la forêt à Marantaceae qui présente la densité la plus basse, soit 346,5 individus.ha⁻¹. Cette faible densité peut s'expliquer par la présence de tapis herbacé dans les trouées et chablis, empêchant la régénération et la croissance des essences ligneuses.

3.2. Fond floristique commun entre les types forestiers

Des 181 espèces ligneuses recensées, 86 espèces constituent un fond floristique commun ou espèces communes, 39 espèces sont indifférentes entre les types forestiers (Tableau 2) et 56 autres espèces sont présentes dans au moins deux types forestiers (espèces ubiquistes).

Par comparaison deux à deux des types de peuplements forestiers, on note un nombre important d'espèces communes mais aussi propres à chaque type forestier. La comparaison entre les peuplements à *P. elata* et la forêt à *G. dewevrei* a permis d'identifier 114 espèces communes, 18 espèces propres aux peuplements à *P. elata* et 21 espèces propres à la forêt à *G. dewevrei*. Lorsque les peuplements à *P. elata* sont comparés aux sites à Marantaceae, 100 espèces communes ont été observées, à côté de 32 espèces propres aux peuplements à *P. elata*; 26 espèces étaient uniquement observées dans les végétations à Marantaceae. La confrontation des listes floristiques des peuplements à *P. elata* et celles de la forêt semi-décidue à *S. zenkeri* a permis d'identifier 103 espèces communes, contre 29 espèces propres aux forêts à *P. elata* et 23 espèces propres à la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. La forêt à *G. dewevrei* avait respectivement 100 et 102 espèces en commun avec les forêts à Marantaceae et à *S. zenkeri* et respectivement 35 et 33 espèces propres à ces formations. La forêt à Marantaceae comptait 26 espèces caractéristiques contre 24 pour la forêt semi-décidue à *S. zenkeri* lorsque comparées aux végétations à *G. dewevrei*. Cent-deux espèces ont été trouvées en commun entre la forêt à Marantaceae et celle à *S. zenkeri*; les deux forêts comptaient chacune 24 espèces propres.

Tableau 2. Fond floristique commun entre les types forestiers. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Espèce		
<i>Afrostryax lepidophyllum</i>	<i>Dialium pachyphyllum</i>	<i>Pentaclethra macrophylla</i>
<i>Afzelia bipindensis</i>	<i>Diogoia zenkeri</i>	<i>Petersianthus macrocarpus</i>
<i>Aidia micrantha</i>	<i>Diospyros crassiflora</i>	<i>Polyalthia suaveolens</i>
<i>Albizia gummifera</i>	<i>Diospyros melocarpa</i>	<i>Prioria balsamifera</i>
<i>Allanblackia floribunda</i>	<i>Donella pruniformis</i>	<i>Prioria oxyphylla</i>
<i>Alstonia boonei</i>	<i>Drypetes gossweileri</i>	<i>Pseudospondias microcarpa</i>
<i>Amphimas pterocarpoides</i>	<i>Drypetes likwa</i>	<i>Pterocarpus soyauxii</i>
<i>Aningeria altissima</i>	<i>Funtumia elastica</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>
<i>Anonidium mannii</i>	<i>Garcinia epunctata</i>	<i>Ricinodendron heudelotii</i>
<i>Anthonotha fragrans</i>	<i>Garcinia staudtii</i>	<i>Rinorea oblongifolia</i>
<i>Anthonotha pynaertii</i>	<i>Grewia pinnatifida</i>	<i>Rothmannia lujae</i>
<i>Antiaris toxicaria</i>	<i>Grewia trinervis</i>	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>
<i>Barteria nigritiana</i>	<i>Grossera multinervis</i>	<i>Staudtia kamerunensis</i>
<i>Blighia welwitschii</i>	<i>Guarea cedrata</i>	<i>Sterculia tragacantha</i>
<i>Bridelia ripicola</i>	<i>Guarea thompsonii</i>	<i>Strombosia grandifolia</i>
<i>Canarium schweinfurthii</i>	<i>Hannoa klaineana</i>	<i>Strombosia nigropunctata</i>
<i>Carapa procera</i>	<i>Heisteria parvifolia</i>	<i>Strombosiopsis tetrandra</i>
<i>Celtis mildbraedii</i>	<i>Julbernardia seretii</i>	<i>Symphonia globulifera</i>
<i>Celtis tessmannii</i>	<i>Massularia acuminata</i>	<i>Tessmannia africana</i>
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	<i>Microdesmis yafungana</i>	<i>Treculia africana</i>
<i>Chytranthus carneus</i>	<i>Milicia excelsa</i>	<i>Trichilia gilgiana</i>
<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	<i>Millettia drastica</i>	<i>Trichilia prieweana</i>
<i>Coelocaryon preussii</i>	<i>Musanga cecropioides</i>	<i>Trichilia rubescens</i>
<i>Cola altissima</i>	<i>Myrianthus arboreus</i>	<i>Tridesmostemon omphalocarpoïdes</i>
<i>Cynometra hankei</i>	<i>Myrianthus preussii</i>	<i>Trilepisium madagascariensis</i>
<i>Dacryodes yangambiensis</i>	<i>Nesogordonia leplaei</i>	<i>Turraeanthus africanus</i>
<i>Desplatsia dewevrei</i>	<i>Ochthocosmus africanus</i>	<i>Xylocarpus ghesquieri</i>
<i>Dialium corbisieri</i>	<i>Pancovia harmsiana</i>	<i>Zanthoxylum gillettii</i>
<i>Dialium excelsum</i>	<i>Panda oleosa</i>	

3.3. Courbe aire-espèces

La figure 1 présente la variation du nombre d'espèces à différentes échelles de surfaces d'inventaire des types forestiers.

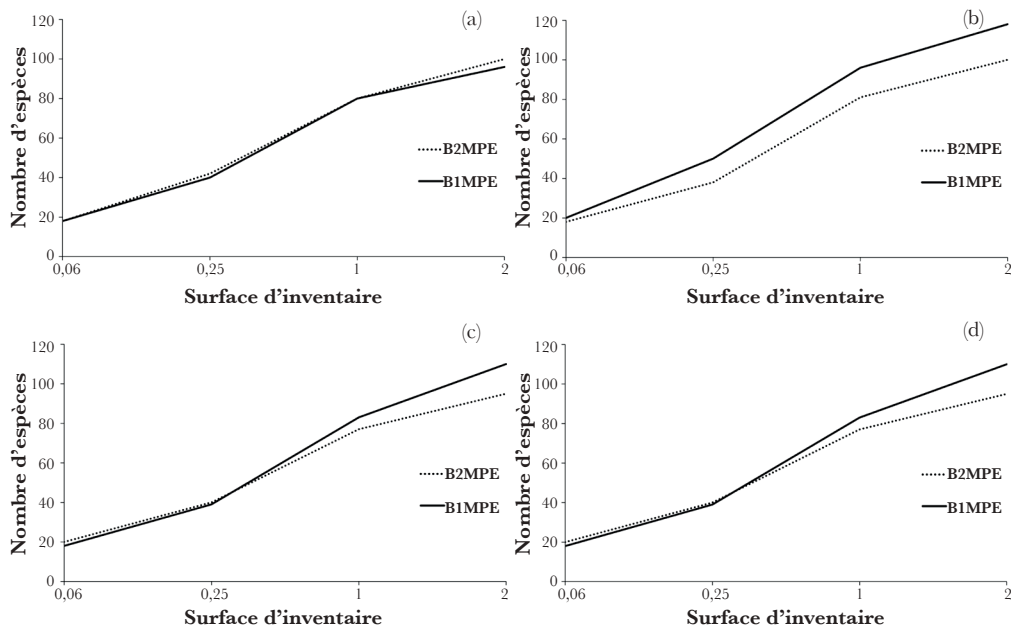


Figure 1. Variation du nombre d'espèces en fonction de l'échelle d'inventaire dans les types forestiers. (a) Variation du nombre d'espèces dans les peuplements à *P. elata*; (b) Variation du nombre d'espèces dans la forêt à *G. dewevrei*; (c) Variation du nombre d'espèces dans la forêt à Marantaceae; (d) Variation du nombre d'espèces dans la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. B1 = premier bloc d'inventaire (8 ha); B2 = deuxième bloc d'inventaire (8 ha); PPE = peuplement à *P. elata*; GPE = forêt à *G. dewevrei*; MPE = forêt à Marantaceae; SPGM = forêt semi-décidue à *S. zenkeri* (figure reproduite sur base de l'originale). Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

En augmentant la surface des parcelles d'inventaire, le nombre d'espèces augmente entre les types forestiers. La diversité se différencie lorsque la surface d'inventaire est supérieure à 1 ha dans les peuplements à *P. elata*, elle augmente de la même manière dans les forêts à Marantaceae et à *S. zenkeri*. Ceci peut avoir pour cause les perturbations forestières à la base de la régénération des espèces ligneuses. Cependant, la légère différence observée entre la diversité des zones (blocs) de la forêt à *G. dewevrei*, pourrait résulter du rôle de l'espèce dans l'installation d'autres espèces. Les parcelles ne sont donc pas assez grandes pour trouver la composition floristique qui caractérise le type forestier.

3.4. Densité relative

Le tableau 3 présente la densité relative des 10 espèces les plus représentées par type forestier.

Tableau 3. Densité relative des 10 espèces les plus représentées par type forestier. PPE = peuplement à *P. elata*; GPE = forêt à *G. dewevrei*; MPE = forêt à Marantaceae; SPGM = forêt semi-décidue à *S. zenkeri*; DER = densité relative. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Types forestiers			
PPE		GPE	
Espèce	DER (%)	Espèce	DER (%)
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	9,48	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	8,23
<i>Aidia micrantha</i>	7,66	<i>Cola griseiflora</i>	4,93
<i>Staudtia kamerunensis</i>	5,28	<i>Rinorea oblongifolia</i>	3,79
<i>Heisteria parvifolia</i>	5,16	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	3,61
<i>Trilepisium madagascariensis</i>	5,11	<i>Staudtia kamerunensis</i>	3,43
<i>Polyalthia suaveolens</i>	3,29	<i>Pancovia harmsiana</i>	3,19
<i>Anonidium mannii</i>	2,95	<i>Grossera multinervis</i>	2,94
<i>Panda oleosa</i>	2,78	<i>Julbernardia seretii</i>	2,82
<i>Pericopsis elata</i>	2,78	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	2,70
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	2,55	<i>Diospyros crassiflora</i>	2,64

Types forestiers			
MPE		SPGM	
Espèce	DER (%)	Espèce	DER (%)
<i>Grossera multinervis</i>	5,26	<i>Grossera multinervis</i>	6,11
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	4,75	<i>Aidia micrantha</i>	5,10
<i>Rinorea oblongifolia</i>	4,46	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	4,76
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	4,46	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	4,09
<i>Aidia micrantha</i>	4,10	<i>Staudtia kamerunensis</i>	3,87
<i>Funtumia elastica</i>	2,88	<i>Polyalthia suaveolens</i>	3,81
<i>Hannoa klaineana</i>	2,81	<i>Heisteria parvifolia</i>	3,42
<i>Celtis tessmannii</i>	2,59	<i>Panda oleosa</i>	3,36
<i>Pycnanthus angolensis</i>	2,45	<i>Julbernardia seretii</i>	3,08
<i>Margaritaria discoidea</i>	2,45	<i>Pycnanthus angolensis</i>	2,80

3.5. Surface terrière et dominance relative

Les valeurs de la surface terrière des types forestiers oscillent entre 25,2 et 30,6 m².ha⁻¹. La surface terrière pour le peuplement à *P. elata* est de 30,2 m².ha⁻¹. Elle est de 30,6 m².ha⁻¹ pour la forêt à *G. dewevrei* et de 29,1 m².ha⁻¹ pour la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. Par contre, la forêt à Marantaceae comporte la surface terrière la plus basse avec 25,2 m².ha⁻¹, ce qui peut s'expliquer par la densité faible des arbres dans ce type forestier. L'ANOVA appliquée pour comparer les moyennes des surfaces terrières entre les types forestiers ne montre pas de différence significative (> 0,05). Le tableau 4 présente la surface terrière et la dominance relative spécifique des 10 espèces les plus importantes par type forestier.

Tableau 4. Surface terrière et dominance relative des 10 espèces les plus importantes par type forestier. PPE = peuplement à *P. elata*; GPE = forêt à *G. dewevrei*; MPE = forêt à Marantaceae; SPGM = forêt semi-décidue à *S. zenkeri*; G = surface terrière; DOR = dominance relative. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Types forestiers					
PPE			GPE		
Espèce	G (m ² .ha ⁻¹)	DOR (%)	Espèce	G (m ² .ha ⁻¹)	DOR (%)
<i>Pericopsis elata</i>	6,98	23,10	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	5,03	16,43
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	3,37	11,14	<i>Julbernardia seretii</i>	2,29	7,50
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	1,92	6,36	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	2,13	6,97
<i>Trilepisium madagascariensis</i>	1,32	4,36	<i>Pericopsis elata</i>	1,30	4,26
<i>Panda oleosa</i>	0,92	3,04	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	0,78	2,55
<i>Cynometra hankei</i>	0,87	2,86	<i>Uapaca guineensis</i>	0,67	2,20
<i>Heisteria parvifolia</i>	0,82	2,71	<i>Parinari excelsa</i>	0,63	2,06
<i>Julbernardia seretii</i>	0,82	2,70	<i>Prioria oxyphylla</i>	0,60	1,95
<i>Anonidium manni</i>	0,71	2,35	<i>Dialium corbisieri</i>	0,59	1,91
<i>Celtis mildbraedii</i>	0,61	2,03	<i>Anthonotha fragrans</i>	0,54	1,77

Types forestiers					
MPE			SPGM		
Espèce	G (m ² .ha ⁻¹)	DOR (%)	Espèce	G (m ² .ha ⁻¹)	DOR (%)
<i>Ricinodendron heudelotii</i>	1,57	6,29	<i>Uapaca guineensis</i>	3,00	10,32
<i>Funtumia elastica</i>	1,23	4,93	<i>Julbernardia seretii</i>	2,78	9,56
<i>Margaritaria discoidea</i>	1,17	4,69	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	2,26	7,76
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	1,14	4,58	<i>Cynometra hankei</i>	1,21	4,17
<i>Celtis tessmannii</i>	0,95	3,82	<i>Pycnanthus angolensis</i>	1,18	4,05
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	0,93	3,71	<i>Petersianthus macrocarpus</i>	1,10	3,77
<i>Zanthoxylum gilletii</i>	0,91	3,65	<i>Celtis mildbraedii</i>	1,00	3,44
<i>Rinorea oblongifolia</i>	0,86	3,44	<i>Grossera multinervis</i>	0,92	3,17
<i>Canarium schweinfurthii</i>	0,71	2,82	<i>Trilepisium madagascariensis</i>	0,82	2,83
<i>Pycnanthus angolensis</i>	0,66	2,62	<i>Polyalthia suaveolens</i>	0,65	2,23

Les espèces dominantes dans les types forestiers diffèrent. *Pericopsis elata* et *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben, toutes deux héliophiles et caractéristiques des trouées et des chablis, représentent à elles seules plus d'un tiers de la surface terrière du peuplement à *P. elata*. Elles seraient la résultante des perturbations forestières que cette formation végétale aurait subie, occasionnant ainsi des conditions favorables à la régénération et la croissance des espèces héliophiles. Tandis que la dominance de *G. dewevrei* dans la forêt à *G. dewevrei* illustre bien la stabilité de ce type de forêt. Cependant, la forêt semi-décidue à *S. zenkeri* présente un mélange d'espèces caractéristiques d'une forêt âgée aux côtés de celles caractéristiques d'une forêt secondaire vieille. Enfin, la forêt à Marantaceae montre une répartition des espèces caractéristiques des forêts dégradées ou perturbées. Ces résultats laissent penser que les perturbations forestières sont responsables de la composition floristique actuelle.

3.6. Similarités floristiques

Par comparaison deux à deux des types forestiers, les valeurs de l'indice de Sørensen trouvées sont consignées dans le tableau 5.

Tableau 5. Calcul des valeurs de l'indice de Sørensen des types forestiers. PPE = peuplement à *P. elata*; GPE = forêt à *G. dewevrei*; MPE = forêt à Marantaceae; SPGM = forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Indice de Sørensen (K)	PPE	GPE	MPE
GPE	0,85	1,00	0,77
MPE	0,78	0,77	1,00
SPGM	0,80	0,78	0,81

Les valeurs de K varient relativement peu et se situent toutes entre 0,77 et 0,85. Le dépassement du seuil de 50% illustre l'existence d'une certaine similarité floristique entre les types forestiers, quoique des particularités propres à chaque type pourraient encore exister. Ceci pourrait résulter de l'importance plus ou moins grande des perturbations forestières ainsi que de la distance séparant les types forestiers.

3.7. Regroupement floristique des types forestiers

La figure 2 présente le regroupement floristique entre les types forestiers établi sur base de l'analyse de regroupement. On voit que les peuplements à *P. elata* sont très éloignés des trois autres types forestiers, la forêt à *S. zenkeri* est séparée des forêts

à Marantaceae et à *G. dewevrei* à corrélation floristique élevée (72%). Ceci pourrait être lié à leur origine, à savoir des perturbations forestières survenues dans les zones forestières occupées actuellement par ces types dans la réserve forestière de Yoko.

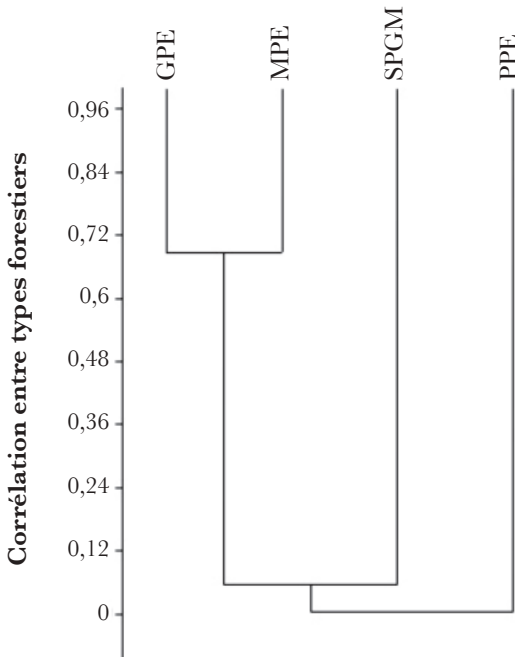


Figure 2. Dendrogramme illustrant le regroupement floristique entre les types forestiers sur base de la surface terrière des espèces. PPE = peuplement à *P. elata*; GPE = forêt à *G. dewevrei*; MPE = forêt à Marantaceae; SPGM = forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

4. Discussion

L'analyse de la diversité floristique des 6599 arbres d'essences ligneuses de DHP_(1,30 m) ≥ 10 cm des quatre types forestiers étudiés a permis de dénombrer 37 familles, réparties en 126 genres et 181 espèces. Soit 34 familles et 132 espèces pour le peuplement à *P. elata*, 35 familles et 135 espèces pour la forêt à *G. dewevrei*, 33 familles et 126 espèces pour la forêt à Marantaceae et 36 familles et 126 espèces pour la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. En augmentant la surface des parcelles, le nombre d'espèces continuent à augmenter, les parcelles ne sont donc pas assez grandes pour trouver la composition floristique qui caractérise le type forestier.

Nos observations corroborent les résultats trouvés par d'autres auteurs pour les forêts des environs de Kisangani. Sur 11 ha de sols sableux, Lisingo wa Lisingo (2009) a inventorié 3376 arbres appartenant à 38 familles réparties en 186 espèces et, sur 12 ha de sols argileux, ce même auteur a dénombré 3521 arbres appartenant à 38 familles réparties en 213 espèces. Sur 50 ha, Lomba (2007) a inventorié 37 familles réparties en 183 espèces dans la forêt mixte de la réserve forestière de Yoko.

De même, dans les forêts de l'île Mbiye, Nshimba (2008) recense 2534 individus comme richesse aréale (unité de comptage : 5 ha) regroupés en 44 familles, 131 genres et 183 espèces dans la forêt de terre ferme, et 2302 individus de richesse aréale groupés en 39 familles, 106 genres et 129 espèces dans la forêt marécageuse. Lingofu (2012) dans les forêts de Uma (République démocratique du Congo) recense 35 familles, 98 genres et 129 espèces dans un peuplement à *P. elata* et 34 familles, 81 genres et 115 espèces dans un peuplement à *Julbernardia seretii* (De Wild.) Troupin. Boyemba (2011) trouve dans cette même réserve forestière que la forêt sans *P. elata* est plus diversifiée (121 espèces) que celle à *P. elata* (101 espèces).

Cette ressemblance entre les zones forestières peut être attribuée à une cause historique à l'origine de l'installation de la diversité floristique, en l'occurrence les perturbations forestières passées ayant favorisé l'installation de la flore actuelle dans ces zones forestières par la régénération importante des espèces ligneuses héliophiles après l'ouverture de la canopée.

Les valeurs de la surface terrière des types forestiers étudiés oscillent entre 25,2 et 30,6 m².ha⁻¹. Ces valeurs sont comprises dans la fourchette des limites observées par d'autres auteurs. Mosango & Lejoly (1990) soulignent que les limites des valeurs de la surface terrière d'une forêt dense varie entre 23 et 50 m².ha⁻¹. Il en va de même pour Pascal (2003) qui calcule des valeurs pour les forêts denses tropicales humides variant entre 25 à 50 m².ha⁻¹.

La similarité constatée dans la composition floristique entre les types forestiers pourrait être expliquée par les résultats des comparaisons des moyennes des surfaces terrières entre les types forestiers, qui montrent qu'il n'existe pas de différence significative entre les types des peuplements forestiers étudiés. Cette similarité floristique pourrait être attribuée d'une part au taux de renouvellement de l'écosystème et, d'autre part, à l'intensité et la durée des perturbations forestières. Ces observations confirment la conclusion de Pascal (2003) montrant que les forêts denses tropicales

humides sont caractérisées par la présence d'un grand nombre d'espèces fréquentes entre les peuplements forestiers et d'un petit nombre d'espèces peu fréquentes ou rares. Il ajoute que la rareté d'une espèce dans un relevé phytosociologique peut résulter naturellement de la compétition, de différences de tempérament entre les espèces et aussi d'un phénomène historique comme les perturbations forestières, par exemple.

L'hypothèse des perturbations forestières peut être soutenue par la tendance au regroupement des espèces dans les parcelles inventoriées telle que montrée par le dendrogramme (Figure 2), mais aussi par la présence des espèces caractéristiques des forêts secondaires et des sous-bois dans les zones forestières étudiées (Tableaux 3 et 4). Ce sont en effet des espèces considérées pionnières, héliophiles et cicatriciennes des zones forestières perturbées, caractéristiques de la forêt secondaire vieille à durée de vie longue (Oldeman, 1990; Maley, 1996). La présence de *P. elata* dans la réserve forestière de Yoko en est une bonne illustration. Selon Boyemba (2011), la présence de *P. elata* dans un peuplement forestier est vraisemblablement le reflet d'une perturbation ancienne de taille importante (trouée ou chablis lié à la présence de l'action humaine). Cependant, selon Kumba (2015), la dominance de *Uapaca guineensis* Müll.Arg. dans la partie sud de la même réserve forestière pourrait être liée aussi à des perturbations forestières survenues dans la forêt. Cette idée est soutenue par l'existence d'indices révélateurs des perturbations forestières passées, comme la présence de charbons de bois et de poteries collectés dans les sols de cette réserve forestière. Il en va de même dans la région forestière de Kisangani (Tshibamba, 2010; Tshibamba et al., 2013).

Brokaw (1985, cité par Beina, 2011) a constaté que la diversité augmentait avec l'intensité des perturbations par le fait que la richesse spécifique de la banque des plantules augmente avec le degré d'ouverture de la canopée, grâce à l'activation de la banque de graines du sol préexistante et/ou à la production massive de graines par les semenciers environnant la zone perturbée. Molino & Sabatier (2001, cités par Beina, 2011), observent que l'augmentation de la diversité spécifique suite à une perturbation est la conséquence d'une altération de la composition floristique qui s'accompagne d'un déplacement de la composition floristique vers un pôle plus héliophile. Cette hypothèse peut être renforcée par le constat de Florence (1981), selon lequel les communautés végétales qui se régénèrent et croissent dans les zones forestières perturbées sont souvent différentes de celles qui vivent dans les zones non perturbées. Pour Sheil (2010, cité par Beina, 2011), l'augmentation de la diversité dans la composition floristique peut être observée dès 60 ans après l'occurrence de perturbations forestières. Ceci pourrait être le cas de la composition floristique actuelle de la réserve forestière de Yoko.

5. Conclusions

Les espèces héliophiles, cicatriciennes des zones forestières perturbées et caractéristiques des forêts secondaires vieilles, sont abondantes et dominantes dans les zones forestières de la réserve forestière de Yoko colonisées par des peuplements à *P. elata*, la forêt à *G. dewevrei*, la forêt semi-décidue à *S. zenkeri* et la forêt à Marantaceae. Une telle composition floristique pourrait être la résultante de phénomènes historiques comme les perturbations forestières. Les espèces présentes pourraient avoir profité de

l'ouverture de la canopée suite aux perturbations qui auraient permis l'accessibilité de la lumière, facteur indispensable à leur régénération et à leur croissance.

Les valeurs des surfaces terrières de ces espèces caractéristiques des zones forestières perturbées (*P. elata* avec 6,9 m².ha⁻¹; *P. macrocarpus* avec 3,7 m².ha⁻¹; *R. heudelotii* avec 1,8 m².ha⁻¹; *U. guineensis* avec 3,0 m².ha⁻¹, etc.), observées à travers la composition floristique des types de peuplements de la réserve forestière de Yoko, pourraient être interprétées comme un indicateur du taux de renouvellement de l'écosystème par ces espèces ainsi que de l'intensité et de la durée des perturbations qui auraient occasionné leur régénération.

La famille des Fabaceae est la plus diversifiée en espèces et en genres, et la plus dominante dans tous les types forestiers. Les valeurs de l'indice de Sørensen montrent qu'il existe une similarité floristique entre le peuplement à *P. elata*, la forêt à *G. dewevrei*, la forêt à Marantaceae et la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*, quoique des particularités spécifiques existent inmanquablement. Cette similarité est confirmée par les résultats de l'ANOVA et peut se justifier par la tendance des espèces à se regrouper dans les parcelles étudiées et par le nombre important d'espèces communes entre les types forestiers.

Bibliographie

- Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Végétatio*, **87**, 151-173.
- 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, France.
- Bourland N., 2013. *Dynamique d'une espèce ligneuse héliophile longévive dans un monde changeant : le cas de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) au sud-est du Cameroun*. Thèse de doctorat : Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique.
- Boyemba F.B., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Chapman C.A., 1997. Spatial and temporal variability in the structure of a tropical forest. *Afr. J. Ecol.*, **35**, 287-302.
- Cordonnier T., 2004. *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de doctorat : Université Paris XI, France.
- Florence J., 1981. *Chablis et sylvoigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- Fongnzossé F.E. et al., 2008. Les peuplements d'arbres du sanctuaire à gorilles de Mengamé au sud Cameroun. *Trop. Conserv. Sci.*, **1**(3), 204-221.
- Fournier A., Yoni M. & Zombre P., 2002. Les jachères à *Andropogon gayanus* en savane soudanienne dans l'ouest du Burkina Faso : flore, structure, déterminants et fonction dans l'écosystème. *Études Flor. Vég. Burkina Faso*, **5**, 3-32.
- Gérard Ph., 1960. Étude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région de l'Uele. *Publ. INEAC, Série Scient.*, **87**, 159 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, Belgique.
- Hammer O., Harper D.A.T. & Ryan P.D., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.*, **4**(1), 1-9.
- Kumba L.S., 2015. *Écologie spatiale des espèces arborescentes de la réserve forestière de Yoko : structure spatiale et mise en évidence des facteurs écologiques responsables*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC, Série Sc.*, **63**, 89 p.
- Lingfofo D.R., 2012. *Études floristique et structurale des peuplements à Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen et à Julbernardia seretii (De Wild.) Troupin dans la forêt de plaine de Uma/RDC*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Lisingo wa Lisingo J., 2009. *Typologie des forêts denses des environs de Kisangani par une méthode d'analyse phytosociologique multistratée*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Lomba B.L., 2007. *Contribution à l'étude de la phytodiversité de la réserve forestière de Yoko (Ubundu, République démocratique du Congo)*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Maley J., 1996. Le cadre paléoenvironnemental des refuges forestiers africains : quelques données et hypothèses. In: van der Maesen L.J.G., van der Burgt X.M. & van Medenbach de Rooy J.-M. (eds). *The biodiversity of African plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Mosango M. & Lejoly J., 1990. La forêt dense à *Piptadeniastrum africanum* et *Celtis mildbraedii* des environs de Kisangani (Zaïre). *12^e Congrès AETFAT. Mitt. Inst. Allg. Bot., Hamburg*, **23b**, 853-870.
- Nivet C., Bonhême I. & Peyron J.L., 2012. *Les indicateurs de biodiversité forestière. Synthèse des réflexions issues du programme de recherche « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques »*. Paris : Gip Ecofor-MEDDE.
- Nshimba S.M., 2008. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, RDC*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Oldeman A.A., 1990. *Forests: elements of silvology*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
- Pascal J.P., 2003. Notions sur les structures et dynamique des forêts tropicales humides. *Rev. For. LV*, Numéro spécial, 118-130.
- Pascal J.P. & Pélissier R., 1996. Structure and floristic composition of a tropical evergreen forest in south-west India. *J. Trop. Ecol.*, **12**, 191-214.
- Puig H., 2001. *Forêt tropicale humide*. Paris : Édition Belin.
- Richards P.W., 1996. *The tropical rain forest*. 2nd Edition. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- 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.
- Talon B., Carcaillet C. & Thion M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quat.*, **52**(2), 195-208.
- Toko M.I., Toko I.I., Gbègbo C.M. & Sinsin B., 2013. Structure et composition floristiques des forêts denses sèches de la région des monts Kouffé au Bénin. *Bioscience*, **64**, 4 787-4 796.
- Tshibamba M.J., 2010. *L'antracomasse dans le sol des forêts denses, cas des Réserves forestières de Masako, Yoko, Yangambi et forêts de Kole, Province Orientale, R.D. Congo*. DES : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.

- Tshibamba M.J., 2015. *Approche pédoanthracologique pour l'étude de l'origine des peuplements à Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen dans la Réserve Forestière de Yoko/RDC*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Tshibamba M.J. et al., 2013. L'approche pédoanthracologique pour la mise en évidence d'indices de perturbation ; cas des forêts de la région de Kisangani. *Ann. Fac. Sci.*, **15**, 96-111.
- Vande Weghe J.P., 2004. *Forêts d'Afrique centrale. La nature et l'homme*. Tielt, Belgique : Lannoo.
- White L.J.T., 1992. *Vegetation history and logging disturbance: effects on rain forest mammals in the Lope Reserve, Gabon*. Ph.D. thesis: University of Edinburgh, Scotland.
- White P.S. & Jentsch A., 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystems dynamics. *Prog. Bot.*, **62**, 399-349.

Chapitre 7

Perspectives de reconstitution historique de la flore de la réserve forestière de Yoko à travers l'analyse de l'anthracomasse de ses sols

John TSHIBAMBA MUKENDI, Wannes HUBAU, Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU, Honorine NTAHOBAVUKA, Faustin BOYEMBA BOSELA, Hans BEECKMAN & Charles DE CANNIÈRE

Bien qu'encore peu nombreuses pour la forêt tropicale dense humide de l'Afrique centrale, les recherches d'indices de perturbation forestière fournissent de précieuses informations sur la dynamique forestière et l'utilisation passée des écosystèmes forestiers. Par conséquent, l'objectif principal de ce chapitre est une première évaluation pédoanthracologique des différents types de forêts en Afrique centrale, en se concentrant sur la présence des charbons de bois anciens en termes d'anthracomasse. Des puits anthracologiques ont été creusés dans chaque zone des forêts inventoriées (huit zones, quatre types forestiers). Les résultats montrent que le sol de la réserve forestière de Yoko est riche en charbons de bois puisque 39 des 40 profils sondés contiennent des charbons, dans lesquels 51,5 % des couches en contiennent, principalement entre 0 et 50 cm de profondeur. L'anthracomasse totale récoltée dans la réserve est de 3 358 g, avec une anthracomasse spécifique moyenne par couche de 60,9 mg.kg⁻¹. Parmi les quatre types de forêts inventoriées, la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard pourrait avoir été plus perturbée, car l'anthracomasse totale récoltée y est de 1 167 g. Viendraient ensuite le peuplement à *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (1 069 g) et la forêt à Marantaceae (711 g). La forêt mixte semi-décidue à *Scorodophloeus zenkeri* Harms serait celle qui a subi le moins de perturbations (409 g). Par ailleurs, le peuplement à *P. elata* enregistre l'anthracomasse spécifique par niveau la plus élevée (3 120,9 mg.kg⁻¹), suivie de la forêt à Marantaceae (1 554,0 mg.kg⁻¹), de la forêt à *G. dewevrei* (1 324,7 mg.kg⁻¹) et de la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* (979,4 mg.kg⁻¹). Ces résultats suggèrent que ces différents types de forêts n'ont pas nécessairement la même histoire de perturbations. Les traces de feux anciens remontent jusqu'aux deux derniers millénaires, et leur chronologie se répartit en trois périodes : une période récente (25 à 430 cal yr BP), une période intermédiaire (680 à 1 195 cal yr BP) et une période plus ancienne (1 235 à 2 300 cal yr BP). En outre, des tessons de poteries ont été collectés dans plusieurs fosses. L'ensemble de ces indices montrent à suffisance que la réserve forestière de Yoko a subi des perturbations au cours de ces deux derniers millénaires, et plus intensives pendant les derniers 500 ans. Ce sont ces perturbations qui ont vraisemblablement conduit à l'installation de la flore actuelle. La présence de poteries suggère que quelques feux pourraient avoir une origine anthropique.

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J. Tshibamba Mukendi (2015).

Perspectives on the historic reconstruction of the flora of the forest Reserve of Yoko through an analysis of the anthracomass of its soils

The use of paleobotanical proxies for reconstructing past forest perturbations and forest use has proven worthwhile in temperate and arid regions. However, it has barely been applied in tropical contexts such as Central Africa. Therefore, the main goal of this chapter is a first pedoanthracological assessment of different forest types in Central Africa, focusing on the presence of ancient charcoal fragments in terms of anthracomass. We excavated pedoanthracological profiles in each of the inventoried forest blocks (eight areas, four forest types). Results show that soils under the forest Reserve of Yoko are incredibly rich in charcoal as 39 out of 40 excavated test pits contained charcoal. In these pits, 51.5% of the 10 cm-layers contained charcoal. These charcoal-rich layers are mainly located in the top 50 cm. All the 40 test pits together yielded a total anthracomass of 3,358 g, with an average specific anthracomass of 60.9 mg.kg⁻¹. Amongst the four inventoried forest types in the Yoko Reserve, monodominant stands of *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard yielded most anthracomass (1,167 g), followed by *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen stands (1,069 g) and Maranthaceae forests (711 g). Mixed semi-deciduous old-growth forest dominated by *Scorodophloeus zenkeri* Harms yielded the smallest total amount of charcoal (409 g). Furthermore, *P.elata* stands show the highest specific anthracomass per layer (3,121 mg.kg⁻¹), followed by the Maranthaceae forest (1,554 mg.kg⁻¹), and finally by the old-growth forests characterized by *G. dewevrei* (1,325 mg.kg⁻¹) or *S. zenkeri* (979 mg.kg⁻¹). These results suggest that different forest types did not necessarily undergo the same perturbation history. Radiocarbon dating results show that fires were particularly abundant during the last two millennia. Fire events were grouped in three chronological phases: a first (recent) phase between 25 and 430 calyr BP, a second (intermediate) phase between 680 and 1,195 calyr BP and a third (ancient) phase between 1,235 and 2,300 calyr BP. Furthermore, pottery fragments were collected in several profiles. Anthracomass and radiocarbon dating results show that the forest Reserve of Yoko probably underwent anthropogenic perturbations during the last two millennia, and more intensely during the last 500 years. These perturbations were probably at the origin of present-day forest composition. Pottery presence in some of the profiles also suggest that some fire events had an anthropogenic origin.

1. Introduction

Les perturbations que subissent les écosystèmes forestiers tropicaux sont les conséquences d'événements naturels ou d'activités humaines (Florence, 1981 ; Cordonnier 2004). Les paysages forestiers actuels ont été façonnés par d'importantes perturbations passées et en grande partie d'origine anthropique (Pons & Thinon, 1987 ; Brncic et al., 2009).

Les activités humaines et les événements naturels au sein des massifs forestiers sont mis en évidence par divers indices paléoenvironnementaux (Talon et al., 2005 ; Touflan & Talon, 2008), constitués notamment de charbons de bois, de tessons de poteries, de pierres taillées, de vestiges de forges, etc. Ces vestiges sont bien retrouvés dans les sols des zones forestières qui jusqu'à pratiquement aujourd'hui étaient supposées totalement exemptes de traces humaines (Talon 1997 ; Brncic et al., 2006). Bien qu'encore peu nombreuses pour l'Afrique centrale, les études de ces indices paléoenvironnementaux fournissent actuellement des informations inédites sur la dynamique forestière et l'utilisation passée des écosystèmes forestiers (Puig, 2001) et permettent de retracer la chronologie de la distribution des espèces végétales dans

la région (Schwartz, 1992). Il apparaît de plus en plus clairement que les pratiques humaines en forêt ne doivent pas être sous-estimées, car la présence de l'homme est attestée de longue date par de nombreux vestiges archéologiques, y compris au cœur des grands massifs forestiers comme l'Amazonie ou le bassin du Congo (Hébert, 2001). Comme l'ont montré plusieurs auteurs, ce sont les travaux agricoles qui sont souvent concernés, en l'occurrence l'agriculture itinérante sur brûlis, la récolte du miel par fumage, les feux incontrôlés, le feu pastoral, etc. Les travaux forestiers sont également impliqués, avec le brûlage des rémanents après coupe. Puig (2001) et Brncic et al. (2009) signalent également la carbonisation, la chasse en battue, la construction de campements, les feux de jardin et de cuisson à proximité des logements.

Selon Scott (2000), les activités humaines laissent dans le sol forestier de grandes quantités de charbons de bois. Elles représentent globalement l'essentiel des origines de feux en forêt. L'utilisation du feu dans l'espace forestier génère du charbon de bois qui est progressivement enfoui dans le sol et qui, en définitive, constitue une banque de données utiles aux anthracologues pour le suivi des changements de la végétation (Clark et al., 1989). Tshibamba et al. (2013) estiment que les charbons de bois présents dans les sols forestiers constituent un indice irréfutable des perturbations forestières passées, qu'elles soient d'origine naturelle ou anthropique. Les charbons de bois doivent donc être considérés comme de véritables marqueurs écologiques, des témoignages paléoécologiques indispensables pour l'étude de la dynamique de la végétation forestière (Ehrlich, 1996; Norton, 1996; Talon et al., 1998). Dans le même ordre d'idées, Hubau et al. (2013) soulignent l'intérêt de l'exploration des charbons de bois dans les sols forestiers, car ils représentent une archive naturelle des feux anciens et donc de l'histoire de la végétation. Thinson (1978; 1992) et Talon et al. (1998) ont montré que l'analyse des charbons de bois extraits des sols forestiers (anthracologie) permet d'envisager la reconstitution de la dynamique de la végétation passée. Elle permet aussi d'apporter de précieux renseignements sur les variations locales de la végétation ligneuse au cours du temps (Carcaillet & Thinson, 1996; Talon, 1997). Pour la période de l'Holocène, l'analyse des perturbations générées par les activités anthropiques ou naturelles est essentielle pour comprendre les processus écologiques qui ont contribué à la dynamique de la végétation (Talon et al., 1998; Thinson & Talon, 1998). La réserve forestière de Yoko est caractérisée par une mosaïque de peuplements ou de types forestiers caractéristiques de différents stades de succession. Dans ce paysage hétérogène coexistent ainsi des peuplements à *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, une espèce héliophile considérée comme indicatrice des zones forestières perturbées (Boyemba, 2011) et des forêts à Marantaceae, une formation végétale de stade intermédiaire entre la forêt pionnière et la forêt mature (White, 1992).

Le présent chapitre cherche à vérifier si des indices de perturbations forestières passées survenues dans la réserve forestière de Yoko devraient être présents dans les sols de cette réserve. De même, leur quantification couplée à une datation pourrait révéler une chronologie des perturbations forestières qui auraient conduit à l'installation des formations végétales actuelles. L'objectif de la présente étude est donc de rechercher des indices pédoanthracologiques susceptibles de mettre en évidence les perturbations forestières survenues et d'établir leur chronologie dans la réserve forestière de Yoko.

Plus globalement, ce travail s'inscrit dans l'étude de la dynamique de la végétation ligneuse de la forêt dense humide d'Afrique centrale.

2. Matériel et méthodes

2.1. Collecte des données

Les données ont été collectées dans quatre types forestiers dominants de la forêt tropicale humide de Yoko en République démocratique du Congo. Les caractéristiques écologiques des sites d'étude sont décrites dans Tshibamba (2015). Au total, 40 fosses pédoanthracologiques ont été creusées par couche de 10 cm d'épaisseur et analysées. Tshibamba (2015) donne les détails des différentes démarches à propos de la collecte des données.

2.2. Analyses des données pédoanthracologiques

En ce qui concerne l'anthracomasse, les détails des différentes étapes d'analyse des données pédoanthracologiques qui nous ont permis d'obtenir les résultats d'anthracomasse spécifique présentés dans le présent chapitre sont donnés dans Tshibamba (2015). Pour la collecte d'artefacts, de même que pour les charbons de bois, les tessons de poterie collectés dans une couche donnée de sol sont comptés et mesurés. Ils sont subdivisés en deux classes (≥ 2 cm et < 2 cm). Le protocole pour le choix des fragments de charbons de bois sélectionnés pour l'analyse au radiocarbone, de la méthode de datation et de calibrage des dates ^{14}C de l'année BP (*Before Present* = année avant le présent) en année calibrée à 95 % d'intervalle de confiance (2σ calyr BP), est également repris dans Tshibamba (2015).

3. Résultats

3.1. Anthracomasse spécifique et anthracomasse spécifique par profil

Au total, 206 couches de sol contiennent du charbon de bois, ce qui représente 51,5% des couches de sol sondées, avec une moyenne de 5,1 couches par fosse. Contiennent ainsi du charbon de bois, 48 couches dans le peuplement de *P. elata*, 61 couches dans la forêt à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, 45 couches dans la forêt à Marantaceae et 52 couches dans la forêt mixte semi-décidue à *Scorodophloeus zenkeri* Harms. L'anthracomasse spécifique par profil (ASP) totale est de 3 358 g. L'anthracomasse spécifique par niveau (ASN) varie entre 0,1 et 1 554,0 mg.kg⁻¹, avec une moyenne de 60,9 mg.kg⁻¹. Les figures 1, 2, 3 et 4 présentent les ASP des quatre types forestiers.

Dans le peuplement à *P. elata*, 48% en moyenne des couches de sol contiennent du charbon de bois (Figure 1). L'ASP totale est de 7 919,9 mg.kg⁻¹ avec donc une moyenne de $79,2 \pm 344,0$ mg.kg⁻¹ par couche. L'ASN varie entre 0,1 mg.kg⁻¹ et 3 120,9 mg.kg⁻¹, illustrée par les barres horizontales.

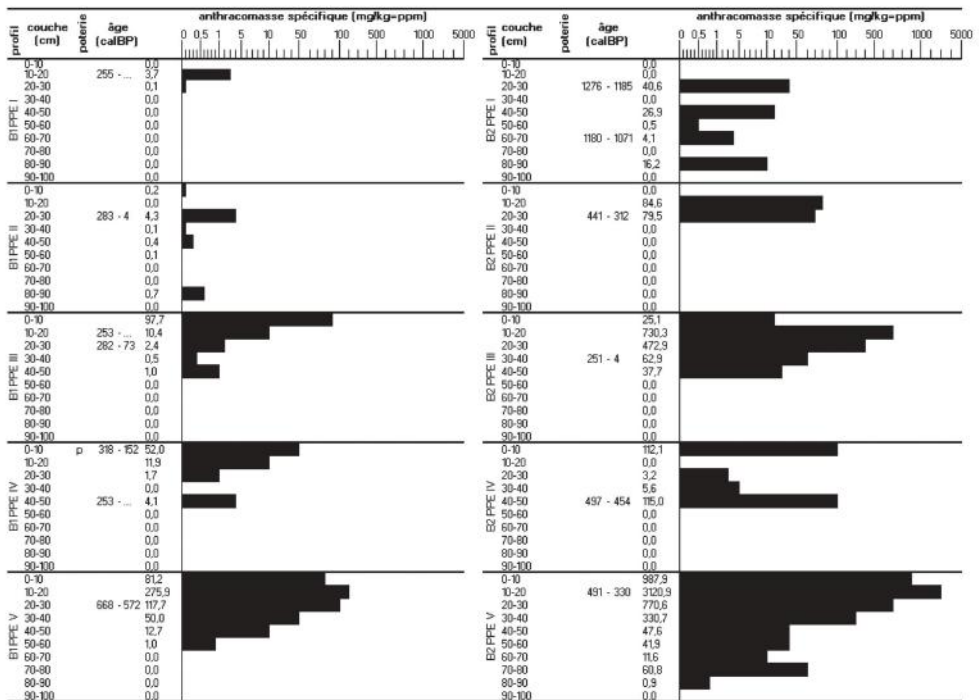


Figure 1. Anthracomasse spécifique par profil (mg.kg^{-1}) du peuplement à *P. elata*, réserve forestière de Yoko.

Dans la forêt à *G. dewevrei*, 61% des couches de sol contiennent du charbon de bois (Figure 2). L'ASP totale est de $8\,205,8 \text{ mg.kg}^{-1}$ correspondant à une moyenne de $82,1 \pm 244,9 \text{ mg.kg}^{-1}$ par couche. L'ASN varie entre $0,4 \text{ mg.kg}^{-1}$ et $1\,324,7 \text{ mg.kg}^{-1}$, illustrée par les barres horizontales. Dans la forêt à Marantaceae, 45% des couches de sol contiennent du charbon de bois (Figure 3). L'ASP totale est de $5\,243,4 \text{ mg.kg}^{-1}$, soit une moyenne de $52,4 \pm 234,4 \text{ mg.kg}^{-1}$ par couche. L'ASN varie entre $0,5 \text{ mg.kg}^{-1}$ et $1\,554,0 \text{ mg.kg}^{-1}$, illustrée par les barres horizontales. Dans la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri*, 52% des couches de sol contiennent du charbon de bois (Figure 4). L'ASP totale est de $2\,982,8 \text{ mg.kg}^{-1}$, soit une moyenne de $29,82 \pm 114,1 \text{ mg.kg}^{-1}$ par niveau. L'ASN varie entre $0,4$ et $979,4 \text{ mg.kg}^{-1}$, illustrée par les barres horizontales. La présence de charbons de bois à différentes profondeurs dans les sols de la réserve forestière de Yoko et les valeurs d'ASN, d'ASP et d'ASP totale enregistrées sont autant d'indices traduisant l'existence de perturbations passées.

3.2. Artefacts

Lors du creusement des fosses, 10 tessons de poterie de taille supérieure à 2 cm ont été trouvés parmi les charbons de bois (Figure 5) et à des niveaux différents de profondeur (Figures 1, 2, 3 et 4), soit 1 dans le peuplement à *P. elata* dans la fosse IV à 0-10 cm, 1 dans la forêt à *G. dewevrei* dans la fosse V à 20-30 cm, 3 dans la forêt à Marantaceae dans la fosse II à 20-30 cm et dans la fosse III à 40-50 cm, et 5 dans

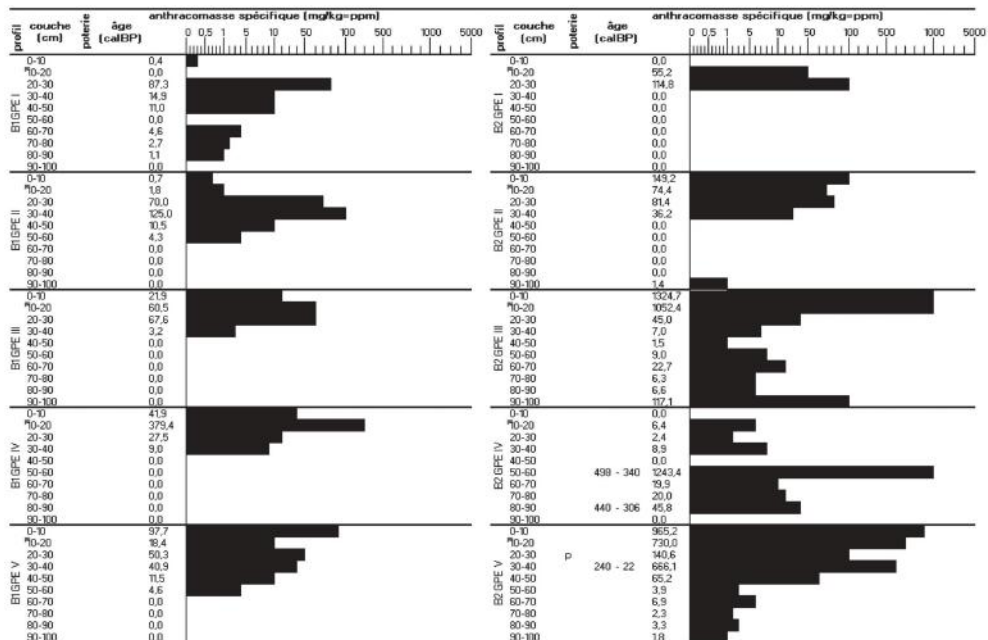


Figure 2. Anthracomasse spécifique par profil (mg.kg^{-1}) de la forêt à *G. dewevrei*, réserve forestière de Yoko.

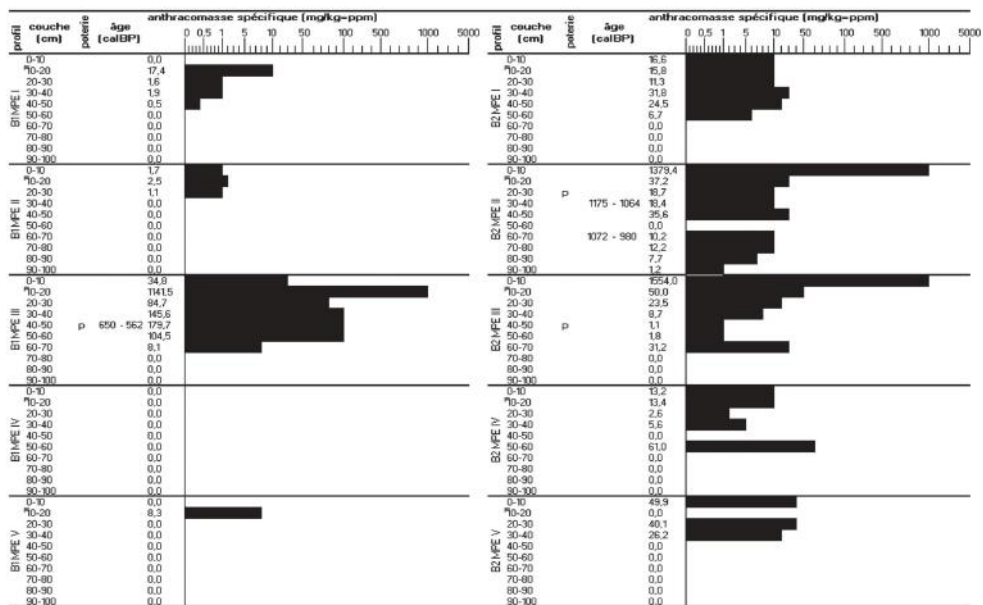


Figure 3. Anthracomasse spécifique par profil (mg.kg^{-1}) de la forêt à Marantaceae, réserve forestière de Yoko.

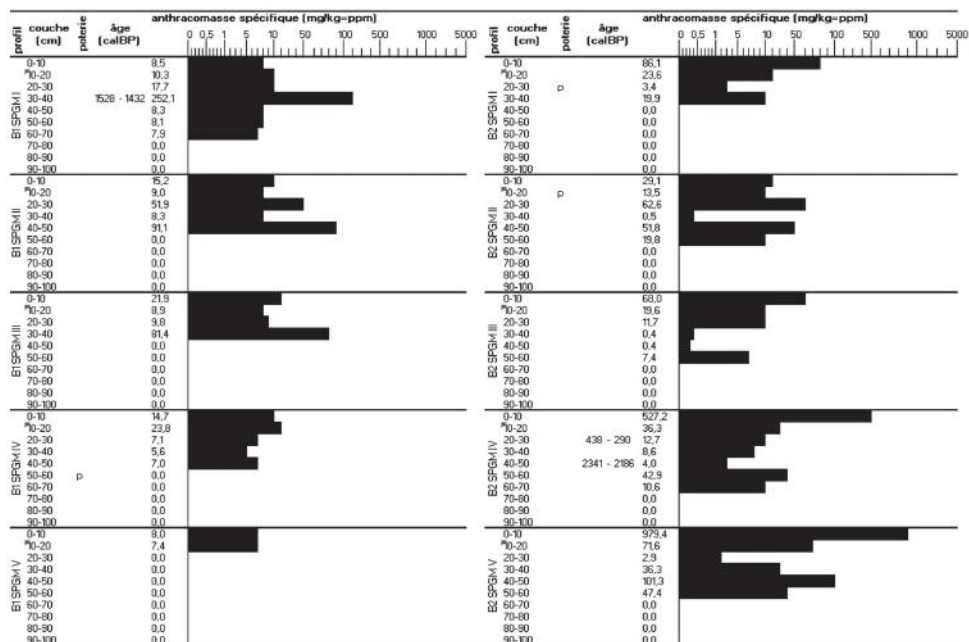


Figure 4. Anthracomasse spécifique par profil (mg.kg^{-1}) de la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri*, réserve forestière de Yoko.

la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* dans la fosse I à 20-30 cm, dans la fosse II à 10-20 cm et dans la fosse IV à 40-50 cm.

Ces objets constituent des témoignages paléoécologiques de l'occupation des forêts de la réserve de Yoko par des populations, ce qui renforcerait l'hypothèse de l'origine anthropique des perturbations, sans exclure toutefois leur origine naturelle.



Figure 5. Tesson de poteries collectés dans les différents types forestiers. (a) Forêt à Marantaceae, fosse III à 40-50 cm de profondeur; (b) Forêt à *G. dewevrei*, fosse V à 20-30 cm de profondeur; (c) Forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri*, fosse I entre 20-30 cm de profondeur; (d) Peuplement à *P. elata*, fosse IV entre 0-10 cm de profondeur. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

3.3. Analyse radiocarbone

Les résultats de l'analyse radiocarbone des fragments de charbons de bois sont présentés au tableau 1. Un regroupement de ces intervalles de dates en cinq phases peut être effectué pour retracer la chronologie des feux anciens à l'origine des perturbations forestières. La première phase regroupe six intervalles de dates : 0-253 calyr BP, 22-240 calyr BP, 4-251 calyr BP, 0-255 calyr BP, 73-282 calyr BP et 4-283 calyr BP. La deuxième phase regroupe également sept intervalles de dates : 152-318 calyr BP, 290-438 calyr BP, 306-440 calyr BP, 312-441 calyr BP, 330-491 calyr BP, 454-497 calyr BP et 340-498 calyr BP. La troisième phase regroupe les intervalles 562-650 calyr BP et 572-668 calyr BP. La quatrième phase regroupe quatre intervalles de dates : 980-1 072 calyr BP, 1 064-1 175 calyr BP, 1 071-1 180 calyr BP et 1 185-1 276 calyr BP. Enfin, la cinquième phase regroupe les intervalles 1 432-1 528 calyr BP et 2 186-2 341 calyr BP. Cette chronologie fait donc apparaître des perturbations survenues jusqu'il y a plus de deux mille ans.

Tableau 1. Datation radiocarbone des fragments des charbons de bois. B1 : bloc 1; BE : bloc 2; PPE : peuplement à *P. elata*; GPE : forêt à *G. dewevrei*; MPE : forêt à Marantaceae; SPGM : forêt semi-décidue à *S. zenkeri*; n° de la fosse-profondeur-n° de l'échantillon. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Identité de fragment	Code lab.	Âge ¹⁴ C calyrBP	Âge ¹⁴ C à 95% (2σ calyrBP)
B2 GPE V 30-40-3	Poz-54202	115 ± 25	22-240
B2 PPE III 30-40-22	Poz-63716	140 ± 30	4-251
B1 PPE III 10-20-2	Poz-63705	145 ± 30	0-253
B1 PPE IV 40-50-4	Poz-63708	145 ± 35	0-253
B1 PPE I 10-20-2	Poz-63711	150 ± 30	0-255
B1 PPE III 20-30-7	Poz-63706	195 ± 30	73-282
B1 PPE II 20-30-1	Poz-63704	195 ± 35	4-283
B1 PPE IV 0-10-2	Poz-63707	270 ± 40	152-318
B2 SPGMIV 20-30	Poz-63721	305 ± 30	290-438
B2 GPE IV 80-90-1	Poz-54204	330 ± 25	306-440
B2 PPE II 20-30-6	Poz-63715	340 ± 30	312-441
B2 PPE V 10-20-5	Poz-54201	400 ± 30	330-491
B2 PPE IV 40-50-14	Poz-54200	430 ± 25	454-497
B2 GPE IV 50-60-8	Poz-54203	430 ± 30	340-498
B1 MPE III 40-50-3	Poz-63717	680 ± 30	562-650
B1 PPE V 20-30-20	Poz-63710	730 ± 30	572-668
B1 SPGM I 30-40-2	Poz-63720	1 635 ± 30	1 432-1 528
B2 MPE II 60-70-7	Poz-63719	1 195 ± 30	980-1 072
B2 MPE II 30-40-4	Poz-63718	1 235 ± 30	1 064-1 175
B2 PPE I 60-70-2	Poz-63714	1 260 ± 40	1 071-1 180
B2 PPE I 20-30-17	Poz-63712	1 350 ± 30	1 185-1 276
B2 SPGM IV 40-50-1	Poz-63722	2 300 ± 30	2 186-2 341

4. Discussion

4.1. L'antracomasse spécifique, un indice de perturbations forestières

Les charbons de bois sont trouvés à différentes profondeurs dans les sols de la réserve forestière de Yoko. Dans la plupart des cas, ils se situent dans les cinq premières couches des fosses, entre 0 et 50 cm de profondeur. Dans l'ensemble, 51,5% des couches sondées contiennent du charbon de bois, soit 206 couches sur les 400 analysées, avec une ASP totale de 3 358 g et une moyenne de 60,9 mg.kg⁻¹ par couche. Cette valeur d'antracomasse spécifique moyenne (60,9 mg.kg⁻¹) obtenue dans la réserve forestière de Yoko est supérieure à celles obtenues par Tshibamba et al. (2013) en forêts secondaires de la réserve de biosphère de Yangambi (31,5 mg.kg⁻¹) et de la réserve forestière de Masako (19,0 mg.kg⁻¹). Ceci souligne l'ampleur des perturbations forestières qu'aurait subie la végétation ligneuse de la réserve forestière de Yoko.

La forêt à *G. dewevrei* enregistre à la fois les valeurs d'ASP totale et celles d'ASP supérieures aux autres types forestiers, soit 8205,8 mg.kg⁻¹, avec une moyenne de 82,1 mg.kg⁻¹ par couche. De telles valeurs d'anthracomasse spécifique sont l'expression de feux ponctuels importants passés dans les zones forestières occupées par la forêt actuelle à *G. dewevrei*, considérée bien souvent comme une formation forestière mature et stable. En effet, 7 des 10 fosses montrent des quantités de charbons de bois légèrement supérieures à celles du peuplement à *P. elata* (7919,9 mg.kg⁻¹ avec une moyenne de 79,2 mg.kg⁻¹ par couche), mais nettement supérieures à celles de la forêt à Marantaceae (5243,4 mg.kg⁻¹ avec une moyenne de 52,4 mg.kg⁻¹ par couche) et à celles de la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* (2982,8 mg.kg⁻¹ avec une moyenne de 29,8 mg.kg⁻¹ par couche). Ceci pourrait expliquer l'ampleur des perturbations forestières d'origine anthropique entre les types forestiers évoluant dans le même écosystème forestier.

Par comparaison avec les données de la littérature (Talon, 1997 ; Carcaillet, 2001), de telles valeurs d'anthracomasse spécifique sont l'expression de la richesse des sols de la réserve de Yoko en charbons de bois. L'accumulation plus marquée entre 0 et 50 cm de profondeur peut être mise en relation avec les datations ¹⁴C situées entre 0 et 500 calyr BP, ce qui traduirait une phase récente de perturbations forestières. Ces résultats corroborent ceux de Vleminckx et al. (2014) qui ont mis en évidence des quantités abondantes de charbons de bois entre 20 et 60 cm de profondeur dans des sols forestiers du Cameroun, avec une proportion variant de 73 à 94 % entre 0 et 20 cm de profondeur. Gruslin (2009) a également observé des nombres élevés de fragments de charbons de bois entre 0 et 50 cm de profondeur dans les forêts du nord de la République démocratique du Congo. De même, Hubau et al. (2013 ; 2014) ont trouvé des accumulations de charbons de bois entre 0 et 60 cm de profondeur avec une ASP de 543,1 mg.kg⁻¹ à Kisala Singa dans la forêt de Mayombe en République démocratique du Congo.

En ce qui concerne la réserve forestière de Yoko, il est donc permis de penser que la présence de telles quantités de charbons de bois serait la conséquence des activités humaines touchant plus particulièrement la strate arborée.

4.2. Les artefacts, des vestiges de l'occupation humaine de l'espace forestier

Dix tessons de poteries ont été collectés à différentes profondeurs dans le sol des quatre types forestiers. Leur présence constitue une preuve de l'occupation humaine dans la réserve de Yoko et renforce l'hypothèse des perturbations passées d'origine anthropique. Notons que Waterbolk (1971) a pu montrer que lorsqu'elles sont présentes dans un sol forestier, les poteries se retrouvent dans 85 % des cas mélangées avec des charbons de bois et/ou des noix de palme. Elles ont donc de fortes probabilités de dater de la même époque que le charbon de bois. Des études récentes attestent également de la présence de tessons de poteries dans les sols forestiers de la région de Kisangani (Tshibamba et al., 2013), de la forêt de Mayombe (Hubau, 2013) et de la forêt du nord du Cameroun (Morin-Rivat et al., 2014).

4.3. La chronologie des feux anciens retrace l'histoire des perturbations forestières

La chronologie des feux anciens obtenue par l'analyse radiocarbone des fragments de charbons de bois est présentée à la figure 6.

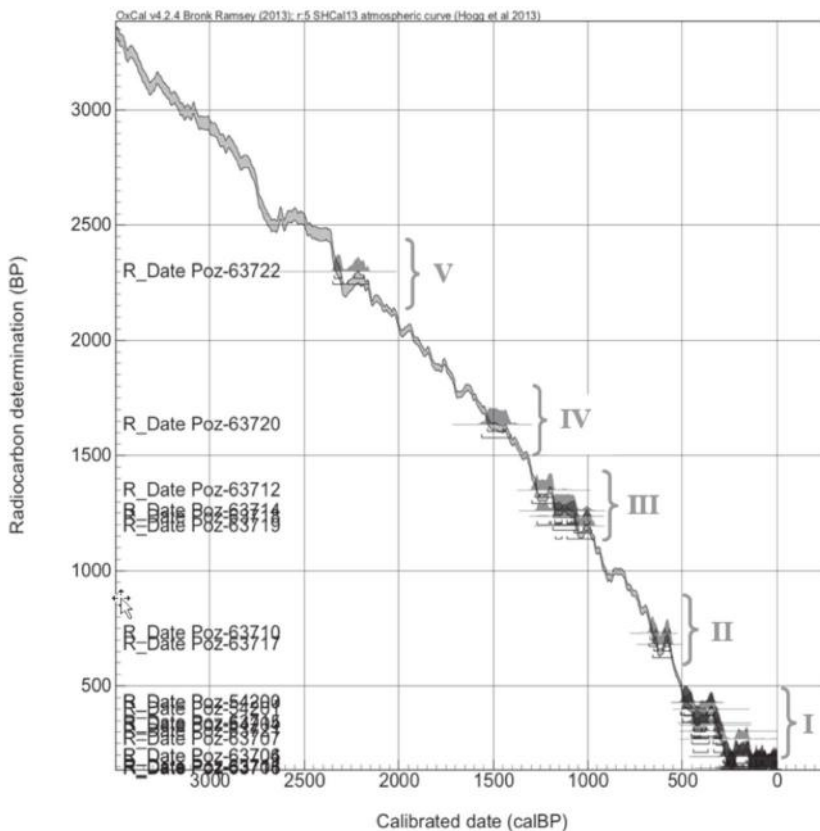


Figure 6. Chronologie des phases des feux anciens ($n=22$ dates); âge récent = phases I et II; âge intermédiaire = phases III et IV; âge ancien = phase V. Le programme OxCal v 4.2.4 a été utilisé pour la calibration de l'âge ^{14}C BP en âge ^{14}C calBP.

Considérant l'intervalle chronologique de 500 cal yr BP, les cinq phases de feu détectées (I, II, III, IV, V) peuvent être regroupées en trois grandes périodes de feux anciens, remontant jusqu'à plus de deux millénaires (2300 ± 30 cal yr BP). Nous distinguons ainsi l'âge récent avec 14 dates allant de 0 à 498 cal yr BP, l'âge intermédiaire avec 3 dates allant de 562 à 1064 cal yr BP et l'âge ancien avec 5 dates allant de 1071 à 2341 cal yr BP. Par ailleurs, les dates obtenues dans le peuplement à *P. elata* et dans la forêt à *G. dewevrei* sont plus rapprochées (phases I, II, III), sauf quelques rares cas et bien que les charbons de bois datés proviennent de profondeurs différentes. Contrairement à la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* et à la forêt à Marantaceae, il semble que, dans le peuplement à *P. elata* et dans la forêt à *G. dewevrei*, une homogénéisation des profils

ait pu avoir lieu. Cette homogénéisation peut avoir pour cause un remaniement du sol d'origines diverses, telles que des éboulements, des actions humaines et/ou de la pédofaune (Brown & Martel, 1981 ; Talon et al., 2005).

À l'instar des résultats d'autres chercheurs, les phases chronologiques obtenues remontant au-delà des deux derniers millénaires (jusqu'à $2\,300 \pm 30$ cal yr BP) reflèteraient la succession des perturbations qui aurait conduit à l'installation de la flore actuelle. Vleminckx et al. (2014) obtiennent également une chronologie en trois périodes pour une forêt du Cameroun, avec une période récente allant de 80 à 860 cal yr BP, une période ancienne allant de 1 500 à 2 200 cal yr BP et une autre période nettement plus reculée que les autres (9 400 cal yr BP). De même, avec 41 dates, Morin-Rivat et al. (2014) ont établi une chronologie des feux anciens dans une forêt du nord du Cameroun et ont identifié quatre périodes correspondant en grande partie à nos résultats : une période ancienne avec des dates supérieures à 2 300 cal yr BP (4 610 cal yr BP à 12 620 cal yr BP), deux périodes intermédiaires avec des dates respectivement de 2 300 à 1 300 cal yr BP et de 1 300 à 670 cal yr BP, et enfin une quatrième période, la plus récente, avec des dates inférieures à 670 cal yr BP. Il convient aussi de signaler que pour la forêt de Mayumbe en République démocratique du Congo, Hubau (2013) et Hubau et al. (2015) obtiennent une chronologie en trois périodes : la première, dite récente (504 à 607 cal yr BP), coïncide avec les dates de notre âge récent, la deuxième correspondant approximativement à notre âge ancien (1 544 à 2 308 cal yr BP) et, par ailleurs, une troisième période avec des dates supérieures à 4 350 cal yr BP. Ceci serait dû à la richesse du profil en charbon de bois dans les couches profondes du sol et au nombre de fragments datés dans le profil.

Notons enfin que nos résultats se différencient quelque peu de la chronologie en trois périodes établie par Tovar et al. (2014) à l'aide de carottes de sédiments prélevées dans la forêt de plaine du nord-ouest de la République démocratique du Congo. Dans cette étude, la période la plus ancienne va de 1 100 à 500 cal yr BP, la période intermédiaire va de 500 à 300 cal yr BP, et la plus récente, marquée par un pic de charbons de bois, s'étend de 0 à 300 cal yr BP.

5. Conclusions

Le sol de la réserve forestière de Yoko renferme du charbon de bois à différents niveaux de profondeur, ce qui témoigne de l'occurrence de perturbations forestières passées. Les valeurs d'ASP observées soutiennent l'idée de l'origine anthropique de ces perturbations, idée renforcée par la découverte de tessons de poterie parmi les fragments de charbons de bois, et ce, à des profondeurs différentes dans le sol. Même si la composante naturelle de l'origine des perturbations ne peut pas être négligée, les tessons de poterie apportent un solide témoignage paléoécologique de l'occupation humaine dans cet écosystème forestier, considéré souvent, et à tort, comme peu exposé à la présence humaine passée.

L'analyse radiocarbone révèle une chronologie des feux anciens répartis en cinq phases qui sont regroupées en trois âges, et qui remontent au-delà des deux derniers

millénaires (jusqu'à $2\,300 \pm 30$ cal yr BP). Globalement, en allant de la période la plus récente à la plus ancienne, notre analyse met en évidence des feux et donc des perturbations qui se sont produites durant une période très récente, puisqu'elle s'étend de 0 à 498 cal yr BP. Viennent ensuite des perturbations qui ont eu lieu durant une période intermédiaire allant de 562 à 1 072 cal yr BP, et enfin des perturbations plus anciennes qui se sont produites entre 1 064 et 2 341 cal yr BP.

L'ensemble des indices collectés et analysés montrent à suffisance que la forêt tropicale humide de la réserve de Yoko a subi des perturbations, notamment anthropiques, au cours des deux derniers millénaires. Ces perturbations ont refaçonné la végétation et sont donc en grande partie responsables de sa configuration et de sa composition actuelles. Dans ce contexte, l'analyse anatomique des échantillons de charbons de bois offre une opportunité de développer nos connaissances sur la dynamique de la végétation ligneuse dans les forêts denses humides de l'Afrique centrale.

Bibliographie

- Boyemba F.B., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Bronic T.M., Willis K.J., Harris D.J. & Washington R., 2006. Culture or climate? The relative influences of past processes on the composition of the lowland Congo rainforest. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.*, **362**, 229-242.
- Bronic T.M. et al., 2009. Fire and climate change impacts on lowland forest composition in northern Congo during the last 2580 years from palaeoecological analyses of a seasonally flooded swamp. *The Holocene*, **19**(1), 79-89.
- Brown J.L. & Martel Y., 1981. Intérêt des chablis dans l'étude des paléosols. *Géogr. Phys. Quat.*, **35**(1), 87-92.
- Carcaillet C., 2001. Are Holocene wood-charcoal fragments stratified in alpine and subalpine soils? Evidence from the Alps based on AMS ^{14}C dates. *The Holocene*, **11**, 231-241.
- Carcaillet C. & Thimon M., 1996. Pedaanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, **91**, 399-416.
- Clark J.S., Merkt J. & Muller H., 1989. Post-Glacial fire, vegetation, and human history on the northern alpine forelands, south-western Germany. *J. Ecol.*, **77**, 897-925.
- Cordonnier T., 2004. *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de doctorat : Université Paris XI, France.
- Ehrlich P.R., 1996. Conservation in temperate forests: what do we need to know and do? *For. Ecol. Manag.*, **85**, 9-19.
- Florence J., 1981. *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- Gruslin D., 2009. *L'origine des forêts au nord de la République du Congo : une contribution archéo-anthracologique*. Mémoire : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique.
- Hébert A., 2001. *Les forêts tropicales dans la vie des hommes*. Montpellier : CIRAD, 15 p. Salon international de l'agriculture. 38, Paris, France, 18 Février 2001/25 Février 2001.
- Hubau W., 2013. *Exploring charcoal as a natural archive for palaeofire and vegetation history of the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo*. Ph.D. thesis: Ghent University, Belgium.

- Hubau W. et al., 2013. Ancient charcoal as a natural archive for palaeofire regime and vegetation change in the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo. *Quat. Res.*, **80**, 326-340.
- Hubau W. et al., 2014. Archaeological charcoals as archives for firewood preferences and vegetation composition during the late Holocene in the southern Mayumbe, Democratic Republic of the Congo (DRC). *Veget. Hist. Archaeobot.*, **25**, 591-606.
- Hubau W., Van den Bulcke J., Vanacker J. & Beeckman H., 2015. Charcoal-inferred Holocene fire and vegetation history linked to drought periods in the Democratic Republic of Congo. *Glob. Change Biol.*, **21**, 2296-2308.
- Morin-Rivat J. et al., 2014. New evidence of human activities during the Holocene in the lowland forests of the Northern Congo Basin. *Radiocarbon*, **56**(1), 209-220.
- Norton T.W., 1996. Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.*, **85**, 1-7.
- Pons A. & Thinin M., 1987. The role of fire from palaeoecological data. *Ecol. Medit.*, **13**, 1-11.
- Puig H., 2001. *Forêt tropicale humide*. Paris : Édition Belin.
- Schwartz D., 1992. Assèchement climatique vers 3000 BP. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France Orstrom*, **163**(3), 353-361.
- Scott A.C., 2000. The Pre-Quaternary history of fire. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **164**, 281-329.
- Talon B., 1997. *Évolution des zones supraforestières des Alpes sud-occidentales françaises au cours de l'Holocène. Analyse pédoanthracologique*. Thèse de doctorat : Université d'Aix-Marseille III, France.
- Talon B., Carcaillet C. & Thinin M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quat.*, **52**(2), 195-208.
- Talon B., Payette S., Filion L. & Delwaide A., 2005. Reconstruction of the long-term fire history of an oldgrowth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quat. Res.*, **64**, 36-43.
- Thinin M., 1978. La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le néolithique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **287**, série D, 1203-1246.
- Thinin M., 1992. *L'analyse pédo-anthracologique aspect méthodologique et applications*. Thèse de doctorat : Université d'Aix-Marseille III, France.
- Thinin M. & Talon B., 1998. Ampleur de l'anthropisation des étages supérieurs dans les Alpes du sud : Données pédo-anthracologiques. *Écologie*, **29**(1-2), 323-328.
- Touflan P. & Talon B., 2008. Histoire et dynamique d'une forêt subalpine (Alpes du Sud, Queyras) en vue de la reconstitution des paysages du passé. In : Galop D. (dir.). *Paysages et environnement*. Besançon, France : Presses universitaires de Franche-Comté.
- Tovar C. et al., 2014. Influence of 1100 years of burning on the central African rainforest. *Ecography*, **37**, 1139-1148.
- Tshibamba M.J., 2015. *Approche pédoanthracologique pour l'étude de l'origine des peuplements à Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen dans la Réserve Forestière de Yoko/RDC*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Tshibamba M.J. et al., 2013. L'approche pédoanthracologique pour la mise en évidence d'indices de perturbation ; cas des forêts de la région de Kisangani. *Ann. Fac. Sci.*, **15**, 96-111.
- Vleminckx J. et al., 2014. Soil charcoal to assess the impacts of past human disturbances on tropical forests. *PLoS ONE*, **9**(11), 108-121.
- Waterbolk H.T., 1971. Working with radiocarbon dates. *Proc. Prehistory Soc.*, **37**(2), 15-33.
- White L.J.T., 1992. *Vegetation history and logging disturbance: effects on rain forest mammals in the Lopé Reserve, Gabon*. Ph.D. Thesis: University of Edinburgh, Scotland.

Chapitre 8

Analyse pédoanthracologique des peuplements à *Pericopsis elata* dans la réserve forestière de Yoko

John TSHIBAMBA MUKENDI, Wannes HUBAU, Honorine NTAHOBAVUKA,
Faustin BOYEMBA BOSELA, Charles DE CANNIÈRE & Hans BEECKMAN

L'emploi de la pédoanthracologie, fondée sur la quantification, l'identification botanique et la datation ^{14}C des charbons de bois extraits des sols forestiers, permet de contribuer à l'étude de la dynamique successorale de la végétation forestière. Cet article a pour objectif de montrer comment l'emploi de la pédoanthracologie permet de contribuer à l'étude de l'histoire des peuplements d'une des espèces les plus emblématiques de l'Afrique centrale : *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen. Nous révélons, pour la première fois, l'origine des perturbations passées dans les peuplements à *P. elata* dans la réserve forestière de Yoko. Les résultats des datations ^{14}C révèlent un important regroupement des feux plutôt récents, entre 0 et 500 calyr BP, avec une exception de quelques feux plus anciens. Tous ensemble, les feux sous *P. elata* peuvent être regroupés en deux phases chronologiques. Une première phase récente se situe entre 25 et 700 calyr BP, alors qu'il y a une pause entre 430 et 570 calyr BP. Une deuxième phase se situe entre 1 070 et 1 280 calyr BP. En outre, des tessons de poteries ont été collectés dans un des puits fouillés. Les taxons botaniques identifiés dans les assemblages de charbons de bois collectés dans les zones forestières colonisées par les peuplements actuels de *P. elata* sont majoritairement issus de la forêt primaire, avec une prééminence de *Scorodophloeus zenkeri* Harms et de *Gilbertiodendron deuveveri* (De Wild.) J.Léonard. Néanmoins, dans plusieurs puits, une grande partie des types de charbons appartiennent aux espèces des forêts secondaires. En outre, *P. elata* lui-même est, sauf une seule exception, absent des charbons de bois. Ces résultats suggèrent que les peuplements à *P. elata* n'existaient pas avant les perturbations, tandis que les endroits étaient occupés par une forêt plutôt secondaire. La grande surface des peuplements à *P. elata* et la présence des tessons de poteries suggèrent que ce sont probablement les hommes qui ont coupé les forêts secondaires (avec des bois tendres), et que *P. elata* serait un témoin de la pratique de l'agriculture sur brûlis pendant les derniers 500 ans.

Pedoanthracologic analysis of *Pericopsis elata* populations in the forest Reserve of Yoko

Pedoanthracology comprises the quantification, identification and radiocarbon dating of ancient charcoal fragments found in soil layers. Charcoal analysis offers insights in forest composition dynamics. The objective of this chapter is to show how the use of pedoanthracology contributes to our knowledge of the perturbation and regeneration history of one of Central Africa's most emblematic timber species: *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen. We reveal, for the first

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J. Tshibamba Mukendi (2015).

time, insights in the origin and perturbation history of *P. elata* stands in the forest Reserve of Yoko (Democratic Republic of the Congo). Radiocarbon dating results show that fires were particularly abundant during the last 500 years, with an exception of a few older fire events. Altogether, fire events under *P. elata* were grouped in two chronological phases. A first phase spans between 25 and 700 calyr BP, with a gap between 430 and 570 calyr BP. A second phase spans between 1,070 and 1,280 calyr BP. Furthermore, pottery fragments were collected in one of the profiles. Identified charcoal types belonged primarily to species typically occurring in old-growth forests. A remarkably large amount of charcoal fragments in each pit belonged to *Scorodophloeus zenkeri* Harms. Also, *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard was well-represented in some pits. Secondly, in some pits a remarkably large amount of the charcoal types belonged to secondary forest taxa. Finally, charcoal remains of *P. elata* itself were absent from the charcoal record, except in one pit. These results suggest that *P. elata* stands did not exist before the perturbations. The sites were probably occupied by secondary forest stands. The large surface of the *Pericopsis* stands together with the presence of some pottery sherds suggest that it were probably humans who were at the origin of the stands. They could have chosen the sites because they were occupied by secondary forest species with low wood densities (soft to cut). As a conclusion, *P. elata* stands can probably be seen as silent witnesses of past slash-and-burn activities in Central African forests.

1. Introduction

Loin d'avoir toujours formé une masse homogène, stable et peu affectée, et contrairement aux forêts tempérées, on sait aujourd'hui que les forêts tropicales humides ont été soumises à des fluctuations spatio-temporelles de leur configuration et composition (Puig, 2001). La reconstitution de la végétation ligneuse tropicale et de son évolution dans le temps est devenue un véritable défi scientifique.

Les perturbations forestières multiples se sont traduites par l'évolution de la forêt vers une mosaïque de peuplements hétérogènes présents actuellement dans la forêt tropicale africaine (Cordonnier, 2004) qui, en fin de compte, détient peu de véritables forêts primaires à l'exception des zones de refuges (Schwartz et al., 1990). Théoriquement, une forêt primaire est le fruit d'une dynamique naturelle multiséculaire dont l'homme serait exclu (Hébert, 2001). Les traces humaines n'en restent pas moins présentes, la présence de l'homme est attestée de longue date par de nombreux vestiges archéologiques, y compris dans les grands massifs forestiers comme l'Amazonie ou le bassin du Congo (Hébert, 2001 ; Puig, 2001). Les activités humaines sont à l'origine de la défragmentation forestière qui entraîne des processus dominants dans la dynamique paysagère, ce qui modifie durablement la végétation en place (Barima et al., 2010). Concomitamment, les activités humaines sont attestées par les données archéologiques récentes comme ayant joué un rôle non négligeable sur la biodiversité actuelle des forêts tropicales (Puig, 2001).

Plusieurs auteurs ont tenté d'expliquer l'origine climatique de la végétation de l'Afrique centrale (Aubréville, 1962 ; Maley, 1990 ; Maley, 1996), mais pas toujours de façon assez détaillée. En cette matière, les résultats récents des analyses polliniques se sont avérés plus prometteurs (Maley & Brenac, 1998 ; Maley, 2004). Les données palynologiques mettent en évidence le changement de la végétation à l'échelle régionale,

coïncidant avec les premières traces d'occupation et d'exploitation des milieux entre le Néolithique final et l'âge du bronze (3 000-3 500 calyr BP) (Fauquette & Talon, 1995). Cependant, la réponse des assemblages polliniques ne permet pas toujours de retranscrire l'historique des perturbations de faible amplitude ou très localisées et jouant un rôle majeur dans la structuration de la végétation, ni d'expliquer la formation des paysages à l'échelle locale (Carcaillet et al., 1998). Signalons tout de même que la faible précision de l'analyse pollinique de la végétation passée et les divergences de l'échelle de résolution spatio-temporelle sont des défis persistants pour la palynologie (Talon et al., 1998). Toutefois, l'absence de sites humides, favorables à la conservation du pollen, crée des lacunes qu'il s'agit de combler par des études complémentaires (Thinon, 1992).

À cet égard, Thinon (1978) propose le recours aux analyses des charbons de bois retrouvés dans le sol forestier (pédoanthracologie) pour tenter de comprendre la dynamique de la végétation à l'échelle locale et son évolution dans le temps. Pour Touflan & Talon (2008), l'analyse de charbons de bois permet de répondre aux questions relatives à la détermination de la végétation ligneuse passée et au rôle des incendies dans la formation de cette végétation. Carcaillet & Thinon (1996) estiment que les analyses pédoanthracologiques permettent d'apporter de l'information plus précise sur les variations locales de la végétation au cours du temps.

C'est grâce aux analyses quantitatives des anthracomasses, aux identifications botaniques de taxons anciens et à l'analyse radiocarbone (datation au ^{14}C) de charbons de bois extraits des sols forestiers que la pédoanthracologie permet de reconstituer d'une manière précise l'historique de la végétation ligneuse à l'échelle locale (Thinon, 1978; Touflan & Talon, 2008). Les charbons de bois extraits des sols forestiers sont désormais considérés comme des marqueurs écologiques de la dynamique forestière (Touflan & Talon, 2008), des témoignages paléoécologiques (Norton, 1996), des indices importants de l'existence de perturbations forestières passées (Tshibamba et al., 2013), ou encore comme une archive naturelle des paléo-feux et de l'historique de la végétation (Hubau, 2013).

Comme proposé par Thinon (1978), nous estimons que les analyses pédoanthracologiques constituent un moyen pertinent pour l'étude de la dynamique de la végétation et des perturbations qui ont occasionné l'installation des peuplements à *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen dans les formations végétales de la forêt tropicale humide et, en particulier, dans la réserve forestière de Yoko concernée par la présente étude.

L'origine des peuplements à *P. elata* dans la forêt tropicale humide suscite bien des interrogations. Des chercheurs ont déjà analysé les comportements écologiques de l'espèce, mais en énonçant des conclusions pouvant être assez diverses et fragmentaires. Selon Bourland (2013), l'espèce est héliophile longévive. Pour Boyemba (2011), elle est indicatrice des perturbations forestières, tandis que pour Oldeman (1990) et Vande Weghe (2004), elle est pionnière et cicatricielle des zones forestières perturbées. Par ailleurs, le statut de cette espèce dans les différents stades successoraux suscite aussi des questions. Vande Weghe (2004) se demande en effet si elle sera effectivement remplacée par des forêts matures puis climaciques.

Ceci étant, l'appréhension de la dynamique passée d'un système écologique forestier nécessite la connaissance de son régime de perturbations (Florence, 1981), moteur de la dynamique végétale et de la mise en place des peuplements et de la biodiversité (Lévêque & Mounolou, 2001). L'établissement et le développement de la flore actuelle dans la forêt tropicale humide résultent des perturbations anciennes (Puig, 2001).

La présente étude cherche à attester si l'origine des peuplements à *P. elata* présents actuellement dans la réserve forestière de Yoko résulterait des perturbations forestières (naturelles ou anthropiques). Si cette hypothèse est fondée, des indices de ces perturbations devraient être présents dans les sols des peuplements actuels à *P. elata* de cette réserve, et leur identification botanique pourrait révéler les taxons botaniques qui occupaient les mêmes zones. L'analyse radiocarbone pourrait également révéler la chronologie des phases de ces perturbations qui sont à l'origine de l'installation des peuplements actuels à *P. elata* et des formations végétales accompagnatrices.

L'objectif de la présente étude est donc de mettre en évidence les perturbations forestières survenues dans la réserve forestière de Yoko, qui seraient à l'origine de peuplements à *P. elata*, d'établir une chronologie de ces perturbations et d'identifier les taxons botaniques qui occupaient les zones forestières colonisées actuellement par les peuplements à *P. elata*. Pour ce faire, nous avons voulu remonter le temps au millénaire, à la recherche des perturbations qui ont affecté cette forêt, et surtout, tenté de reconstituer la composition de la végétation forestière à cette lointaine époque.

2. Matériel et méthodes

2.1. Milieu d'étude

Les données ont été collectées dans les peuplements à *P. elata* de la réserve forestière de Yoko (Figure 1). Les caractéristiques écologiques des sites d'étude sont décrites dans Tshibamba (2015).

2.2. Collecte des données pédoanthracologiques

Les données pédoanthracologiques ont été collectées selon le protocole proposé par Thinon (1992), enrichi par Hubau et al. (2012) et adapté par Tshibamba (2015). Dans l'ensemble, 10 fosses ont été creusées, par couche de 10 cm d'épaisseur, sur une profondeur de sol de 1 m et sur une section de 1 m², selon la méthodologie établie par Delneuf et al. (1998), à raison de 5 fosses (profils) pour chaque peuplement de *P. elata*. Au total, 100 couches de sol ont été analysées, soit 10 couches par fosse. Tshibamba (2015) donne les détails sur l'emplacement, la description et le schéma des fosses pédoanthracologiques dans les zones d'étude.

2.3. Identification botanique des charbons de bois

Après la préparation des coupes anatomiques dans les trois plans d'observation (transversal, tangentiel et radial) des charbons de bois, la caractérisation anatomique est faite sur la base des critères IAWA (1989). Le regroupement en types anthracologiques

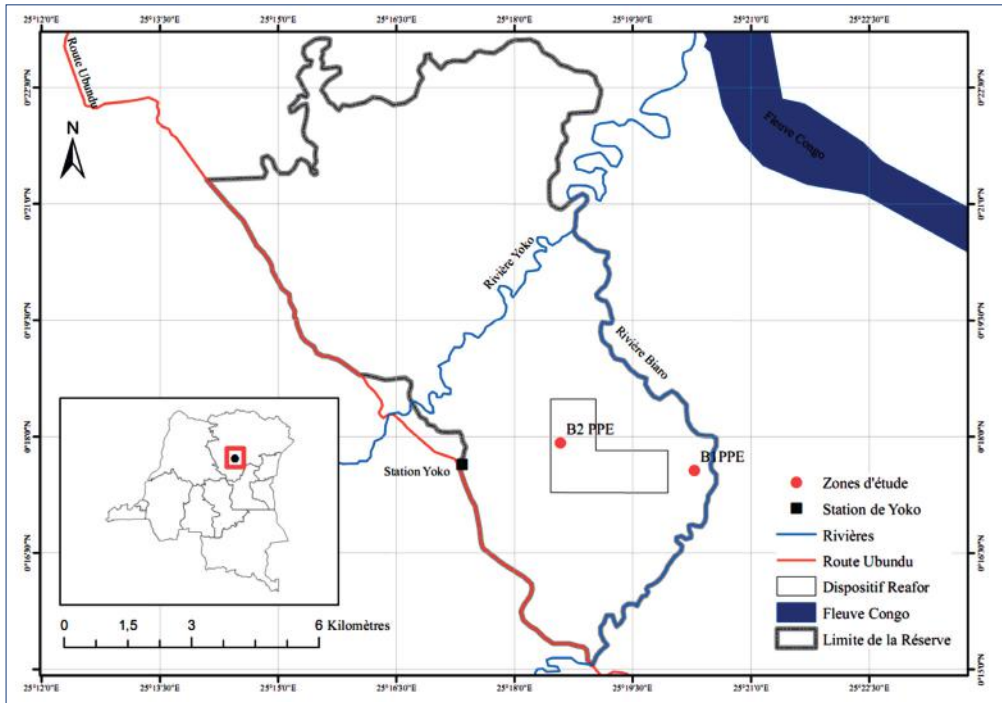


Figure 1. Localisation des peuplements à *P. elata* dans la réserve forestière de Yoko. B1 = bloc 1 ; B2 = bloc 2 ; PPE = peuplement à *P. elata*.

est fait en fonction de leur ressemblance anatomique, et l'identification botanique des taxons est réalisée à partir de données consignées dans la base de données Insidewood «insidewood.lib.ncsu.edu» et également à l'aide du protocole d'identification de Hubau et al. (2012). La comparaison anatomique des taxons botaniques identifiés est réalisée au xylarium du M.R.A.C. (Belgique). La présence de taxons dans la zone d'étude et l'appréciation écologique de ces taxons (forme, tempérament et type de forêts de préférence) est faite sur base des données de la littérature (Doucet, 2003 ; Nshimba, 2008 ; Lejoly et al., 2010 ; Meunier et al., 2015) et de la base de données des plantes d'Afrique «<http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php?langue=fr>».

2.4. Analyse radiocarbone des charbons de bois (datation ^{14}C)

Les critères de choix de fragments de charbons de bois à analyser au radiocarbone ($n = 13$) et la méthode d'analyse radiocarbone utilisés dans cet article sont décrits dans Tshibamba (2015). Signalons que le coût unitaire important de la datation au ^{14}C a constitué un motif de limitation du nombre des fragments de charbons de bois analysés au radiocarbone ($n = 13$) dans cet article. Le calibrage des dates ^{14}C de l'année BP, considérée moins précise que l'année calibrée (cal yr BP, avec 68% d'intervalle de confiance) qui offre la précision probable de l'année réelle, est réalisé à l'aide du programme OxCal v4.2.4 SH (Hogg et al., 2013).

3. Résultats

La figure 2 présente les cinq profils pédoanthracologiques sous le premier bloc de peuplement actuel de *P. elata*.

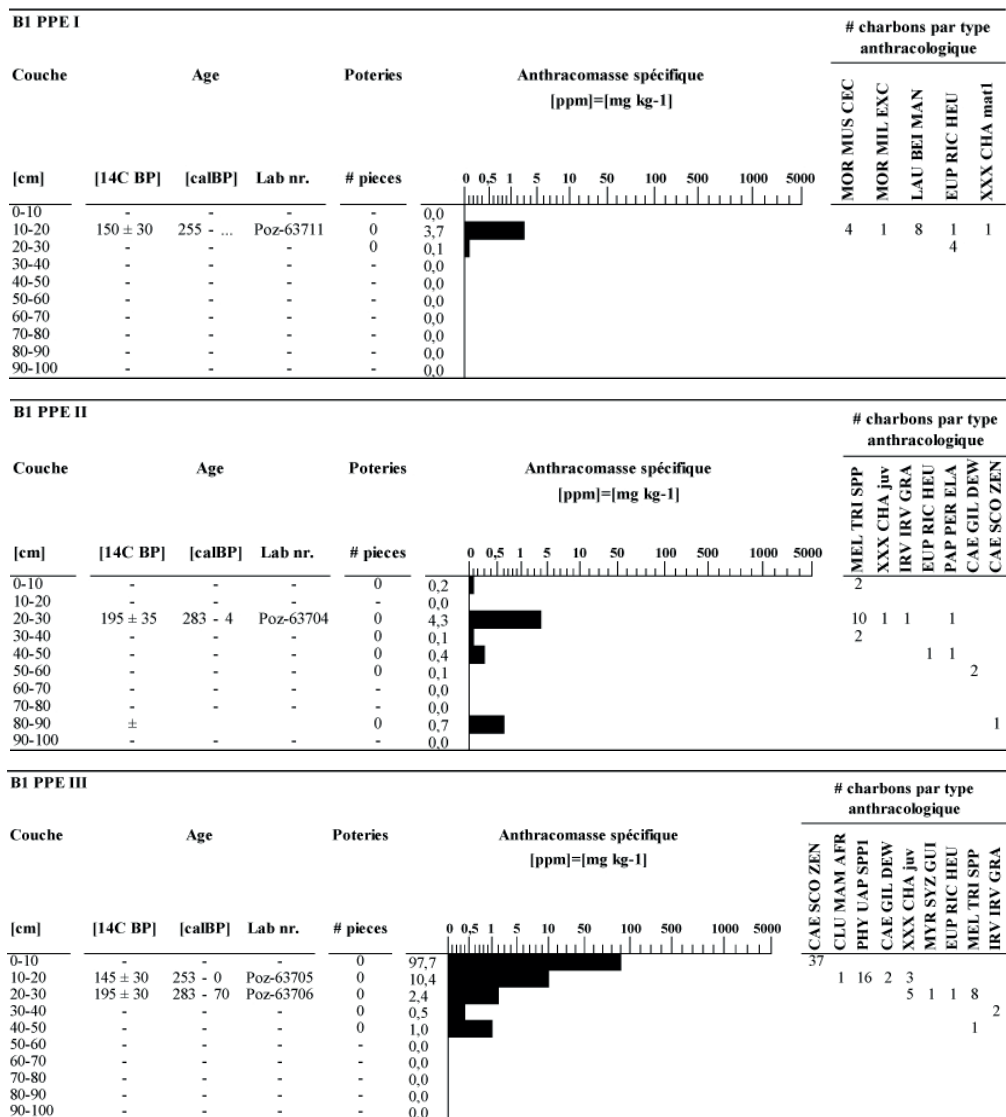


Figure 2. Profils pédoanthracologiques sous le premier bloc de peuplement actuel de *P. elata* (réserve forestière de Yoko). PPE : peuplement à *P. elata*, B1 : bloc 1; #: nombre. L'anthracomasse spécifique (mg.kg⁻¹) est indiquée par les chiffres et les barres noires; l'analyse radiocarbone est indiquée par les chiffres (668-572 en âge calyr BP pour le profil B1 PPE V), illustration de feux anciens; l'identification botanique est indiquée par les types anthracologiques (taxons anciens identifiés dans les assemblages de charbons de bois). La signification de tous les types anthracologiques identifiés est donnée au tableau 1.

La figure 3 présente les cinq profils pédoanthracologiques sous le second bloc de peuplement actuel de *P. elata*.

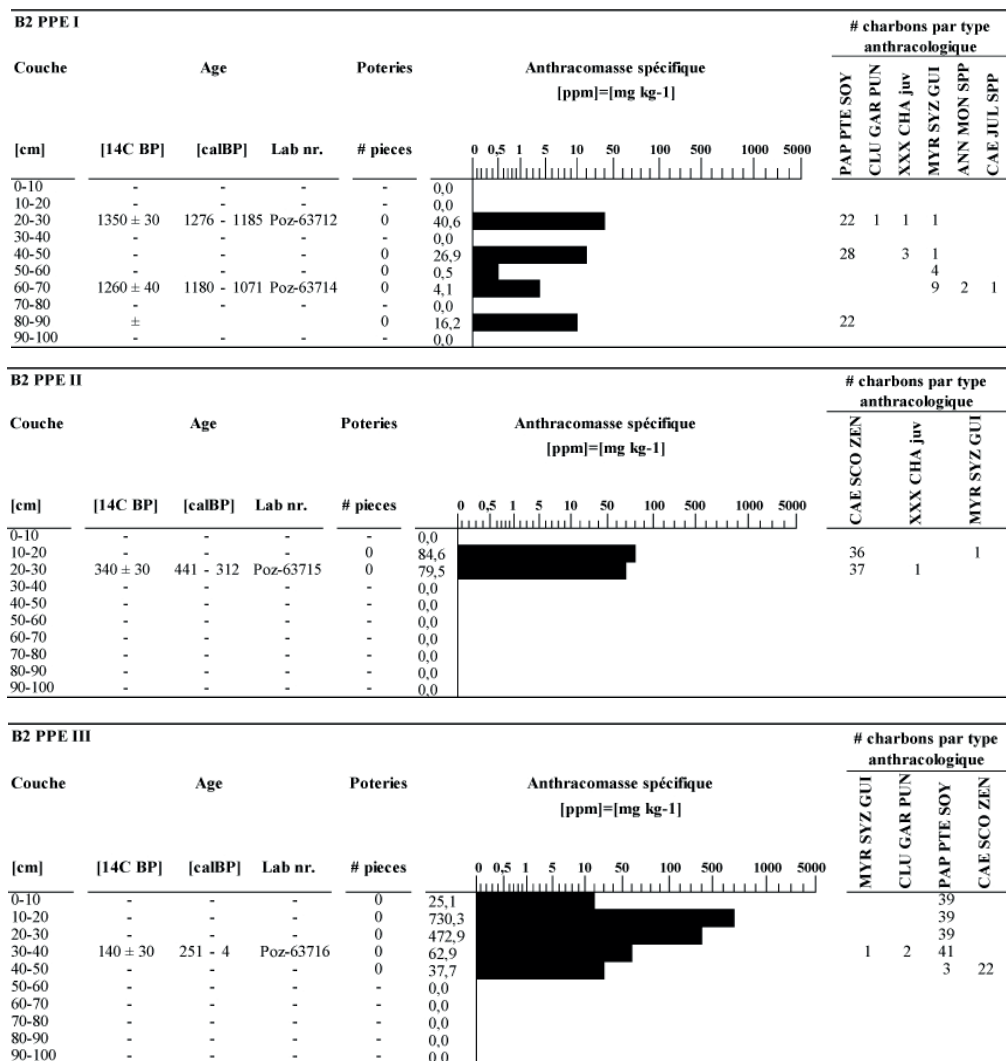
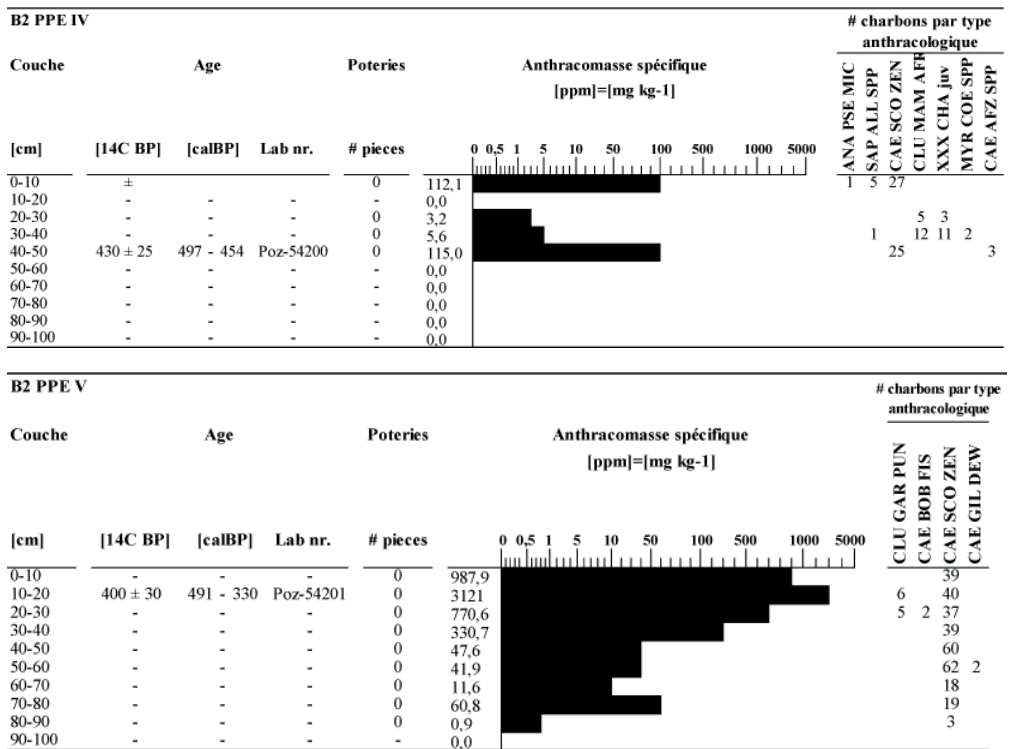


Figure 3. Profils pédoanthracologiques sous le deuxième bloc de peuplement actuel de *P. elata* (réserve forestière de Yoko). PPE : peuplement à *P. elata*, B2 : bloc 2; #: nombre. L'anthracomasse spécifique (mg.kg⁻¹) est indiquée par les chiffres et les barres noires; l'analyse radiocarbone est indiquée par les chiffres (491-330 en âge calyr BP pour le profil B2 PPE V), illustration de feux anciens; l'identification botanique est indiquée par les types anthracologiques (taxons anciens identifiés dans les assemblages de charbons de bois). La signification de tous les types anthracologiques identifiés est donnée au tableau 1.



../.. **Figure 3.** Suite.

La figure 4 présente une synthèse des résultats des analyses pédoanthracologiques des sols des peuplements actuels de *P. elata*. La figure reprend l'analyse radiocarbone, la composition floristique des catégories forestières identifiées dans les assemblages de charbons de bois, les taxons indicateurs et leur pourcentage dans les types forestiers identifiés, et enfin le pourcentage des mêmes taxons indicateurs dans la composition floristique actuelle. Pour un total de 1 566 échantillons de charbons de bois analysés, 40 taxons botaniques ont été identifiés, répartis en 40 genres et 20 familles (Tableau 1).

Les images des trois plans d'observation anatomique d'un fragment de charbon de bois de *P. elata*, identifié dans les assemblages collectés dans le sol d'un peuplement actuel de *P. elata* sont présentées à la figure 5.

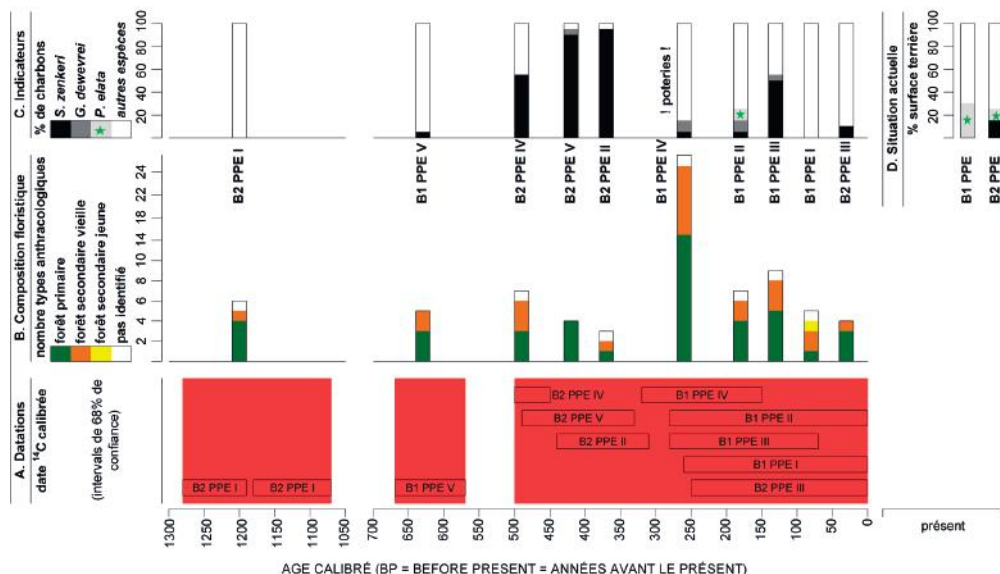


Figure 4. Résultats des analyses pédoanthracologiques des profils sous les peuplements actuels de *P. elata* (réserve forestière de Yoko). **A.** Résultats de l'analyse radiocarbone ($n = 13$ dates) avec des intervalles de confiance de 68%. Les zones rouges représentent trois périodes des feux anciens : Âge récent allant de 0 à 500 calyr BP; Âge intermédiaire allant de 570 à 700 calyr BP et Âge ancien allant de 1070 à 1280 calyr BP. Notons aussi les deux périodes de pause entre les feux : entre 500 et 570 et entre 670 et 1070. **B.** Composition floristique dans le passé. La figure présente le nombre de types anthracologiques par assemblage de charbons de bois. Chaque histogramme représente chacune des 10 fosses analysées. L'appréciation écologique des types anthracologiques est représentée par des couleurs : le vert représente les types appartenant à la forêt primaire, le brun représente ceux de la forêt secondaire vieille (avec des espèces pionnières longévives), le jaune représente ceux de la forêt secondaire jeune (avec les espèces pionnières non-longévives), et le blanc représente les types non-identifiés (anatomie juvénile). **C.** Proéminence des espèces indicatrices. Les nuances de gris présentent le pourcentage des fragments de charbon analysés par espèce indicatrice : le noir pour des charbons de bois appartenant à *Scorodophloeus zenkeri* Harms, le gris-foncé pour *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard et le gris-clair avec étoile pour *P. elata*. On note aussi la présence des poteries dans le profil B1PPEIV. **D.** Proéminence des espèces indicatrices dans la forêt actuelle. Elles sont présentées par leur pourcentage de la surface terrière totale du peuplement, calculée sur la base des résultats des inventaires floristiques dans chaque bloc (2 ha) contenant un ou plusieurs profils anthracologiques analysés. Les trois nuances de gris représentent les trois indicateurs, comme ceux utilisés dans le volet C de la figure.

Tableau 1. Résultats de l'identification des types anthracologiques des profils sous *P. elata*. Par type anthracologique, le tableau présente les taxons qui ressemblent le plus à l'anatomie du charbon de bois. Celui qui y ressemble le plus fortement est indiqué en gras. Pour chaque taxon retenu, sa présence dans une zone géographique est donnée (BC = bassin du Congo; Kis = Kisangani; Yok = Yoko; p = présent; a = absent) ainsi que son appréciation écologique relative à sa forme, son tempérament (sci = sciaphile; hé = héliophile; ? = indisponible) et son type de forêt de préférence (sec = secondaire; déc = décidu). La classification écologique du type de charbon est basée sur les caractéristiques du taxon repris en gras.

Type anthracologique	Taxons retenus après identification			Présence			Appréciation écologique			
	Famille	Espèce		BC	Kis	Yok	Forme	Tempérament	Type de forêt	
ANA PSE MIC	Anacardiaceae	<i>Pseudospondias microcarpa</i>		p	p	p	arbre	sci/hé	primaire	semp/semi-déc
ANN MON SPP	Annonaceae	<i>Monodora myristica</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	semi-décidue
	Annonaceae	<i>Monodora tenuifolia</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
ANN POL SUA	Annonaceae	<i>Polyalthia suaveolens</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
APO ANC PYR	Apocynaceae	<i>Ancylbothrys pyriformis</i>		p	a	a	liane	?	sec. vieille	semp/semi-déc
CAE AFZ SPP	Fabaceae	<i>Azelia bipindensis</i>		p	p	p	arbre	sci/hé	sec. vieille	semp/semi-déc
CAE BER SPP	Fabaceae	<i>Berlinia acuminata</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia auriculata</i>		p	a	a	arbuste	sciaphile	sec. vieille	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia bracteosa</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia confusa</i>		a	a	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia grandiflora</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia viridicans</i>		a	a	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
CAE BOB FIS	Fabaceae	<i>Bobgunnia fistuloides</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
CAE GIL DEW	Fabaceae	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
CAE JUL SPP	Fabaceae	<i>Julbernardia seretii</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	sempervirent
	Fabaceae	<i>Julbernardia palligrimiana</i>		p	a	a	arbre	sciaphile	primaire	sempervirent
CAE OXY OXY	Fabaceae	<i>Oxystigma oxyphyllum</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
CAE SCO ZEN	Fabaceae	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
CAE TET BIF	Fabaceae	<i>Tetraberlinia bifoliolata</i>		a	a	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Tetraberlinia polyphylla</i>		?	a	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Tetraberlinia tubmaniana</i>		a	a	a	arbre	sciaphile	primaire	semi-décidue

... Tableau 1. Suite.

Type anthracologique	Taxons retenus après identification			Présence			Appréciation écologique			
	Famille	Espèce	Esèce	BC	Kis	Yok	Forme	Tempérament	Type de forêt	
GAR LEP DAP	Icacinaceae	<i>Leptaulus daphnoïdes</i>		p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille	semp/semi-déc
GLU GAR PUN	Clusiaceae	<i>Garcinia punctata</i>		p	p	p	arbre	héliophile	primaire	semp/semi-déc
	Clusiaceae	<i>Garcinia smeathmannii</i>		p	p	a	arbuste	héliophile	primaire	sempervirent
GLU MAM AFR	Clusiaceae	<i>Mammea africana</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
EUP RIC HEU	Euphorbiaceae	<i>Ricinodendron heudelotii</i>		p	p	p	arbre	héliophile	sec. vieille	semp/semi-déc
EUP TET DID	Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium dihydmostemon</i>		p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille	semp/semi-déc
HUA HUA GAB	Huaceae	<i>Hua gabonii</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
IRV IRV GRA	Irvingiaceae	<i>Irvingia grandifolia</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
LAU BEL MAN	Lauraceae	<i>Beilschmiedia mannii</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
	Lauraceae	<i>Beilschmiedia congolana</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	sempervirent
	Lauraceae	<i>Beilschmiedia corbisieri</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
MAL COL SPP	Sterculiaceae	<i>Cola gigantea</i>		p	p	p	arbre	héliophile	sec. vieille	semi-décidue
MEL GUA SPP	Meliaceae	<i>Guarea cedrata</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	primaire	semi-décidue
	Meliaceae	<i>Guarea laurentii</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semi-décidue
MEL TRI SPP	Meliaceae	<i>Trichilia rubescens</i>		p	p	p	arbre	héliophile	primaire	semp/semi-déc
	Meliaceae	<i>Trichilia tessmannii</i>		p	p	a	arbre	héliophile	primaire	semp/semi-déc
MOR MIL EXC	Moraceae	<i>Milicia excelsa</i>		p	p	p	arbre	héliophile	sec. vieille	semp/semi-déc
MOR MUS CEC	Cecropiaceae	<i>Musanga cecropioides</i>		p	p	p	arbre	héliophile	sec. jeune	semp/semi-déc
MYR COE SPP	Myristicaceae	<i>Coelocaryon preussii</i>		p	p	p	arbre	sciaphile	sec. vieille	semp/semi-déc
	Myristicaceae	<i>Coelocaryon botryoides</i>		p	p	a	arbre	sciaphile	primaire	semp/semi-déc
MYR SYZ GUI	Myrtaceae	<i>Syzygium guineense</i>		p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille	semp/semi-déc
PAP DER SPP	Fabaceae	<i>Derris trifoliata</i>		?	a	a	liane	?	primaire	semi-décidue
PAP PER ELA	Fabaceae	<i>Pericopsis elata</i>		p	p	p	arbre	héliophile	sec. vieille	semp/semi-déc

.. /.. Tableau 1. Suite.

Type anthracologique	Taxons retenus après identification		Présence		Appréciation écologique			
	Famille	Espèce	BC	Kis	Yok	Forme	Tempérament	Type de forêt
PAP PTE SOY	Fabaceae	<i>Pterocarpus soyauxii</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
PAP SCH USA	Fabaceae	<i>Schefflerodendron usambarense</i>	p	p	a	arbre	?	primaire semp/semi-déc
PHY ANT SPP	Phyllanthaceae	<i>Antidesma laciniatum</i>	p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille semp/semi-déc
PHY SPO SPP	Phyllanthaceae	<i>Antidesma vogelii</i>	p	p	a	arbre	héliophile	primaire semp/semi-déc
PHY UAP SPP	Euphorbiaceae	<i>Spondianthus preussii</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
SAL HOM SPP	Euphorbiaceae	<i>Uapaca heudelotii</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille semp/semi-déc
	Flacourtiaceae	<i>Hornaliium africanum</i>	p	p	a	arbuste	sciaphile	sec. vieille semp/semi-déc
	Flacourtiaceae	<i>Hornaliium stipulacatum</i>	p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille semp/semi-déc
SAL ONC SPP	Flacourtiaceae	<i>Oncoba subtomentosa</i>	p	p	p	arbre	héliophile	sec. vieille semp/semi-déc
	Flacourtiaceae	<i>Oncoba wetzelschii</i>	p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille semp/semi-déc
SAP ALL SPP	Sapindaceae	<i>Allophylus africanus</i>	p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille semi-décidue
SAP BLI UNI	Sapindaceae	<i>Blighia unijugata</i>	p	p	a	arbre	héliophile	primaire semp/semi-déc
SAP CHY SPP	Sapindaceae	<i>Chytranthus carneus</i>	p	p	p	arbuste	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Sapindaceae	<i>Chytranthus macrobotrys</i>	p	p	a	arbuste	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Sapindaceae	<i>Chytranthus mortehanii</i>	p	p	a	arbuste	?	sec. vieille semp/semi-déc
SAP SYN SPP	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum africanum</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum albidum</i>	p	?	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum beguiei</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum giganteum</i>	a	a	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Sapotaceae	<i>Chrysophyllum prunifforme</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc

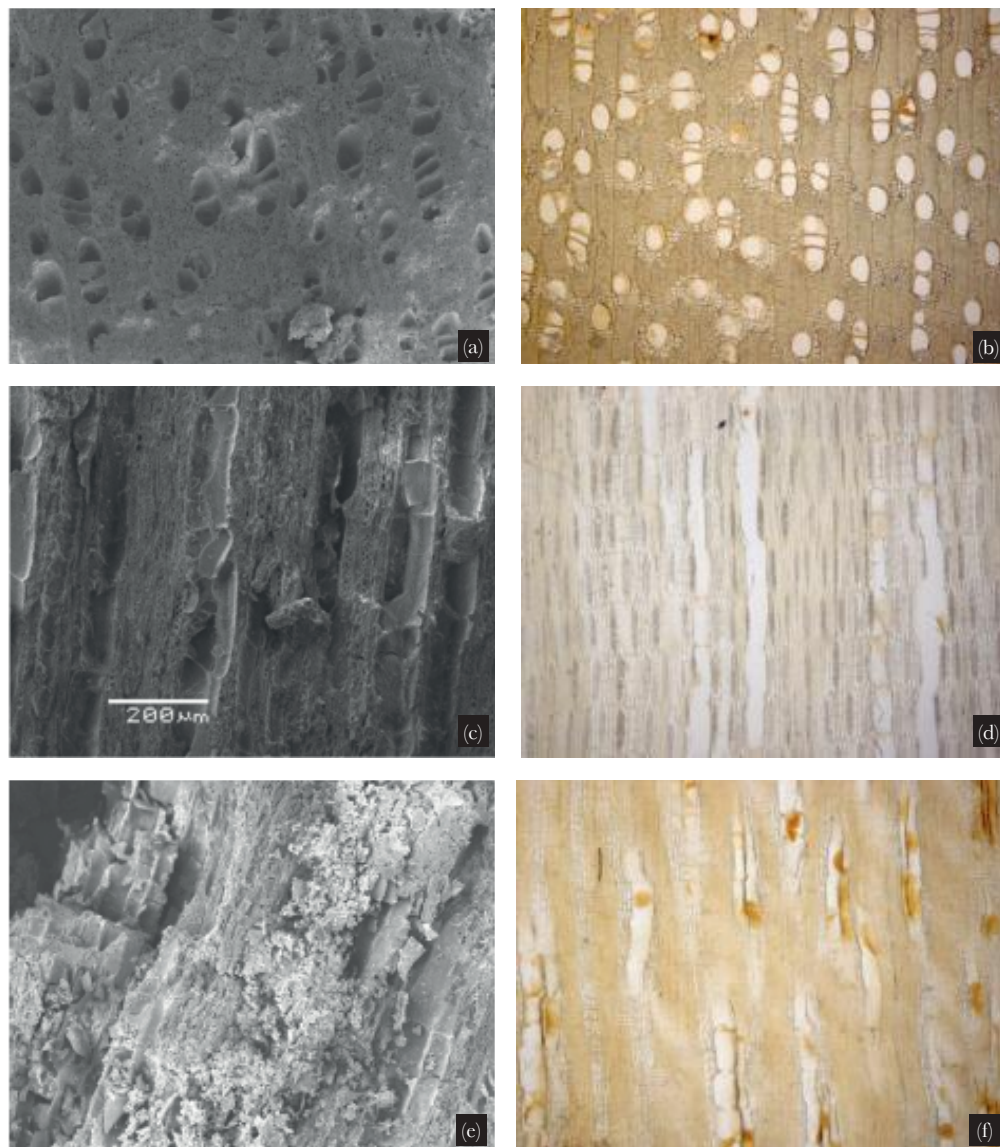
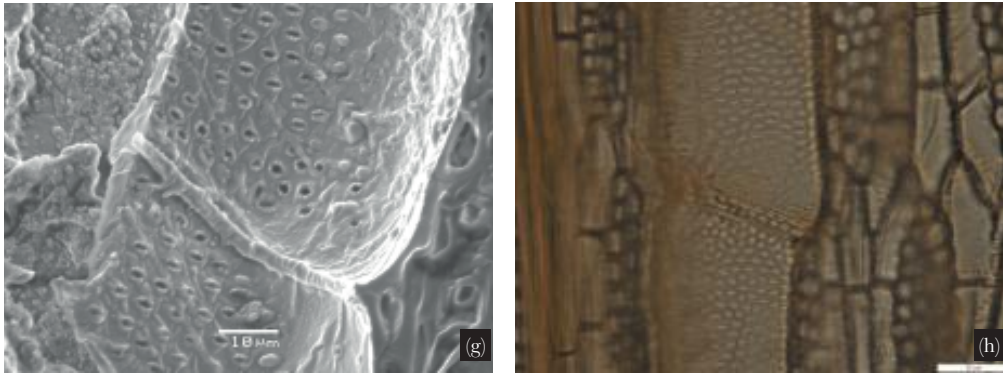


Figure 5. Anatomie comparée des charbons de bois et des échantillons de collection de *P. elata*. **À gauche** du haut vers le bas : les plans transversal, tangentiel et radial (a-c-e-g), des images d'un fragment de charbon de bois analysé (B1 PPE II 20-30-7) acquises par Scanning Electron Microscope (SEM). **À droite** du haut vers le bas : les plans transversal, tangentiel et radial (b-d-f-h) des images des coupes anatomiques de l'échantillon du bois de référence Tw933, prises au microscope à lumière transmise et numérisées avec le logiciel Cell[^]Be.



../.. **Figure 5.** Suite.

4. Discussion

4.1. Origine des peuplements actuels de *Pericopsis elata*

Les zones forestières actuellement colonisées par les peuplements à *P. elata* dans la réserve forestière de Yoko ont subi des feux anciens regroupés en trois phases chronologiques : un âge récent situé entre 0 à 500 calyr BP, un âge intermédiaire situé entre 570 à 700 calyr BP et un âge plus ancien situé entre 1 070 à 1 280 calyr BP. Notons aussi les deux périodes de pause entre les feux enregistrées dans les assemblages de charbons de bois, situées entre 500 et 570, et entre 670 et 1 070 calyr BP. Ces phases chronologiques des feux anciens soutiennent l'hypothèse de l'occurrence de perturbations forestières d'origine naturelle ou anthropique dans la réserve. Ces perturbations, et surtout la plus récente, pourraient avoir occasionné des conditions écologiques – tel est le cas de l'accès à la lumière, à l'air, etc. – favorables à l'installation des peuplements actuels à *P. elata* et de la flore actuelle dans cette réserve, considérée trop souvent et erronément comme exempte de traces de perturbations. L'accumulation de charbons de bois entre 0 et 50 cm de profondeur du sol est particulièrement intéressante car elle correspond à un important regroupement des datations ^{14}C dans la première phase chronologique des feux, située entre 0 et 500 calyr BP, ce qui vient consolider l'hypothèse du rôle des perturbations les plus récentes dans l'établissement des peuplements actuels de *P. elata*.

L'accumulation de charbons de bois, couplée à la présence de tessons de poterie à coté d'un nombre élevé de types anthracologiques (29 types identifiés) dans le profil B1 PPE IV, reflète l'utilisation humaine massive et non sélective des espèces végétales ligneuses à l'endroit où ce profil a été creusé. Contrairement aux autres profils, ce constat particulier témoigne très vraisemblablement d'une activité humaine (proximité probable d'un ancien foyer de cuisson), et constitue donc un indice important de l'occupation humaine de cette zone de la réserve. Nos résultats pourraient confirmer la conclusion de Waterbolk (1971) selon laquelle les poteries se retrouvent dans 85 % des cas en association dans le sol avec des charbons de bois et/ou des noix de palme, et qu'elles ont de fortes probabilités de dater de la même époque que les charbons de bois.

La présence de taxons de la végétation ligneuse caractéristique de la forêt primaire dans les assemblages de charbons de bois extraits des sols sous les peuplements actuels de *P. elata* constitue un indicateur incontestable de l'existence passée d'une végétation ligneuse stable qui aurait subi des perturbations, elles-mêmes à l'origine de l'installation de la végétation actuelle. Cette idée est soutenue par la dominance de *S. zenkeri* et de *G. dewevrei* dans les assemblages de charbons de bois collectés dans le sol des peuplements actuels de *P. elata*. Ces deux espèces sont en effet caractéristiques de la forêt primaire semi-décidue et sempervirente, mature et stable.

4.2. *Pericopsis elata* comme indicateur de perturbations forestières récentes

L'identification de *P. elata* faite dans les assemblages de charbons de bois extraits des sols des zones forestières colonisées actuellement par les peuplements à *P. elata* dans le profil B1 PPE II soutient l'hypothèse de l'existence de *P. elata* dans un passé récent remontant jusqu'à $1\ 350 \pm 30$ calyr BP avant l'installation des peuplements actuels. Rappelons que cette espèce, considérée héliophile longévive de la forêt secondaire vieille (Lebrun & Gilbert, 1954), est indicatrice de perturbations forestières importantes (Boyemba, 2011). Elle a le statut d'espèce pionnière car elle cicatrise rapidement les zones perturbées (Vande Weghe, 2004). La présence de *P. elata* aux cotés de *S. zenkeri* et de *G. dewevrei*, espèces caractéristiques de la forêt tropicale humide, primaire, mature et stable (Lebrun & Gilbert, 1954), identifiées dans les assemblages de charbons de bois, permet d'envisager l'existence de perturbations forestières passées qui auraient ouvert la canopée, favorisant davantage la régénération d'autres espèces ligneuses qui ont recolonisé les zones perturbées et refermé la canopée rapidement. Le nombre très réduit de fragments de charbons de bois appartenant à *P. elata* (deux fragments) dans les assemblages collectés met, certes, en évidence sa présence dans la végétation ligneuse passée, mais de façon limitée, laissant la dominance à d'autres espèces dans la recolonisation des zones perturbées.

Les inventaires réalisés mettent en évidence la présence importante de *P. elata* dans la composition floristique actuelle de la zone de 2 ha du bloc 1, alors que *S. zenkeri* et *G. dewevrei* en sont absents. Dans le bloc 2 par contre, la présence de *P. elata* reste importante mais elle est accompagnée de *S. zenkeri*. Cette différence pourrait être attribuée à l'intensité des perturbations qui ont affecté ces deux zones.

La présence de peuplements actuels à *P. elata* dans la réserve forestière de Yoko succédant une autre végétation ligneuse vient renforcer l'idée admise actuellement que l'origine et l'extension des espèces héliophiles dans les massifs forestiers africains est tributaire des changements environnementaux (Maley, 1996). La présence actuelle de mosaïques de peuplements hétérogènes dans la forêt tropicale humide africaine est le reflet de perturbations multiples qui ont affecté le domaine forestier au cours des trois derniers millénaires, et qui ont occasionné l'extension des espèces héliophiles actuellement dominantes (Oldeman, 1990).

Enfin, notons à titre indicatif que l'identification botanique des fragments de charbons de bois appartenant à *P. elata*, *S. zenkeri* et *G. dewevrei*, espèces indicatrices des types forestiers, a été facilitée par les caractéristiques de leurs tissus (vaisseaux, parenchymes,

rayons, fibres, etc.) distinctement identifiables sur tous les plans d'observation, mais aussi par la disponibilité des informations écologiques sur la distribution géographique des espèces et des taxons de référence du xylarium du M.R.A.C., contrairement à d'autres espèces comme *Ancylbothrys pyriformis* Pierre, *Derris trifoliata* Lour ou encore *Schefflerodendron usambarense* Harms, moins bien documentées, rendant ainsi leur identification moins précise.

5. Conclusions

Cette étude basée sur des analyses pédoanthracologiques a recueilli des preuves paléocologiques originelles de perturbations forestières passées dans les zones forestières inexplorées de la réserve forestière de Yoko, actuellement colonisées par des peuplements à *P. elata* et des formations végétales accompagnatrices.

Une accumulation de charbons de bois est enregistrée entre 0 et 50 cm de profondeur de sol forestier. Trois phases chronologiques de feux anciens sont mises en évidence, une phase récente située entre 0 et 500 calyr BP, une phase intermédiaire entre 570 et 700 calyr BP et une phase plus ancienne située entre 1 070 et 1 280 calyr BP. Elles sont le reflet de feux ponctuels espacés de deux périodes de pause situées entre 500 et 570, 670 et 1 070 calyr BP, qui ont permis la recolonisation de la végétation ligneuse dans les zones perturbées. Cette chronologie et la découverte de tessons de poterie à côté des charbons de bois, regroupant un nombre important de types anthracologiques dans les mêmes profils, viennent renforcer l'idée de l'origine anthropique et relativement récente de ces perturbations, qui ont conduit à l'ouverture de la canopée, occasionnant ainsi des conditions (notamment de lumière) favorables à l'installation des peuplements actuels de *P. elata* à des endroits précis. Rappelons à cet égard que, selon Boyemba (2011), *P. elata* nécessite des trouées de grandes dimensions (voisines de 1 ha) pour constituer des peuplements. Or, en forêts tropicales, de telles étendues sont le plus souvent d'origine anthropique.

Les espèces végétales ligneuses identifiées dans les assemblages de charbons de bois collectés dans les zones forestières colonisées par les peuplements actuels de *P. elata* sont majoritairement issues de la forêt primaire, sempervirente ou semi-décidue, considérée comme mature et stable. Elles sont majoritairement de la famille des Fabaceae avec une dominance de *S. zenkeri* et de *G. dewevrei*.

Cette démarche pédoanthracologique met les perturbations forestières au cœur des cycles de régénération qui sont à l'origine de la mosaïque de peuplements hétérogènes actuellement présents dans la forêt tropicale africaine.

Bibliographie

- Aubréville A., 1962. Position chorologique du Gabon. Flore du Gabon, 3:3 – II. *Museum Hist. Nat. Paris*, **3**, 3-11.
- Barima Y.S.S., Barbier N., Ouattara B. & Bogaert J., 2010. Relation entre la composition floristique et des indicateurs de la fragmentation du paysage dans une région de transition forêt-savane ivoirienne. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **14**(4), 617-625.
- Bourland N., 2013. *Dynamique d'une espèce ligneuse héliophile longévive dans un monde changeant : le cas de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae) au sud-est du Cameroun*. Thèse de doctorat : Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique.
- Boyemba F.B., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Carcaillet C. & Thinin M., 1996. Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **91**, 399-416.
- Carcaillet C., Talon B. & Barbero M., 1998. *Pinus cembra* et incendies pendant l'Holocène, 300 m au-dessus de la limite actuelle des arbres dans le massif de la Vanoise (Alpes du nord-ouest). *Écologie*, **29**(1-2), 277-282.
- Cordonnier T., 2004. *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de doctorat : Université Paris XI, France.
- Delneuf M., Otto T. & Thinin M., 1998. Occupations humaines anciennes et dynamique forestière. Approche croisée en plaine Tikar au Cameroun. In : Froment A. & Guffroy J. (éds). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. Marseille, France : IRD éditions.
- Doucet J.L., 2003. *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thèse de doctorat : Faculté universitaire des Sciences agronomiques, Gembloux, Belgique.
- Fauquette S. & Talon B., 1995. Histoire de la végétation forestière d'un site du Briançonnais : le lac de Cristol (Hautes-Alpes, France). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **321**, 255-262.
- Florence J., 1981. *Chablis et sylvoigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- Hébert A., 2001. *Les forêts tropicales dans la vie des hommes*. Montpellier : CIRAD, 15 p. Salon international de l'agriculture. 38, Paris, France, 18 Février 2001/25 Février 2001.
- Hogg A.G. et al., 2013. SHC113 southern hemisphere calibration, 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, **55**(4), 1889-1903.
- Hubau W., 2013. *Exploring charcoal as a natural archive for palaeofire and vegetation history of the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo*. Ph.D. thesis: Ghent University, Belgium.
- Hubau W. et al., 2012. Charcoal identification in species-rich biomes: a protocol for central Africa optimised for the Mayumbe forest. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **171**, 164-178.
- IAWA, 1989. List of microscopic features for hardwood identification: with an appendix on non anatomical information. *IAWA Bull.*, **10**(3), 221-332.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC, Série Sc.*, **63**, 89 p.
- Lejoly J., Ndjele Mianda-Bungi L. & Geerincq D., 2010. Catalogue-Flore des plantes vasculaires des districts de Kisangani et de la Tshopo (R.D. Congo), 4^e édition. *Taxonomia*, **30**.
- Lévêque C. & Mounolou J.C., 2001. *Biodiversité : dynamique biologique et conservation*. 2^e édition. Paris : Dunod.

- Maley J., 1990. L'histoire récente de la forêt dense humide africaine : essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. *In* : Lafranchi R. & Schwartz D. (éds.). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris : Orstom.
- Maley J., 1996. Le cadre paléoenvironnemental des refuges forestiers africains : quelques données et hypothèses. *In* : van der Maesen L.J.G., van der Burt X.M. & van Medenbach de Rooy J.-M. (éds.). *The biodiversity of African plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Maley J., 2004. Les variations de la végétation et des paléoenvironnements du domaine forestier africain au cours du Quaternaire récent. *In* : Renault-Miskovsky J. & Semah A.M. (éds.). *Guide de la préhistoire mondiale*. Paris : Artcom.
- Maley J. & Brenac P., 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years B.P. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **99**, 157-187.
- Meunier Q., Moubogou C. & Doucet J.L., 2015. *Les arbres utiles du Gabon*. Gembloux, Belgique : Presses agronomiques de Gembloux.
- Norton T.W., 1996. Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.*, **85**, 1-7.
- Nshimba S.M., 2008. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, RDC*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Oldeman A.A., 1990. *Forests: elements of silvology*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
- Puig H., 2001. *Forêt tropicale humide*. Paris : Édition Belin.
- Schwartz D., de Foresta H., Dechamps R. & Lanfranchi R., 1990. Découverte d'un premier site de l'âge du fer ancien (2110 B.P) dans le Mayombe congolais. Implications paléobotaniques et pédologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **2**(310), 1 293-1 298.
- Talon B., Carcaillet C. & Thion M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quat.*, **52**(2), 195-208.
- Thion M., 1978. La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le néolithique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **287**, série D, 1 203-1 246.
- Thion M., 1992. *L'analyse pédoanthracologique : aspect méthodologique et applications*. Thèse de doctorat : Université d'Aix-Marseille III, France.
- Touflan P. & Talon B., 2008. Histoire et dynamique d'une forêt subalpine (Alpes du Sud, Queyras) en vue de la reconstitution des paysages du passé. *In* : Galop D. (dir.). *Paysages et environnement*. Besançon, France : Presses universitaires de Franche-Comté.
- Tshibamba M.J., 2015. *Approche pédoanthracologique pour l'étude de l'origine des peuplements à Percopsis elata (Harms) Van Meeuwen dans la Réserve Forestière de Yoko/RDC*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Tshibamba M.J. et al., 2013. L'approche pédoanthracologique pour la mise en évidence d'indices de perturbation ; cas des forêts de la région de Kisangani. *Ann. Fac. Sci.*, **15**, 96-111.
- Vande Weghe J.P., 2004. *Forêts d'Afrique centrale. La nature et l'homme*. Tielt, Belgique : Lannoo.
- Waterbolk H.T., 1971. Working with radiocarbon dates. *Proc. Prehistory Soc.*, **37**(2), 15-33.

Webographie

- <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php?langue=fr> (du 01/06 au 30/07/2015).
- <http://www.insidewood.lib.ncsu.edu/search> (du 15/01 au 25/07/2015).

Chapitre 9

Dynamique de la végétation ligneuse de la réserve forestière de Yoko au cours des deux derniers millénaires

John TSHIBAMBA MUKENDI, Wannes HUBAU, Honorine NTAHOBAVUKA, Faustine BOYEMBA BOSELA, Charles DE CANNIÈRE & Hans BEECKMAN

L'histoire des peuplements à *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen provient de la perturbation anthropique récente. Le principal objectif de la présente étude est de mettre cette conclusion en contexte, en la comparant aux résultats d'autres types de forêts. À part 10 fosses sous *P. elata*, la démarche a consisté à analyser 6 fosses (puits ou profils) de trois autres types de forêts (2 fosses de chaque type). Ainsi, nous mettons en évidence l'origine de la mosaïque de peuplements forestiers présents dans la réserve forestière de Yoko. Les traces des feux anciens remontent jusqu'aux deux derniers millénaires, et leur chronologie se répartit en cinq périodes regroupées en trois phases chronologiques : une phase «récente» entre 25 à 430 calyrBP, une phase «intermédiaire» entre 680 à 1 195 calyrBP et une phase «ancienne» entre 1 235 à 2 300 calyrBP. Ces phases successives de feux soutiennent l'idée que la réserve forestière de Yoko a subi des perturbations au cours de ces deux derniers millénaires, et plus intensives pendant les derniers 500 ans. Nous montrons que ce sont ces perturbations qui ont vraisemblablement conduit à l'installation de la flore actuelle. La présence des poteries suggère que l'homme s'y était installé et qu'au moins quelques feux pourraient avoir une origine anthropique. Les résultats d'identification des charbons de bois des 16 puits révèlent 70 types anthracologiques, majoritairement issus de la forêt primaire. Une grande partie remarquable des types anthracologiques appartiennent aux *Scorodophloeus zenkeri* Harms et *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard. Ensuite, la plupart des types de charbons appartenant aux espèces des forêts secondaires apparaissent principalement dans les puits creusés sous *P. elata*. En outre, *P. elata* lui-même est, sauf une seule exception, absent des charbons. En contraste avec l'histoire de *P. elata*, les histoires de végétation des forêts semi-décidue à *S. zenkeri*, à Marantaceae et à *G. dewevrei* paraissent plutôt stables lors des derniers 500 ans. Néanmoins, la présence de quelques feux anciens montre qu'il y avait une histoire de feu avant cela. Ceci suggère que tous les types de forêts sont soumis à une dynamique causée par des perturbations qui est peut-être beaucoup plus important que l'on ne pensait jusqu'à ce jour.

Dynamics of the woody vegetation of the Yoko forest Reserve in the last two millennia

The forest history of *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen stands originates from recent anthropogenic disturbances. The main objective of the present study is to put this conclusion into

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

Chapitre tiré et adapté de la thèse de doctorat de J. Tshibamba Mukendi (2015).

a broader context, by confronting it to results from other forest types. In addition to 10 pits from *P. elata* stands, we analysed 6 pits from 3 other forest types (2 pits of each type). As such, we provide evidence for the origin of present-day forest mosaics in the forest Reserve of Yoko. Radiocarbon dating results show that fires were particularly abundant during the last two millennia. Fire events were grouped in three chronological phases: a first (“recent”) phase between 25 and 430 calyr BP, a second (“intermediate”) phase between 680 and 1,195 calyr BP and a third (“ancient”) phase between 1,235 and 2,300 calyr BP. These successive phases of fire presence confirm the idea that the forest Reserve of Yoko underwent perturbations during the last two millennia, and more intensely during the last 500 years. We showed that these perturbations were probably at the origin of the present-day forest composition. Pottery presence in some of the profiles suggests that at least some fire events had an anthropogenic origin. Charcoal identification from the 16 pits together yielded 70 types. Charcoal types belonged primarily to species typically occurring in old-growth forest. A remarkably large amount of charcoal fragments in each pit belonged to *Scorodophloeus zenkeri* Harms. Also, *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard was well-represented. Furthermore, most of the charcoal types belonging to secondary forest taxa were found in pits excavated under *P. elata*. Finally, charcoal remains of *P. elata* itself were absent from the charcoal record, except in one single pit. In contrast with the *Pericopsis* stands, the vegetation history of the Marantaceae and the old-growth forest stands (*G. dewevrei* and *S. zenkeri*) seems rather stable over the last 500 years. Nevertheless, the presence of some older fire events shows that these forests have a fire history predating the last 500 years. This suggests that all forest types have been subjected to disturbances and that they may have been more important than previously assumed.

1. Introduction

La végétation forestière présente dans un lieu donné était jusqu’il y a peu interprétée comme une étape permettant d’aller vers un état «mature» final (théorie du climax). Puis, peu à peu, les scientifiques se sont intéressés aux comportements des communautés végétales face aux perturbations forestières, et ont commencé à chercher dans le passé des explications sur le présent (Peterken, 2001 cité par Rovin et al., 2007). La compréhension de la dynamique de la végétation passe par la mise en évidence des perturbations passées auxquelles les groupements végétaux ont été soumis ainsi que de leurs réponses sur des périodes les plus longues possibles (Sheail, 1980). Cependant, la dynamique successorale végétale ne se met pas systématiquement en place et, sur certains sites, elle pourrait être bloquée voir même régressive, comme c’est le cas de la forêt à Marantaceae (Dhetchuvi, 1996).

Comme le font remarquer Bergaglio et al. (2004), la végétation est rapidement perturbée lorsqu’elle est soumise à des activités humaines. Les traces humaines en forêt sont attestées de longue date par de nombreux vestiges archéologiques, y compris dans les grands massifs forestiers comme l’Amazonie ou le bassin du Congo (Maley, 1990; Hébert, 2001; Puig, 2001). Les forêts tropicales humides, souvent considérées comme homogènes, stables et peu affectées contrairement aux forêts tempérées, ont bel et bien été soumises à des dynamiques spatio-temporelles importantes (Puig, 2001). Les paysages sont en pleine mutation, la composition et la structure des forêts changent continuellement, car les arbres recolonisent les espaces ouverts par des perturbations (Bergaglio et al., 2004).

La richesse et la composition spécifiques des écosystèmes forestiers résultent de la combinaison d'événements paléogéographiques, climatiques et écologiques, mais aussi d'une emprise humaine ancienne et omniprésente qui a façonné les paysages et contribué à leur grande diversité (Barbero et al., 1990). La mosaïque de peuplements hétérogènes présents actuellement dans la forêt tropicale humide africaine est le reflet de multiples perturbations qui ont affecté le domaine forestier au cours des trois derniers millénaires et qui ont culminé vers 2500 calyr BP (Maley, 2003). On sait par exemple que les espèces végétales héliophiles actuellement dominantes dans la forêt tropicale humide africaine, comme *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben, *Ricinodendron heudelotii* (Baill.) Pierre ex Heckel, *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, les Marantaceae, les rotins etc., sont des espèces pionnières cicatricielles dont l'installation serait favorisée par des perturbations (Oldeman, 1990).

L'incendie est une perturbation qui fait véritablement partie du fonctionnement des systèmes écologiques, notamment dans les zones forestières fortement anthropisées (Florence, 1981). Le feu joue un grand rôle dans l'utilisation des espaces forestiers, comme en témoignent les pratiques de l'écobuage, l'essartage, les feux pastoraux, les charbonnières, etc. (Scott, 2000). Le feu utilisé par l'homme pour gérer les espaces forestiers génère de grandes quantités de charbons de bois dans le sol des zones forestières exploitées par les populations humaines (Clark et al., 1989). Selon Carcaillet & Talon (1996), les charbons de bois laissés sur le sol forestier après un feu sont fragmentés et enfouis dans le sol sous l'effet de l'action conjuguée de la pédofaune, du colluvionnement et des racines. Quand ils sont extraits des sols forestiers, ils deviennent des marqueurs écologiques de la dynamique forestière (Touflan & Talon, 2008), des témoignages paléoécologiques (Norton, 1996), des indices de l'existence de perturbations forestières passées (Tshibamba et al., 2013), voire une véritable archive naturelle des paléo-feux et de l'histoire de la végétation (Hubau, 2013).

Les études paléoécologiques de la végétation ligneuse, les analyses polliniques, l'étude des macrorestes végétaux carbonisés ou non ou des troncs subfossiles sont autant de moyens qui permettent d'estimer la dynamique de la végétation et des paysages (Maley, 1981). Elles sont indispensables pour l'étude des perturbations forestières qui ont largement contribué à la mise en place de la végétation forestière actuelle (Carcaillet & Brun, 2000 ; Cordonnier, 2004). Pour contourner les défis liés à la recherche de sites humides favorables à la conservation des pollens et à l'échelle régionale de la réponse pollinique, Thinon (1978) et Talon et al. (1998) proposent le recours aux analyses des charbons de bois (pédoanthracologie) extraits des sols forestiers. L'étude des perturbations forestières par les analyses pédoanthracologiques est indispensable pour comprendre les processus écologiques qui ont contribué à façonner les paysages pendant les 10000 dernières années (Holocène), et pour déterminer la composition des communautés végétales actuelles (Pons & Quézel, 1985 ; Touflan & Talon, 2008). Les analyses pédoanthracologiques permettent de reconstituer la dynamique successorale de la végétation et de retracer son histoire (Touflan & Talon, 2008). Elles apportent des informations sur les variations locales de la végétation au cours du temps (Carcaillet & Thinon, 1996). La dynamique des forêts tropicales humides reste peu documentée malgré les services écologiques

rendus par ces écosystèmes, très peu connus sur le plan fonctionnel (Hébert, 2001 ; Puig, 2001).

La réserve forestière de Yoko est caractérisée par une mosaïque de peuplements ou de types forestiers caractéristiques de différents stades de succession. Dans ce paysage hétérogène, coexistent ainsi des peuplements à *P. elata*, une espèce héliophile considérée comme indicatrice des zones forestières perturbées (Boyemba, 2011), des forêts à Marantaceae, une formation végétale de stade intermédiaire entre la forêt pionnière et la forêt mature (White, 1992), des forêts à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, des formations forestières considérées matures et relativement stables (Gérard, 1960), des forêts mixtes semi-décidues à *Scorodophloeus zenkeri* Harms qui sont des forêts âgées et matures avec une couverture dense et peu d'ouvertures dans la canopée, traditionnellement dominantes dans la forêt tropicale humide (Lebrun & Gilbert, 1954).

La présente étude cherche à attester si des analyses pédoanthracologiques pourraient révéler la dynamique de la végétation ligneuse de la réserve forestière de Yoko dont les perturbations forestières sont mises en cause et retraceraient son historique jusqu'à la composition floristique actuelle. L'objectif de la présente étude est donc de révéler la dynamique de la végétation ligneuse et retracer son historique jusqu'à la composition floristique actuelle, d'évaluer l'accumulation de charbons de bois dans les sols forestiers de ces peuplements forestiers, indices des perturbations forestières survenues dans la réserve forestière de Yoko, d'établir une chronologie de ces perturbations et d'identifier les taxons botaniques anciens qui occupaient les zones forestières colonisées actuellement par ces peuplements forestiers. Pour ce faire, nous voulons remonter le temps jusqu'aux deux derniers millénaires (Holocène), à la recherche des premières perturbations qui ont affecté cette forêt, et, tenter de reconstituer la composition de la végétation forestière d'origine.

2. Matériel et méthodes

2.1. Collecte des données

La collecte des données a été réalisée dans quatre types forestiers dominants de la réserve forestière de Yoko : le peuplement à *P. elata*, la forêt monodominante à *G. dewevrei*, la forêt à Marantaceae et la forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Lomba & Ndjele Mianda-Bungi, 1998), dont les caractéristiques écologiques des sites d'étude sont décrites dans Tshibamba (2015). Au total, 40 fosses pédoanthracologiques ont été creusées et analysées, soit 10 fosses par type forestier. Tshibamba (2015) donne les détails sur les fosses creusées.

2.2. Analyses des données pédoanthracologiques

2.2.1. Anthracomasse spécifique et collecte d'artefacts

L'anthracomasse spécifique (AS) représente la richesse des sols en charbons de bois (Carcaillet & Talon, 1996 ; Talon, 1997). Les détails sur l'anthracomasse spécifique sont donnés dans Tshibamba (2015). Les résultats de l'anthracomasse spécifique des

sols de quatre types forestiers sont présentés dans Tshibamba et al. (2020), *Perspectives de reconstitution historique de la flore de la réserve forestière de Yoko à travers l'analyse de l'anthracomasse de ses sols*. De même que pour les charbons de bois, tous les tessons de poterie et autres objets collectés dans une couche donnée de sol sont comptés et mesurés. Ils sont subdivisés en deux classes (≥ 2 cm et < 2 cm).

2.2.2. Identification botanique des charbons de bois

Après la préparation des coupes anatomiques dans les trois plans d'observation des charbons de bois (transversal, tangentiel et radial), la caractérisation anatomique est faite sur la base des critères IAWA (1989). Le regroupement en types anthracologiques est fait en fonction de leur ressemblance anatomique. L'identification botanique des taxons est réalisée à partir de données consignées dans la base des données «insidewood.lib.ncsu.edu» puis à l'aide du protocole d'identification de Hubau et al. (2012). La comparaison anatomique des taxons botaniques identifiés est réalisée au xylarium du M.R.A.C. (Belgique). L'appréciation écologique (forme, tempérament et type de forêt de préférence) des taxons présents dans la zone d'étude (réserve de Yoko, région de Kisangani et bassin du Congo) est faite grâce aux données de la littérature (Doucet, 2003 ; Nshimba, 2008 ; Lejoly et al., 2010 ; Meunier et al., 2015) et de la base de données des plantes d'Afrique «<http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php?langue=fr>».

Les résultats d'identification botanique des charbons de bois présentés dans ce chapitre concernent 16 fosses anthracologiques, à raison de 10 fosses dans les peuplements à *P. elata* qui nous servent de référence, de 2 fosses dans la forêt à *G. dewevrei*, de 2 fosses dans la forêt à Marantaceae et de 2 autres fosses dans la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*.

2.2.3. Analyse radiocarbone des charbons de bois (datation ^{14}C)

Les fragments de charbons de bois (au total 22) ont été sélectionnés selon leur groupement et leur profondeur d'enfouissement dans le sol. Ils sont analysés au radiocarbone selon la méthode *Accelerator Mass Spectrometry* (AMS) (Libby, 1955 ; Taylor, 1987) à *Poznan Radiocarbon Laboratory* (Poz) en Pologne. Le calibrage des dates ^{14}C de l'année calyrBP (Before Present = année avant le présent) considérée moins précise que l'année calibrée calyrBP (68 % d'intervalle de confiance) qui offre la précision probable de l'année réelle, est réalisé à l'aide du programme OxCal v4.2.4 SH (Hogg et al., 2013).

3. Résultats

Nous présentons ici les résultats des profils obtenus grâce aux analyses pédo-anthracologiques dans les peuplements forestiers actuels de la réserve forestière de Yoko (Figure 1).

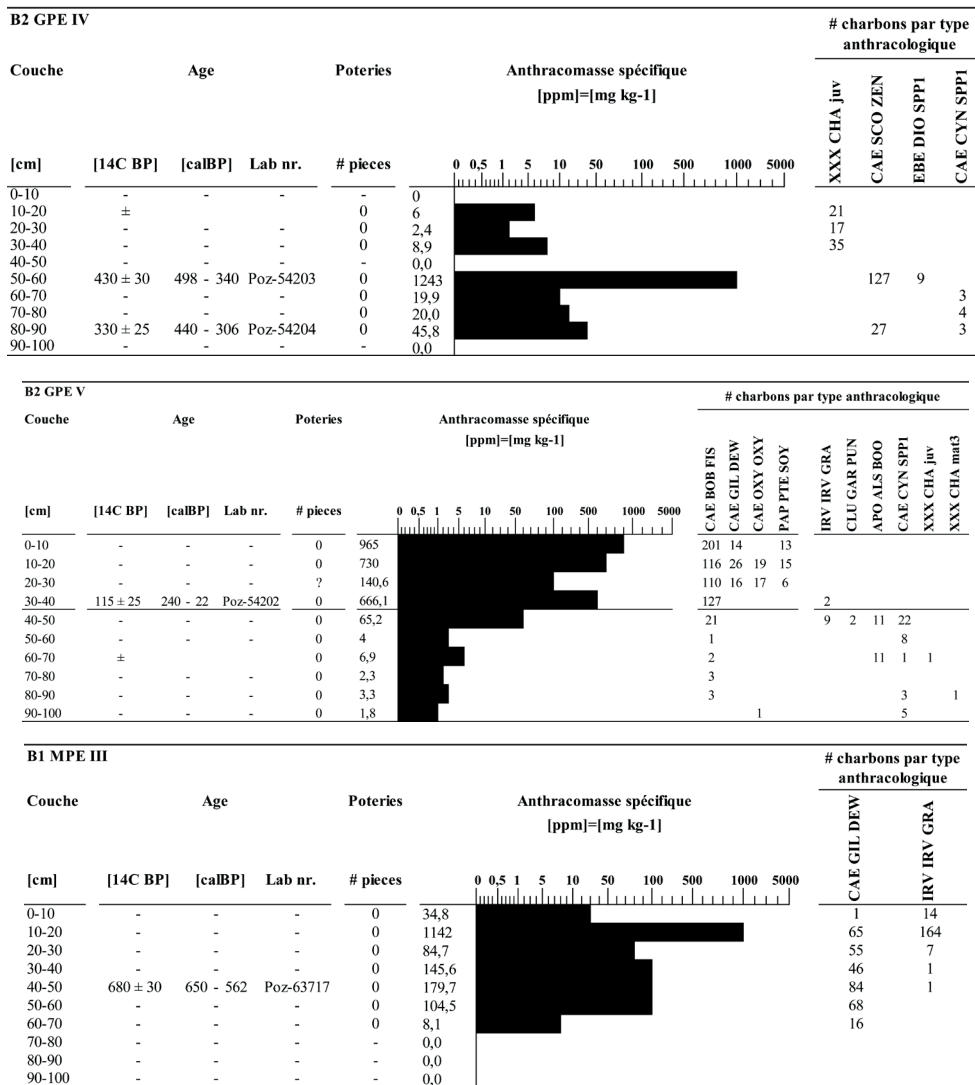


Figure 1. Profils pédoanthracologiques sous les peuplements forestiers actuels de la réserve forestière de Yoko. GPE : forêt à *G. dewevrei*; MPE : forêt à Marantaceae; SPGM : forêt semi-décidue à *S. zenkeri*; B1 : bloc 1; B2 : bloc 2; # : nombre. L'anthracomasse spécifique (mg.kg⁻¹) est indiquée par les chiffres et les barres noires. La signification de tous les types anthracologiques identifiés est donnée au tableau 1.

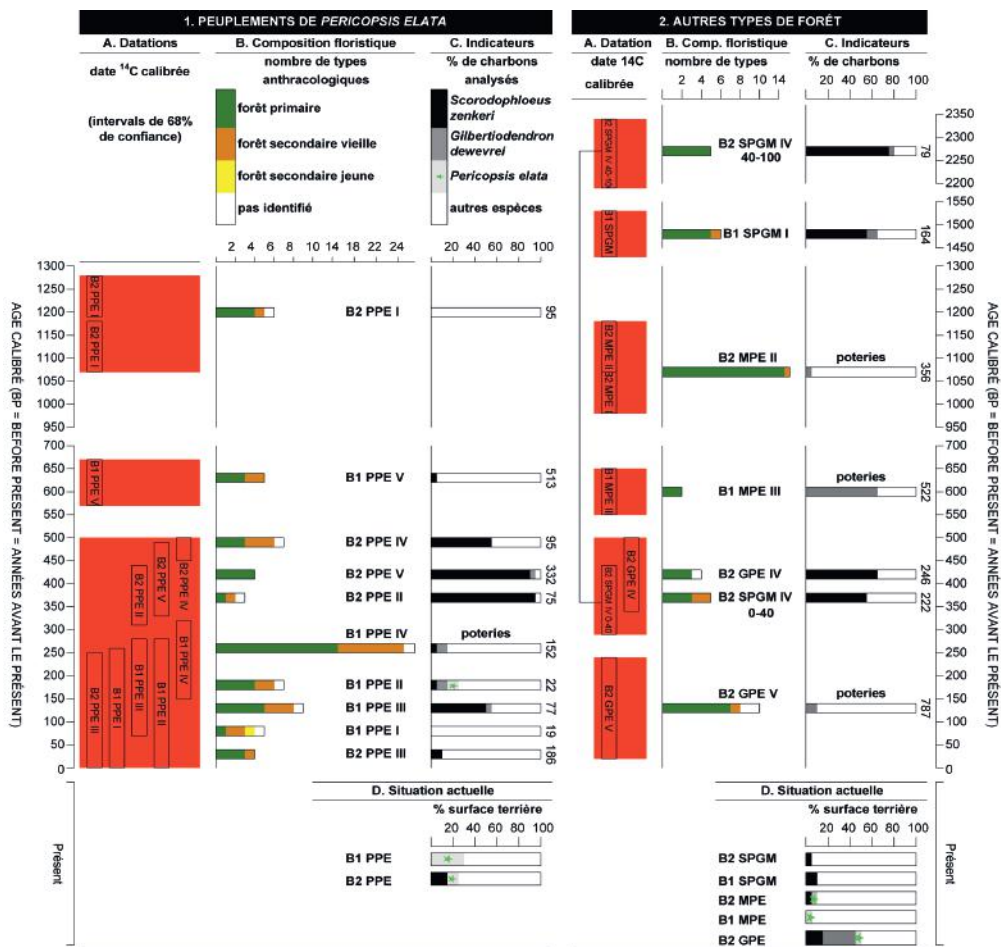


Figure 2. Résultats des analyses anthracologiques des profils sous *P. elata* (volet 1 à gauche) et sous les trois autres types forestiers (volet 2 à droite) (réserve forestière de Yoko). **A.** Résultats de l'analyse radiocarbone. Plusieurs périodes des feux anciens sont mises en évidence (zones rouges) avec des périodes de pause entre les feux. **B.** Composition floristique dans le passé. Le nombre de types anthracologiques par assemblage de charbons est indiqué. L'appréciation écologique des types anthracologiques est représentée par les couleurs : le vert représente les types appartenant à la forêt primaire, le brun représente la forêt secondaire vieille, le jaune représente la forêt secondaire jeune, et le blanc représente les types non-identifiés. **C.** Prédominance des espèces indicatrices. Le pourcentage des fragments de charbons analysés par espèce indicatrice est présenté : en noir, les charbons appartenant à *S. zenkeri*; en gris-foncé, *G. dewevrei*, et en gris-clair avec une étoile, *P. elata*. Le chiffre à côté de chaque barre représente le nombre total de fragments de charbons analysés dans cet assemblage. La présence des poteries dans certains profils est également indiquée. **D.** Prédominance des espèces indicatrices dans la forêt actuelle. Elles sont présentées par leur pourcentage dans la surface terrière totale du peuplement, calculée sur la base des résultats des inventaires floristiques dans chaque bloc (2 ha) contenant un ou plusieurs profils anthracologiques analysés. Les trois nuances de gris représentent les trois indicateurs, comme ceux utilisés dans le volet C de cette figure.

Tableau 1. Identification botanique des types anthracologiques. Par type anthracologique, sont présentés les taxons dont l'anatomie ressemble fortement à celle du charbon de bois correspondant. Celui qui montre la plus grande ressemblance est indiqué en gras. Pour chaque taxon retenu, le tableau fournit sa présence dans la zone d'étude (BC = bassin du Congo; Kis = Kisangani; Yok = Yoko; p = présent; a = absent), son appréciation écologique relative à sa forme, son tempérament (sci = sciaphile; hé = héliophile; ? = indisponible) et son type de forêt de préférence (sec = secondaire; déc = décidu). La classification écologique du type de charbon de bois est basée sur les caractéristiques du taxon en gras.

Type anthracologique	Taxons retenus après identification		Présence de l'espèce			Appréciation écologique		
	Famille	Espèce	BC	Kis	Yok	Forme	Tempérament	Type de forêt
ANA PSE MIC	Anacardiaceae	<i>Pseudospondias microcarpa</i>	p	p	p	arbre	sci/hé	primaire semp/semi-déc
ANN ANO MAN	Annonaceae	<i>Anonidium mannii</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
APO ALS BOO	Apocynaceae	<i>Alstonia boonei</i>	p	p	p	arbre	héliophile	sec. vieille semp/semi-déc
	Apocynaceae	<i>Alstonia congensis</i>	p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille semp/semi-déc
BUR DAC SPP	Burseraceae	<i>Dacryodes osika</i>	p	p	a	arbre	sci/hé	primaire semp/semi-déc
	Burseraceae	<i>Dacryodes buethneri</i>	?	a	a	arbre	sci/hé	primaire sempervirent
	Burseraceae	<i>Dacryodes edulis</i>	p	p	a	arbre	sci/hé	sec. vieille semp/semi-déc
	Burseraceae	<i>Dacryodes heterotricha</i>	?	?	a	arbre	?	primaire semp/semi-déc
	Burseraceae	<i>Dacryodes igaganga</i>	?	a	a	arbre	sciaphile	primaire sempervirent
	Burseraceae	<i>Dacryodes yangambiensis</i>	p	p	p	arbre	?	primaire semp/semi-déc
CAE AFZ SPP	Fabaceae	<i>Azelia bipindensis</i>	p	p	p	arbre	sci/hé	sec. vieille semp/semi-déc
CAE BER SPP	Fabaceae	<i>Berlinia acuminata</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia auriculata</i>	p	a	a	arbuste	sciaphile	sec. vieille semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia bracteosa</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia confusa</i>	a	a	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia grandiflora</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	sec. vieille semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Berlinia viridicans</i>	a	a	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
CAE BOB FIS	Fabaceae	<i>Bobgunnia fistuloides</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
CAE CYN SPP1	Fabaceae	<i>Cynometra hankai</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire sempervirent

.../.. Tableau 1. Suite.

Type anthracologique	Taxons retenus après identification			Présence		Appréciation écologique		
	Famille	Espèce	BC	Kis	Yok	Forme	Tempérament	Type de forêt
CAE CYN SPP2	Fabaceae	<i>Cynometra sessiliflora</i>	p	p	p	arbre	héliophile	primaire semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Cynometra manni</i>	a	a	a	arbre	héliophile	primaire semp/semi-déc
CAE GIL DEW	Fabaceae	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Julbernardia seretii</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire sempervirent
CAE JUL SPP	Fabaceae	<i>Julbernardia pellegriana</i>	p	a	a	arbre	sciaphile	primaire sempervirent
	Fabaceae	<i>Oxystigma oxypylum</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
CAE OXY OXY	Fabaceae	<i>Prioria oxypylla</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Fabaceae	<i>Prioria buchholzi</i>	p	p	a	arbre	?	primaire semp/semi-déc
CAE SCO ZEN	Fabaceae	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Celtidaceae	<i>Trema orientalis</i>	p	p	a	arbre	héliophile	sec. vieille semi-décidue
CAN TRE ORI	Chrysobalanaceae	<i>Parinari congensis</i>	p	p	a	arbre	héliophile	primaire semp/semi-déc
	Chrysobalanaceae	<i>Parinari excelsa</i>	p	p	p	arbre	sci/hé	primaire sempervirent
CLU GAR PUN	Clusiaceae	<i>Garcinia punctata</i>	p	p	p	arbre	héliophile	primaire semp/semi-déc
	Clusiaceae	<i>Garcinia smeathmannii</i>	p	p	a	arbuste	héliophile	primaire sempervirent
COM COM SPP	Combretaceae	<i>Combretum lokele</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Combretaceae	<i>Combretum congolanum</i>	p	p	a	liane	sciaphile	primaire semp/semi-déc
COM COM SPP	Combretaceae	<i>Combretum cuspidatum</i>	p	p	a	liane	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Combretaceae	<i>Combretum mortehanii</i>	p	p	a	liane	?	sec. vieille semp/semi-déc
DIC DIC SPP	Combretaceae	<i>Combretum robynsvii</i>	p	p	a	liane	sciaphile	primaire semp/semi-déc
	Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum heudelotii</i>	p	p	a	arbre	?	primaire semp/semi-déc
EBE DIO SPP1	Dichapetalaceae	<i>Dichapetalum madagascariense</i>	p	p	a	arbre	?	primaire semp/semi-déc
	Ebenaceae	<i>Diospyros bipindensis</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc
EBE DIO SPP1	Ebenaceae	<i>Diospyros canaliculata</i>	p	p	a	arbre	sciaphile	primaire semp/semi-déc

../. Tableau 1. Suite.

Type anthracologique	Taxons retenus après identification		Présence			Appréciation écologique		
	Famille	Espèce	BC	Kis	Yok	Forme	Tempérament	Type de forêt
EBE DIO SPP2	Ebenaceae	<i>Diospyros hoyleana</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire sempervirent
	Ebenaceae	<i>Diospyros conocarpa</i>	a	a	a	arbre	sciaphile	primaire scmp/semi-déc
	Ebenaceae	<i>Diospyros crassiflora</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire scmp/semi-déc
	Ebenaceae	<i>Diospyros piscatoria</i>	?	?	a	arbre	sciaphile	primaire scmp/semi-déc
IRV IRV GAB	Irvingiaceae	<i>Irvingia gabonensis</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire scmp/semi-déc
IRV IRV GRA	Irvingiaceae	<i>Irvingia grandifolia</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire scmp/semi-déc
MAL GRE PIN	Malvaceae	<i>Grewia pinnatifida</i>	p	p	p	arbuste	?	primaire scmp/semi-déc
	Malvaceae	<i>Grewia oligoneura</i>	p	p	a	arbre	?	primaire scmp/semi-déc
PAP AMP SPP	Fabaceae	<i>Amphimus pterocarpoides</i>	p	p	p	arbre	sci/hé	primaire semi-décidue
	Fabaceae	<i>Amphimas ferrugineus</i>	p	p	a	arbre	sci/hé	primaire sempervirent
PAP PTE SOY	Fabaceae	<i>Pterocarpus soyauxii</i>	p	p	p	arbre	sciaphile	primaire scmp/semi-déc
PHY UAP SPP2	Euphorbiaceae	<i>Uapaca corbisieri</i>	p	p	a	arbre	?	sec. vicille scmp/semi-déc
	Euphorbiaceae	<i>Uapaca guineensis</i>	p	p	a	arbre	?	sec. vieille scmp/semi-déc
PUT DRY SPP	Euphorbiaceae	<i>Drypetes gossweileri</i>	p	p	p	arbre	?	primaire scmp/semi-déc
	Euphorbiaceae	<i>Drypetes litava</i>	p	p	p	arbre	?	primaire scmp/semi-déc
	Euphorbiaceae	<i>Drypetes paxii</i>	a	a	a	arbre	?	primaire scmp/semi-déc
RHI CAS SPP	Rhizophoraceae	<i>Cassipourea barteri</i>	p	a	a	arbuste	?	primaire sempervirent
	Rhizophoraceae	<i>Cassipourea gummiflua</i>	p	?	a	arbre	?	primaire scmp/semi-déc
VOC ERI EXS	Vochysiaceae	<i>Eriomadelpheus exsul</i>	p	p	a	arbre	héliophile	primaire scmp/semi-déc

Sur les 4 000 fragments de charbons de bois analysés, 70 taxons botaniques ont été identifiés. Parmi ceux-ci, 40 taxons proviennent des assemblages de charbons de bois extraits des sols des peuplements à *P. elata*. Le tableau 1 présente les 30 autres taxons botaniques qui ont été identifiés dans les assemblages de charbons de bois extraits des sols de la forêt à *G. dewevrei*, de la forêt à Marantaceae et de la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*.

Les images illustrent les trois plans d'observation anatomique (transversal, tangentiel, radial) de *S. zenkeri* (Figure 3) et de *G. dewevrei* (Figure 4) identifiés dans les assemblages de charbons de bois collectés dans les sols des peuplements forestiers correspondants. Des images de *Garcinia punctata* Oliv. (Figure 5) et de *Pterocarpus soyauxii* Taub. (Figure 6), espèces identifiées dans la forêt à Marantaceae, sont également montrées.

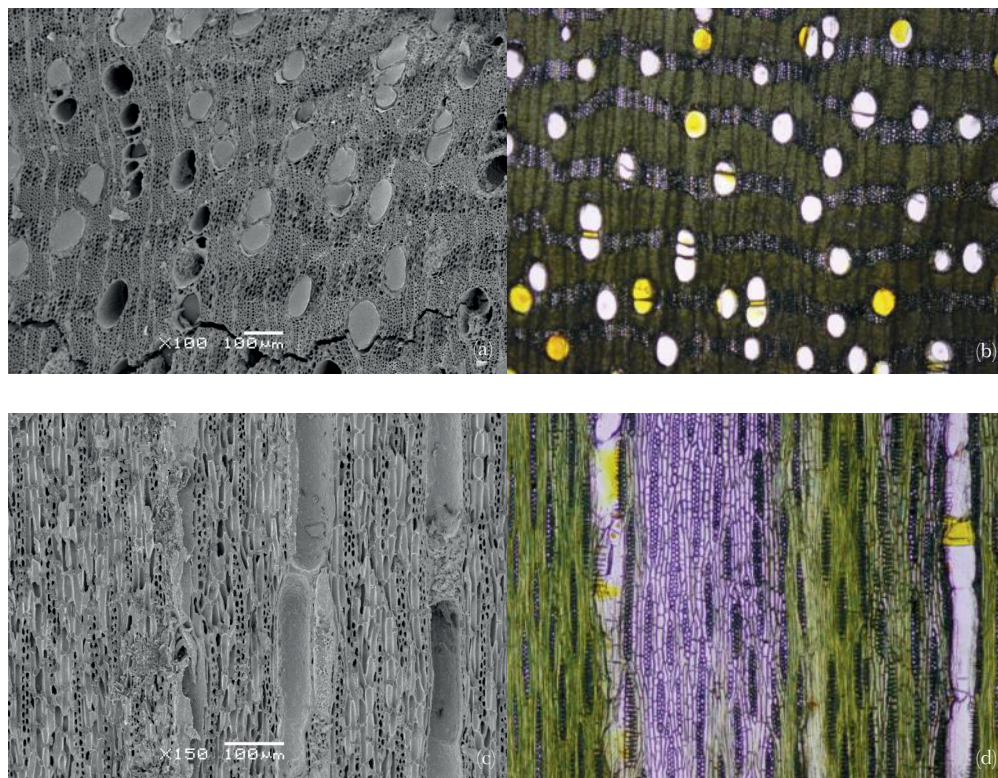
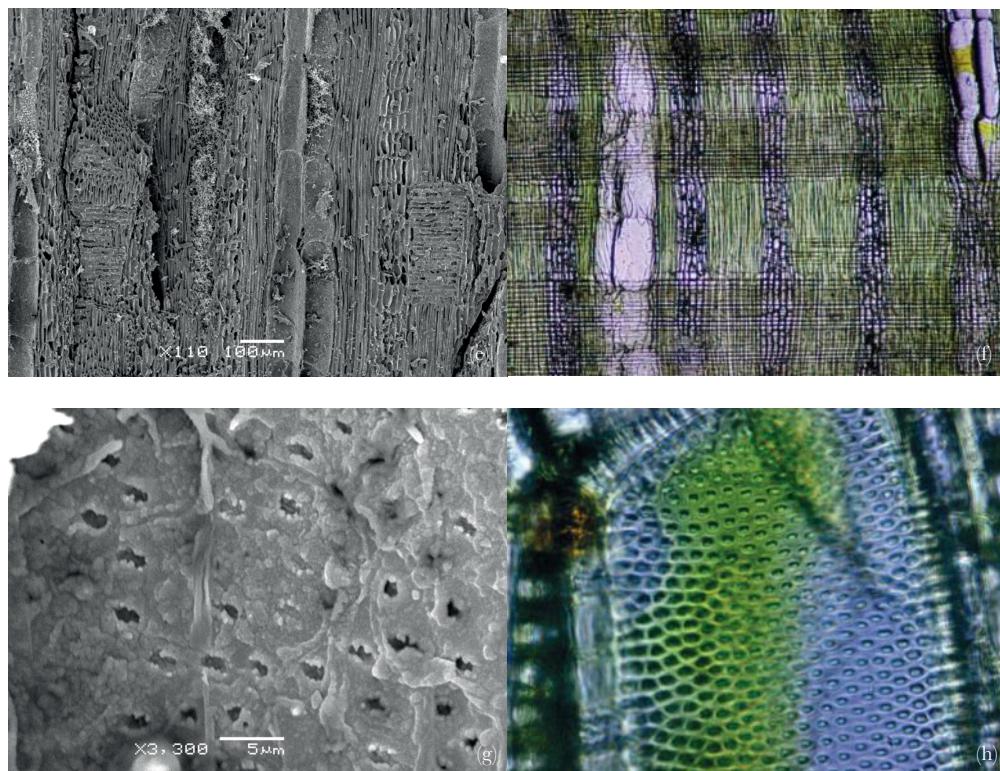


Figure 3. Images de *Scorodoploeus zenkeri* (Fabaceae). **À gauche** du haut vers le bas, les images des plans transversal, tangentiel et radial (Figures a-c-e-g) obtenues par Scanning Electron Microscope (SEM) (Hubau, 2013) du fragment de charbon de bois B1PPEIII 0-10-1. **À droite** du haut vers le bas, les plans transversal, tangentiel et radial (Figures b-d-f-h) des images prises au microscope à lumière transmise de l'échantillon du bois de référence Tw935. Réserve forestière de Yoko.



../. **Figure 3.** Suite.

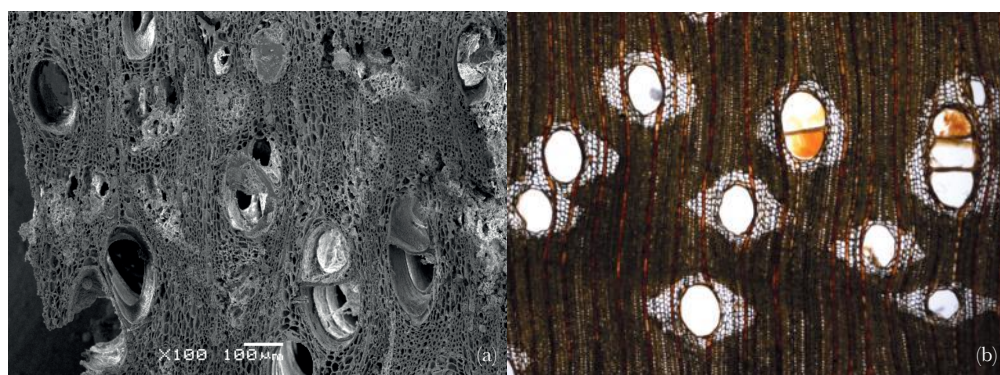
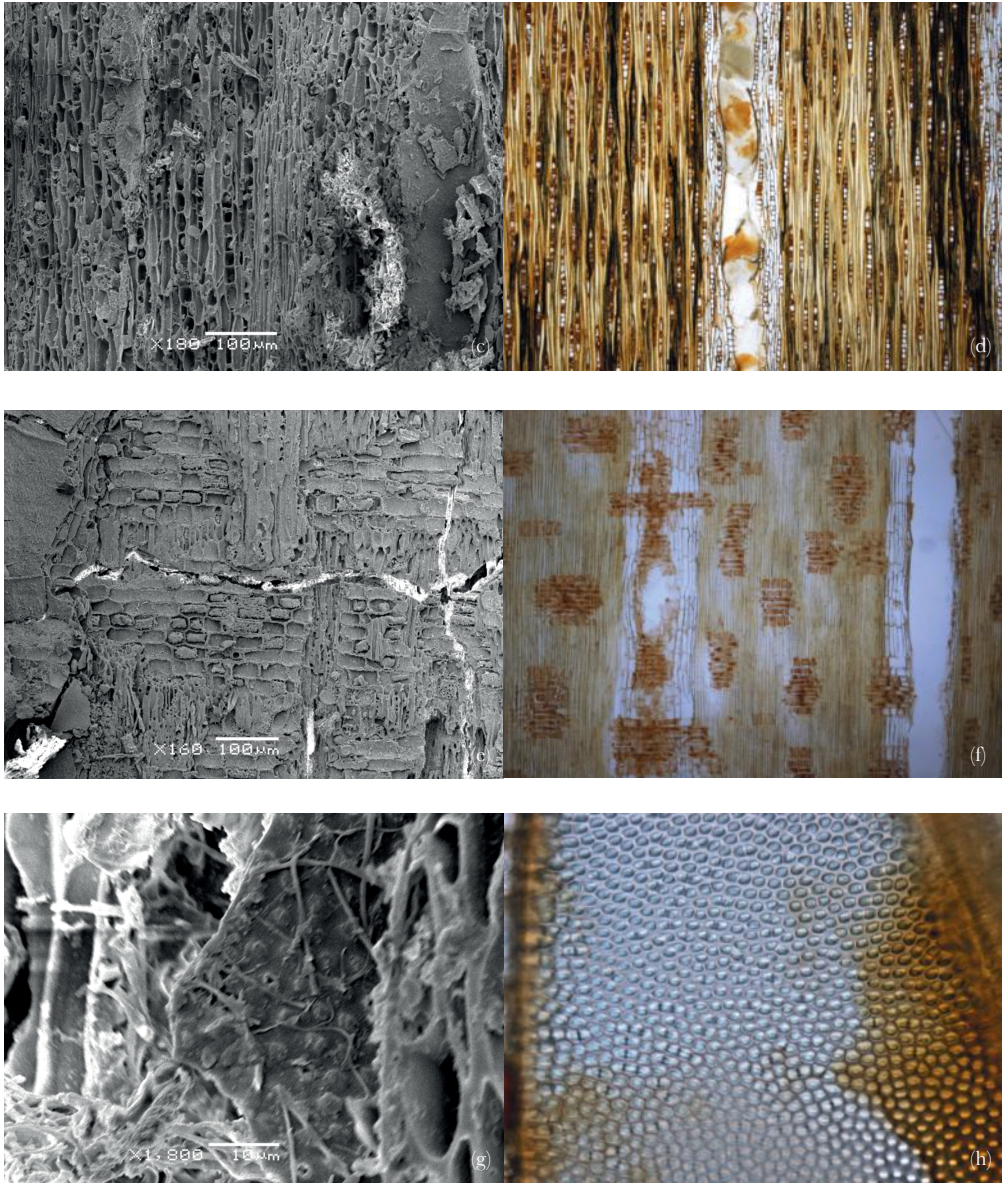


Figure 4. Images de *Gilbertiodendron dewevrei* (Fabaceae). **À gauche** du haut vers le bas, les images des plans transversal, tangentiel et radial (Figures a-c-e-g) obtenues par Scanning Electron Microscope (SEM) (Hubau, 2013) du fragment de charbon de bois B1 PPE IV 0-10-6. **À droite** du haut vers le bas, les plans transversal, tangentiel et radial (Figures b-d-f-h) des images prises au microscope à lumière transmise du bois de l'échantillon de référence Tw53022. Réserve forestière de Yoko.



../.. **Figure 4.** Suite.

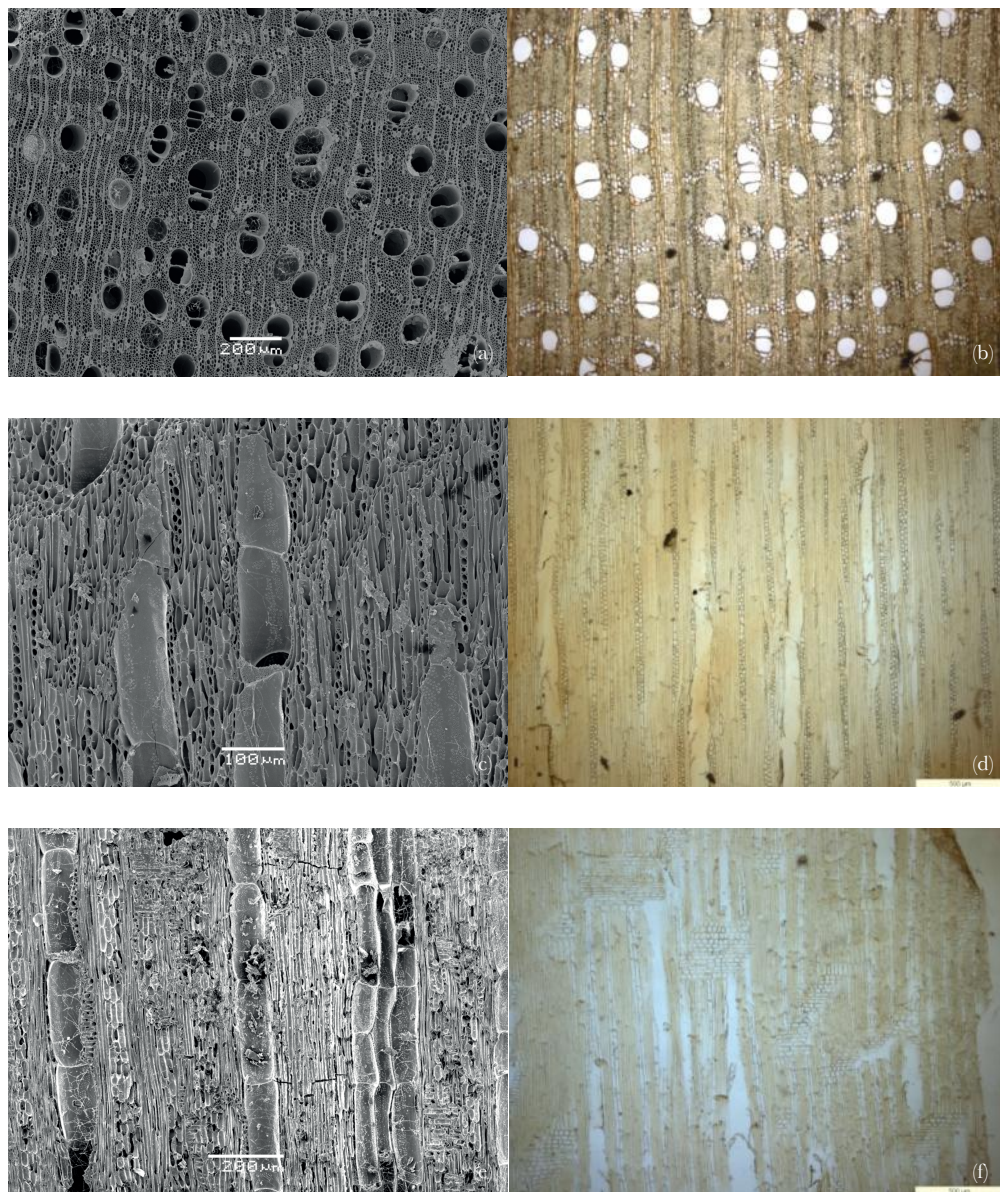
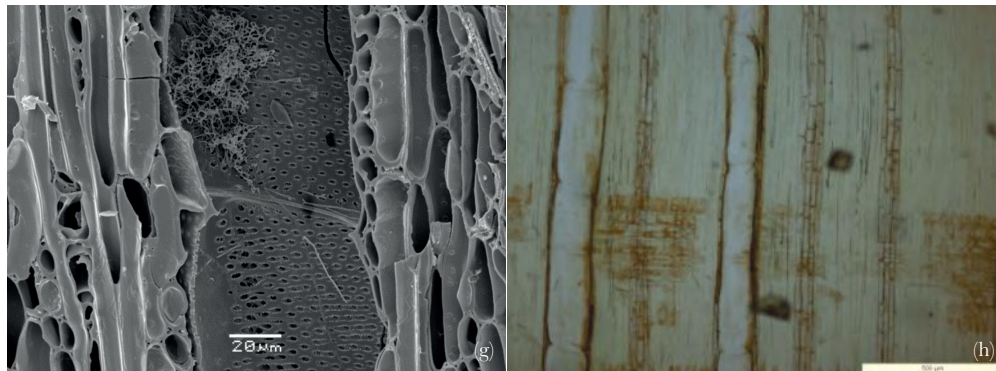


Figure 5. Images de *Garcinia punctata* (Clusiaceae). **À gauche** du haut vers le bas, les images des plans transversal, tangentiel et radial (Figures a-c-e-g) obtenues au Scanning Electron Microscope (SEM) du fragment de charbon de bois B2 PPE II 30-40-3. **À droite** du haut vers le bas, les plans transversal, tangentiel et radial (Figures b-d-f-h) des images prises au microscope à lumière transmise de l'échantillon du bois de référence Tw26677. Réserve forestière de Yoko.



../.. **Figure 5.** Suite.

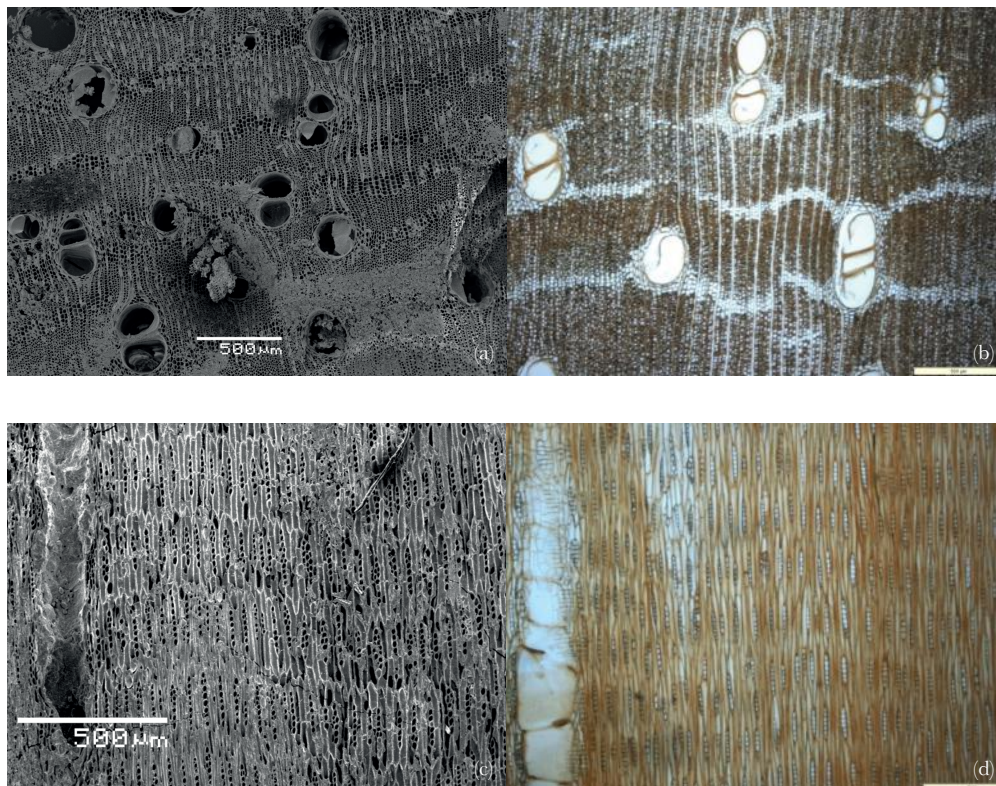
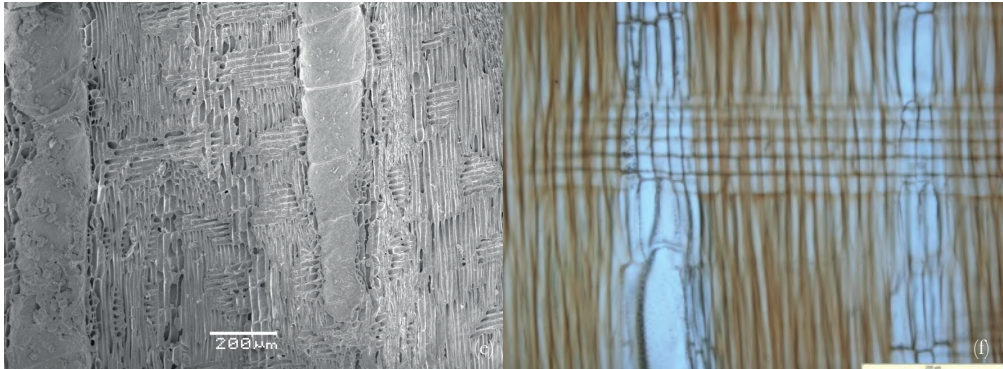


Figure 6. Images de *Pterocarpus soyauxii* (Fabaceae). **À gauche** du haut vers le bas, les images des plans transversal, tangential et radial (Figures a-c-e) obtenues au Scanning Electron Microscope (SEM) du fragment de charbon de bois B2 PPE I 20-30-1. **À droite** du haut vers le bas, les plans transversal, tangential et radial (Figures b-d-f) des images prises au microscope à lumière transmise de l'échantillon du bois de référence Tw369. Réserve forestière de Yoko.



../.. **Figure 6.** Suite.

4. Discussion

Il est intéressant de noter que les profils qui contiennent des tessons de poteries (détails dans Tshibamba et al. [2020], *Perspectives de reconstitution historique de la flore de la réserve forestière de Yoko à travers l'analyse de l'anthracomasse de ses sols*) sont ceux qui présentent beaucoup de types anthracologiques (29 types anthracologiques aux côtés des tessons de poterie dans le profil B1 PPE IV, de même pour les profils B2 MPE II avec 15 types anthracologiques, B2 GPE V avec 11 types anthracologiques). La présence de ces tessons (10 au total) constitue une preuve de l'occupation humaine dans la réserve forestière de Yoko et renforce l'hypothèse de l'occurrence de perturbations passées d'origine anthropique. Des études récentes attestent également de la présence de tessons de poteries dans les sols forestiers de la région de Kisangani (Tshibamba et al., 2013), de la forêt de Mayumbe (Hubau, 2013) et de la forêt du nord du Cameroun (Morin-Rivat et al., 2014).

L'existence de la forêt primaire, avec prédominance de *S. zenkeri*, remonte aux derniers millénaires (2 300 cal yr BP) avant l'installation de la végétation ligneuse actuelle dans la réserve forestière de Yoko. Elle est mise en évidence par 70 taxons botaniques majoritairement caractéristiques de la forêt primaire qui ont été identifiés dans les assemblages des charbons de bois extraits des sols des peuplements forestiers présents actuellement dans la réserve : les peuplements à *P. elata*, la forêt à *G. deweyrei*, la forêt à Marantaceae et la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. L'identification des anciens taxons botaniques qui occupaient les zones forestières de la réserve forestière de Yoko peut être interprétée comme un indicateur de la dynamique de la succession de la végétation ligneuse de cette réserve, dont les perturbations forestières sont mises en cause.

Les charbons de bois sont des vestiges des feux anciens dont la chronologie a pu être établie en cinq phases grâce à l'analyse radiocarbone. Ces vestiges et les tessons de poteries retrouvés attestent indubitablement de l'occurrence de perturbations forestières anthropiques passées qui sont, en grande partie, à l'origine de la flore actuelle. À la différence des profils qui contiennent peu de types anthracologiques, il convient de noter que

les profils qui en contiennent beaucoup, enregistrent également la présence de taxons caractéristiques de la forêt secondaire, et que ce sont eux aussi qui contenaient les tessons de poteries. Une telle accumulation des types anthracologiques peut être interprétée comme l'existence d'un foyer de charbons de bois aux endroits d'installation des fosses. La coexistence de types anthracologiques aux côtés de tessons de poterie a été mise en évidence dans les profils B1 PPE IV et B2 GPE V avec 8 types anthracologiques et dans le profil B2 MPE II avec 15 types anthracologiques. Une accumulation similaire de 32 types anthracologiques dans le même profil avec des tessons de poterie a été trouvée par Hubau et al. (2014; 2015) dans les sols de Lukula de la forêt de Mayombe. Ceci renforce encore l'idée que l'occupation humaine passée peut être à l'origine de perturbations forestières.

Parmi les taxons botaniques identifiés dans les charbons de bois extraits sous la forêt à *G. dewevrei*, la forêt à Marantaceae et la forêt à *S. zenkeri*, notons l'absence presque totale des taxons des forêts secondaires (vieille et jeune). Par ailleurs, les taxons des forêts secondaires sont dominants et abondants dans la composition floristique actuelle de ces peuplements forestiers. Ceci peut être interprété comme la succession végétale dans cette réserve. Contrairement aux profils pédoanthracologiques présents sous les peuplements actuels de *P. elata*, la présence des taxons caractéristiques de la forêt secondaire dans les assemblages de charbons de bois constitue un indicateur important de changement dans la composition floristique. Ce changement peut avoir pour cause les perturbations forestières occasionnées par les incendies, qui ont ouvert une partie importante de la canopée en favorisant ainsi l'installation des taxons de la forêt secondaire, tel que *P. elata*, plusieurs fois retrouvé.

Ces résultats confirment les observations d'autres chercheurs. À titre indicatif, Gillet (2013) souligne que les formations végétales des forêts tropicales humides ont fortement changé en réponse à des perturbations naturelles et anthropiques. Pour Lubini (1982), les espèces qui recolonisent les trouées créées par les perturbations forestières forment un noyau d'espèces nettement différentes de celles antérieurement présentes. Ce qui peut donc être le cas pour les zones forestières colonisées actuellement par ces peuplements forestiers dans la réserve forestière de Yoko. L'évolution de la végétation ligneuse de ces types forestiers a vraisemblablement pour cause une destruction par le feu, suivie de l'ouverture de la canopée qui a permis un éclaircissement plus important des zones concernées et donc l'installation des espèces héliophiles. Au fur et à mesure de leur cohabitation, ces espèces ont entièrement refermé la canopée des zones perturbées. Ce genre de processus est responsable de la mise en place d'une mosaïque de peuplements hétérogènes et de la prédominance actuelle des espèces héliophiles dans la réserve forestière de Yoko. Il est même permis de penser que ces mêmes processus de perturbation ont affecté la stabilité du domaine forestier tropical africain au cours des trois derniers millénaires (Oldeman, 1990).

Contrairement à la stabilité généralement admise de la forêt à *G. dewevrei* (Gérard, 1960), des fragments de charbons de bois appartenant à *G. dewevrei* ont été identifiés et paraissent même prédominer dans les assemblages de charbons de bois extraits des sols des peuplements actuels de *P. elata*, de Marantaceae et de la forêt semi-décidue à *S. zenkeri*. Par contre, il apparaît que la végétation ligneuse de la forêt semi-décidue à *S. zenkeri* est restée stable. Cette stabilité peut être traduite par l'absence de *P. elata* dans

les assemblages de charbons de bois collectés dans le sol de ce type peuplement, mais aussi par l'abondance de *S. zenkeri* dans la composition floristique actuelle.

5. Conclusions

La réserve forestière de Yoko renferme, sous forme de charbons de bois, des taxons botaniques anciens, enfouis à différents niveaux de profondeur dans les sols des peuplements forestiers actuels. Ces taxons sont majoritairement caractéristiques de la forêt primaire avec prédominance de *S. zenkeri* et de *G. deweyrei*. La présence de *P. elata* dans les assemblages de charbons de bois des sols forestiers et dans la composition floristique actuelle peut être considérée comme un indicateur de l'évolution de la végétation dans la dynamique de succession forestière.

La végétation des forêts semi-décidue à *S. zenkeri*, à Marantaceae et à *P. elata* a subi une importante évolution de sa composition floristique après les perturbations. Cette évolution est illustrée par la présence de taxons caractéristiques de la forêt secondaire, comme en témoigne la présence de *P. elata* dans les assemblages de charbons de bois, mais aussi la cohabitation de l'espèce dans la flore actuelle. Par contre, la végétation de la forêt à *G. deweyrei* est conservée même après les perturbations. Cette stabilité est illustrée par l'absence des taxons de la forêt secondaire, par la prédominance de *S. zenkeri*, par l'absence de *P. elata* dans les charbons de bois ainsi que par la composition floristique actuelle.

Une chronologie des feux anciens en cinq phases remonte jusqu'à $2\,300 \pm 30$ cal yr BP. Ces phases sont regroupées en trois âges : un âge récent situé entre 0 et 498 cal yr BP, un âge intermédiaire situé entre 562 et 1 064 cal yr BP et un âge ancien situé entre 1 071 et 2 341 cal yr BP. Cette chronologie des feux, couplée aux taxons botaniques identifiés dans les assemblages de charbons de bois, renforce l'hypothèse de l'origine anthropique de perturbations dans la réserve forestière de Yoko, souvent considérée comme exempte de traces de perturbations. La découverte de tessons de poterie parmi les fragments de charbons de bois renforce encore plus cette hypothèse et constitue même un indice indiscutable de l'occupation de l'espace forestier par des populations humaines.

Bibliographie

- Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézé P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Végétatio*, **87**, 151-173.
- Bergaglio M., Talon B. & Médail F., 2004. *Histoire et dynamique des forêts de l'ubac du massif des Maures (Var) au cours des derniers 7000 ans*. Marseille, France : Institut méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie.
- Boyemba F.B., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Carcaillet C. & Talon B., 1996. Aspects taphonomiques de la stratigraphie et de la datation de charbons de bois dans les sols : exemple de quelques sols des Alpes. *Géogr. Phys. Quat.*, **50**(2), 233-244.

- Carcaillet C. & Thinon M., 1996. Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, **91**, 399-416.
- Carcaillet C. & Brun J.J., 2000. Changes in landscape structure in the north western Alps over the last 7000 years: lessons from soil charcoal. *J. Vég. Sci.*, **11**, 705-714.
- Clark J.S., Merkt J. & Muller H., 1989. Post-glacial fire, vegetation, and human history on the northern alpine forelands, south-western Germany. *J. Ecol.*, **77**, 897-925.
- Cordonnier T., 2004. *Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers*. Thèse de doctorat : Université Paris XI, France.
- Dhetchuvi M.M., 1996. Aperçu sur les groupements secondaires à Marantaceae, Zingiberaceae et Costaceae de la Forêt des abeilles (Gabon). In: van der Maesen L.J.G., vander Burgt X.M. & van Medenbach de Rooy J.M. (eds). *The biodiversity of African plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Doucet J.L., 2003. *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thèse de doctorat : Faculté universitaire des Sciences agronomiques, Gembloux, Belgique.
- Florence J., 1981. *Chablis et sylvoigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de doctorat : Université Louis Pasteur, Strasbourg, France.
- 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, Gembloux, Belgique.
- Gérard Ph., 1960. Étude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région de l'Uele. *Publ. INEAC, Série Scient.*, **87**, 159 p.
- Hébert A., 2001. *Les forêts tropicales dans la vie des hommes*. Montpellier : CIRAD, 15 p. Salon international de l'agriculture. 38, Paris, France, 18 Février 2001/25 Février 2001.
- Hogg A.-G. et al., 2013. Shcal13 Southern hemisphere calibration, 0–50,000 years cal BP. By the Arizona Board of Regents on behalf of the University of Arizona. *Radiocarbon*, **55**(4), 1889-1903.
- Hubau W., 2013. *Exploring charcoal as a natural archive for palaeofire and vegetation history of the Mayumbe, Democratic Republic of the Congo*. Ph.D. thesis: Ghent University, Belgium.
- Hubau W. et al., 2012. Charcoal identification in species-rich biomes: A protocol for Central Africa optimised for the Mayumbe forest. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **171**, 164-178.
- Hubau W. et al., 2014. Archaeological charcoals as archives for firewood preferences and vegetation composition during the late Holocene in the southern Mayumbe, Democratic Republic of the Congo (DRC). *Veget. Hist. Archaeobot.*, **25**, 591-606.
- Hubau W., Van den Bulcke J., Vanacker J. & Beeckman H., 2015. Charcoal-inferred Holocene fire and vegetation history linked to drought periods in the Democratic Republic of Congo. *Glob. Change Biol.*, **21**, 2296-2308.
- IAWA, 1989. List of microscopic features for hardwood identification: with an appendix on non anatomical information. *IAWA Bull.*, **10**(3), 221-332.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC, Série Sc.*, **63**, 89 p.
- Lejoly J., Ndjele Mianda-Bungi L. & Geerincq D., 2010. Catalogue-Flore des plantes vasculaires des districts de Kisangani et de la Tshopo (R.D. Congo), 4^e édition. *Taxonomania*, **30**.
- Libby W.F., 1955. *Radiocarbon dating*. 2nd Ed. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press.
- Lomba B.L. & Ndjele Mianda-Bungi L., 1998. Utilisation de la méthode de transect en vue de l'étude de la phytodiversité dans la Réserve de Yoko (Ubundu, R.D. Congo). *Ann. Fac. Sci. Univ. Kisangani*, **11**, 35-46.

- Lubini A., 1982. *Végétation messicole et post culturale de Kísangani et de la Tshopo (Haut Zaire)*. Thèse de doctorat : Université de Kísangani, République démocratique du Congo.
- Maley J., 1981. *Études palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord tropicale de 30 000 ans à l'époque actuelle*. Travaux et Documents n° 129. Paris : Orstom.
- Maley J., 1990. L'histoire récente de la forêt dense humide africaine : essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. In : Lafranchi R. & Schwartz D. (éds.). *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris : Orstom.
- Maley J., 2003. Synthèse sur l'histoire de la végétation et du climat en Afrique centrale au cours du Quaternaire récent. In : Froment A. & Guffroy J. (éds.). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. Paris : IRD.
- Meunier Q., Moumbogou C. & Doucet J.L., 2015. *Les arbres utiles du Gabon*. Gembloux, Belgique : Presses agronomiques de Gembloux.
- Morin-Rivat J. et al., 2014. New evidence of human activities during the Holocene in the lowland forests of the northern Congo Basin. *Radiocarbon*, **56**(1), 209-220.
- Norton T.W., 1996. Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.*, **85**, 1-7.
- Nshimba S.M., 2008. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kísangani, RDC*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Oldeman A.A., 1990. *Forests: elements of silvology*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag.
- Pons A. & Quézel P., 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the mediterranean region. In: Gomez-Campo C. (ed.). *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dordrecht, The Netherlands: Junk Publishers.
- Puig H., 2001. *Forêt tropicale humide*. Paris : Édition Belin.
- Rovin V., Touflan P., Botta L. & Talon B., 2007. Histoire de la dynamique végétale passée des forêts anciennes du Queyras. *Ann. sci. massif Mont Viso*, **4**, 27-45.
- Scott A.C., 2000. The Pre-Quaternary history of fire. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **164**, 281-329.
- Sheail J., 1980. *Historical ecology: the documentary evidence*. Cambridge, United Kingdom: Institute of Terrestrial Ecology.
- Talon B., 1997. *Évolution des zones supraforestières des Alpes sud-occidentales françaises au cours de l'Holocène. Analyse pédoanthracologique*. Thèse de doctorat : Université d'Aix-Marseille III, France.
- Talon B., Carcaillet C. & Thinon M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quat.*, **52**(2), 195-208.
- Taylor R.E., 1987. *Radiocarbon dating: an archaeological perspective*. London: Academic Press.
- Thinon M., 1978. La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le néolithique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **287**, série D, 1 203-1 246.
- Touflan P. & Talon B., 2008. Histoire et dynamique d'une forêt subalpine (Alpes du Sud, Queyras) en vue de la reconstitution des paysages du passé. In : Galop D. (dir.). *Paysages et environnement*. Besançon, France : Presses universitaires de Franche-Comté.
- Tshibamba M.J., 2015. *Approche pédoanthracologique pour l'étude de l'origine des peuplements à Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen dans la Réserve Forestière de Yoko/RDC*. Thèse de doctorat : Université de Kísangani, République démocratique du Congo.
- Tshibamba M.J. et al., 2013. L'approche pédoanthracologique pour la mise en évidence d'indices de perturbation ; cas des forêts de la région de Kísangani. *Ann. Fac. Sci.*, **15**, 96-111.

Tshibamba M.J. et al., 2020. Perspectives de reconstitution historique de la flore de la réserve forestière de Yoko à travers l'analyse de l'anthracomasse de ses sols. In : Bogaert J. et al. (éds). *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

White L.J.T., 1992. *Vegetation history and logging disturbance: effects on rain forest mammals in the Lope Reserve, Gabon*. Ph.D. thesis: University of Edinburgh, Scotland.

Webographie

<http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/recherche.php?langue=frdu> 01/06-30/07/2015.

<http://www.insidewood.lib.ncsu.edu/search> (du 15/01 au 25/07/2015).

Chapitre 10

Estimation de la biomasse aérienne par utilisation des grands arbres dans la réserve forestière de Yoko

Wilfred KOMBE IBEY, Jean-Paul KIBAMBE LUBAMBA, Nicolas BELLEMANS, John TSHIBAMBA MUKENDI, Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE & Pierre DEFOURNY

Depuis l'avènement du mécanisme REDD+, l'estimation précise de la biomasse ligneuse aérienne est au centre des enjeux environnementaux actuels. La majorité des équations allométriques disponibles ont été établies au moyen de variables dendrométriques issues de méthodes destructives et incluant, hormis la hauteur et la densité de bois, un spectre limité de diamètre à hauteur de poitrine. Cette étude a pour objectif de tester une méthode non destructive de mesure de variables dendrométriques en vue d'estimer la biomasse aérienne en forêt tropicale dense humide, à partir des équations allométriques les plus adaptées pour une forêt dense humide sur terre ferme au nord-est de la République démocratique du Congo. Les résultats indiquent que les arbres émergents stockent à eux seuls 41 % de la biomasse aérienne de l'ensemble de la placette. Ce pourcentage augmente jusqu'à 67 % lorsqu'on regroupe les espèces dominantes et émergentes. Cette étude montre aussi qu'il est possible d'estimer le diamètre à partir de la couronne de l'arbre mesurée sur des images satellites à très haute résolution spatiale pour des espèces émergentes et dominantes. De très fortes corrélations entre le diamètre mesuré sur le terrain et le diamètre de la couronne mesurée par satellite ont été obtenues pour les espèces *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler et *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, tandis que cette corrélation était très satisfaisante pour les espèces *Entandrophragma* spp., *Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan et *Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm.

Estimation of the areal biomass in the Yoko forest Reserve through the use of its large trees

Since the launch of the REDD+ mechanism, the accurate estimation of above-ground woody biomass is one of the current key environmental challenges. Most of the available allometric equations were established using destructive methods from dendrometric variables including, apart from height and wood density, a limited spectrum of diameters at breast height. The purpose of this study is to experiment a non-destructive method for collecting dendrometric data to estimate tropical forest woody biomass using the most locally adapted allometric equations for a dense rainforest in the north-east of the Democratic Republic of the Congo. The results indicate that the emergent trees alone store 41% of the above-ground woody biomass of the entire forest plot. This percentage increases to 67% when combining dominant and emerging species. This study also demonstrates the feasibility to estimate tree diameter from the tree crown size measured by very high spatial resolution satellite images for

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

emerging and dominant species. Very strong correlations between field-measured diameter and crown diameter measured by satellite imagery were obtained for both *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler and *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, while this correlation was found quite satisfactory for the species *Entandrophragma* spp., *Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan and *Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm.

1. Introduction

Les forêts tropicales sont au cœur des enjeux actuels liés aux changements climatiques (FAO & ITTO, 2011 ; Saatchi, 2011 ; de Wasseige et al., 2014), du fait de leur capacité à sequestrer d'importantes quantités de carbone (Gibbs et al., 2007 ; Baccini et al., 2008 ; Verhegghen et al., 2012 ; Djomo et al., 2016). Depuis l'avènement du mécanisme de « Réduction des Émissions dues à la Déforestation et à la Dégradation des forêts, y compris la conservation, la gestion durable des forêts et l'amélioration des stocks de carbone forestier (REDD+) », on assiste à un regain d'intérêt pour l'estimation de la biomasse ligneuse aérienne (BA) et des stocks de carbone forestier dans les pays du bassin du Congo (Baccini et al., 2008 ; Djomo et al., 2010 ; Verhegghen et al., 2012 ; Fayolle et al., 2013 ; Ngomanda et al., 2014) comme en République démocratique du Congo (Ebuy et al., 2011). Ces estimations sont cruciales, notamment parce qu'elles devraient permettre aux pays forestiers du bassin du Congo de rapporter des réductions d'émissions certifiées, et bénéficier en retour de compensations financières dans le cadre des paiements basés sur les résultats du mécanisme REDD+ (Hirata et al., 2012 ; Young et al., 2014).

De nombreuses études d'estimation de BA ont été conduites à travers diverses zones climatiques (Brown, 1997), aux échelles globale (Chave et al., 2005 ; Chave et al., 2014), régionale (Young et al., 2014 ; Djomo et al., 2016) et nationale (Djomo et al., 2010 ; Ebuy et al., 2011 ; Fayolle et al., 2013 ; Ngomanda et al., 2014). Certaines d'entre elles ont questionné la fiabilité des équations allométriques (EA) dites pantropicales pour des estimations aux échelles nationale ou locale (Ebuy et al., 2011 ; Fayolle et al., 2013 ; Ngomanda et al., 2014) et encouragé le développement d'EA locales (Djomo et al., 2010 ; Ngomanda et al., 2014) et régionales (Djomo et al., 2016).

Ces équations sont généralement construites sur base de variables dendrométriques incluant le diamètre à hauteur de poitrine (DHP), la densité du bois (ρ) et la hauteur de la canopée (H). Ces variables sont reconnues comme étant suffisamment fiables pour la quantification du CO₂ émis ou séquestré par les écosystèmes forestiers et pour l'estimation de la BA par des méthodes destructives (Chave et al., 2005 ; Djomo et al., 2010 ; Ngomanda et al., 2014) ou non destructives (Vann et al., 1998 ; Montès et al., 2000). Ces dernières consistent à appliquer aux mesures faites sur les arbres, l'analyse d'indices de végétation, la *Partial Least Square Regression* (PLSR), le *Multiplicative Power Model* (MPM), le volume et la densité d'arbres estimés à partir de photographies orthogonales (Montès et al., 2000) et l'analyse de la relation et/ou de la variation allométrique (Telenius & Verwijst, 1995 ; Vann et al., 1998 ; Castelan-Estrada et al., 2002). Les méthodes destructives consistent quant à elles à couper des quantités

appréciables d'espèces forestières pour les sécher et les peser (Ebuy et al., 2011) afin de quantifier la BA. Selon Chave et al. (2004), une destruction d'au moins 100 arbres est recommandée pour dériver une EA optimale.

La méthode destructive comporte un certain nombre d'inconvénients. En effet, particulièrement pour les écosystèmes tropicaux, le recours à cette méthode engendre des tensions socio-culturelles entre les autochtones et les chercheurs (Djomo et al., 2010). Elle est consommatrice de temps (Gibbs et al., 2007 ; Ebuy et al., 2011 ; Fayolle et al., 2013 ; Ngomanda et al., 2014), très coûteuse (Gibbs et al., 2007) et souvent établie sur des petites surfaces, ce qui induit un échantillonnage réduit des espèces. En outre, les DHP inventoriés ne couvrent qu'un spectre limité de diamètres (Djomo et al., 2010 ; Ebuy et al., 2011 ; Fayolle et al., 2013 ; Ngomanda et al., 2014). Ainsi, les EA dérivées dans ces conditions ne sont souvent robustes qu'à l'échelle du site inventorié du fait de l'hétérogénéité spatiale des écosystèmes tropicaux (Gibbs et al., 2007). D'autre part, les EA dites pantropicales dérivées à partir d'un large spectre de diamètres ($DHP > 5$ cm) et couvrant la zone tropicale (Chave et al., 2005 ; Chave et al., 2014) entraînent des sur- ou sous-estimations de la BA dans certaines régions. Ceci est notamment dû au fait que ces équations sont calibrées essentiellement pour la classe des arbres à faible DHP ($< 47,5$ cm) et des dominants ($47,5 \text{ cm} \leq DHP < 67,5$ cm) alors qu'elles intègrent peu d'individus émergents ($DHP \geq 67,5$ cm).

Les méthodes non destructives de collecte de données dendrométriques pour l'estimation de la BA à partir de la télédétection (lidar, radar, etc.) sont par contre moins courantes en dépit d'un intérêt potentiel évident. Ainsi, il convient de rappeler que la seule classe des arbres émergents renferme environ 40% de la BA des forêts tropicales denses humides d'Afrique comparativement à celles d'Asie du Sud-Est et d'Amazonie (Brown, 1996 ; Ferry Slik et al., 2013). Par ailleurs, il est possible d'établir des relations allométriques entre la couronne des arbres et leur DHP (Trichon, 2001). En outre, le recours à la mesure de la couronne des arbres permettrait de réduire le temps et le coût élevé des campagnes de collecte de données sur le terrain (Telenius & Verwijst, 1995 ; Montès et al., 2000 ; Castelan-Estrada et al., 2002 ; Tackenberg, 2007 ; Djomo et al., 2010 ; Ebuy et al., 2011 ; Fayolle et al., 2013).

Cette recherche a pour objectif principal de développer une méthode non destructive de mesure de variable dendrométrique en vue d'estimer la BA en forêt tropicale dense humide à partir des EA les plus adaptées au contexte local. Les objectifs spécifiques poursuivis par cette étude sont de : i) comparer les estimations de la BA obtenue à partir d'EA multispécifiques pantropicales, sous-régionale et locale ; ii) quantifier la contribution des individus émergents ou dominants pour évaluer la BA des placettes d'échantillonnage ; et iii) développer les régressions allométriques mono- et multispécifiques pour la prédiction du DHP des essences émergentes et/ou dominantes sur base des diamètres des couronnes d'arbres préalablement délimitées sur des images satellites à très haute résolution spatiale.

2. Matériel et méthodes

2.1. Zone d'étude

L'étude a été réalisée dans la réserve forestière de Yoko (RFY) au nord-est de la République démocratique du Congo, dans la province de la Tshopo (Figure 1). Cette réserve relève du ministère de l'Environnement et Développement durable et constitue un espace didactique d'observation pour les étudiants et chercheurs en écologie de l'Université de Kisangani. Elle a été créée par ordonnance présidentielle n° 52/104 du 23 février 1959, pour préserver toutes les ressources dont certaines espèces en voie de disparition, telle que *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen (Boyemba, 2011). La RFY se présente comme une pénégaine d'altitude moyenne de 450 m. Elle est soumise à un climat équatorial de type Af, selon la classification de Köppen (Bultot, 1971), caractérisé par une grande saison des pluies (septembre à novembre, avec un maximum en octobre), suivie d'une petite saison des pluies (mars à mai), entrecoupées par deux petites saisons sèches (décembre à février et juin à août). Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 1 728 mm.an⁻¹ (Nshimba, 2008). Les températures sont irrégulièrement réparties durant toute l'année et oscillent entre 19 et 31 °C, soit une température moyenne annuelle de 25,3 °C. L'évapotranspiration moyenne enregistrée entre les années 2005 et 2008 est de 985,5 mm an⁻¹, avec une humidité relative pouvant atteindre 86,9% (Nshimba, 2008). La RFY a un sol ferrallitique, acide et pauvre en matière organique (Mate, 2001). La végétation est principalement dominée par une forêt dense sempervirente de terre ferme à *Scorodophloeus zenkeri* Harms (Fabaceae) et à dominance de *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard (Fabaceae), des forêts secondaires vieilles et jeunes et des complexes agricoles (Vancutsem et al., 2009) (Figure 1).

2.2. Collecte des données

La collecte des données s'est déroulée en deux étapes : la délimitation des diamètres de couronnes des arbres dominants et/ou émergents par photo-interprétation d'image satellite et les mesures dendrométriques sur terrain.

2.2.1. Délimitation des couronnes sur imagerie satellite à très haute résolution spatiale

Les diamètres des couronnes d'arbres composant l'étage supérieur (dominant et/ou émergent) de la forêt homogène et prépondérante dans la zone d'étude, à savoir la forêt dense sempervirente de terre ferme, ont été délimités visuellement sur une image satellite panchromatique acquise par le satellite Pléiade le 20 avril 2013 avec une résolution spatiale de 0,5 m. Les diamètres des couronnes délimités sur l'image satellite sont dénommés DCi dans cette étude.

La méthodologie de délimitation est inspirée de Trichon (2001), qui avait proposé à cette fin sept critères dont quatre relatifs aux caractéristiques des couronnes (la taille, l'état, le contour et l'architecture) ainsi que la couverture foliaire, la texture du feuillage et la couleur. Ces critères avaient par ailleurs été appliqués avec succès dans l'identification de quelques espèces forestières par interprétation visuelle. Les coor-

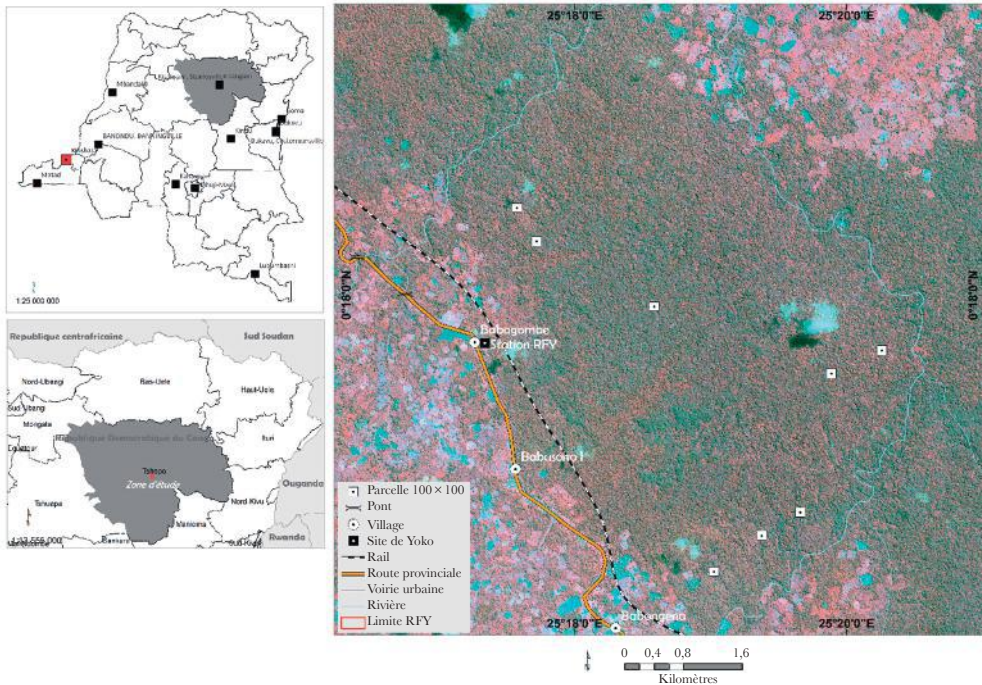


Figure 1. Zone d'étude située dans la réserve forestière de Yoko et localisation des placettes d'échantillonnage d'inventaire forestier sur une composition colorée fausses couleurs infrarouge de l'image satellite Pléiade (2 m de résolution spatiale) acquise le 20-04-2013.

données géographiques du centroïde des couronnes délimitées ont été utilisées pour identifier les arbres sur le terrain afin de procéder à des mesures au sol de la hauteur, du DHP et du diamètre de couronne (DCt) ainsi qu'à l'identification de l'espèce.

2.2.2. Mesures dendrométriques sur terrain

Seize placettes d'échantillonnage de 100 m² et de forme carrée ont été délimitées de manière aléatoire. Douze placettes ont été installées en forêt mixte et quatre en forêt homogène à dominance de *G. dewevrei* (Fabaceae-Caesalpinioideae). Au sein de ces différentes placettes, tous les arbres dont le DHP est supérieur ou égal à 10 cm ont été mesurés tandis que la hauteur a été relevée à l'œil nu étant donné la complexité de sa mesure en forêt tropicale (Brown, 1997 ; Chave et al., 2005 ; Fayolle et al., 2013).

Les inventaires de terrain se sont déroulés d'avril à mai 2014 sous l'hypothèse que la croissance en diamètre des couronnes des arbres n'a pas évolué de manière significative durant l'intervalle de temps entre la date d'acquisition de l'image (20 avril 2013) et la collecte des données sur terrain. À ce titre, les espèces *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie et *G. dewevrei* n'ont pas été prises en compte pour les mesures à partir de l'image satellite étant donné leur croissance verticale rapide et/ou une densité élevée de cimes très continues.

Les couronnes délimitées sur imagerie satellite ont aussi été mesurées sur le terrain (DCt) à l'aide d'un penta-décamètre. Les mesures ont été réalisées à 1,30 m du sol, partant du tronc de l'arbre et suivant la projection des couronnes vues à partir du sol. Enfin, les espèces inventoriées dans les différentes placettes ont été identifiées *in situ* selon leur nom scientifique par un expert forestier. Chaque arbre mesuré a été marqué par la suite afin d'éviter toute redondance de mesure.

2.3. Méthodologie

La méthodologie mise en œuvre comprend trois étapes : i) l'estimation de la BA à partir des variables dendrométriques mesurées sur le terrain ; ii) la détermination du nombre minimum d'essences nécessaires à l'estimation de BA ; et iii) l'estimation du DHP sur base des DCi.

2.3.1. Estimation de la biomasse aérienne

Les noms des espèces identifiées sur le terrain ont été d'abord validés à l'aide des collections du Musée royal de l'Afrique centrale de Tervuren (<http://www.africamuseum.be/>) et de la base de données *The Plant List* (2013) (<http://www.theplantlist.org/>). Les données de densité de bois des essences inventoriées ont été extraites de la base de données mondiale de Chave et al. (2009). Une valeur par défaut pour la densité de bois (à savoir 0,6) a été utilisée pour les espèces inventoriées ne figurant pas dans cette base de données de référence.

La BA a été estimée à l'aide des EA multispécifiques suivantes : Chave et al. (2005 ; 2014), Ngomanda et al. (2014) et Djomo et al. (2016) présentées dans le tableau 1. Ces équations ont été choisies car elles demeurent une alternative crédible pour estimer la BA en région tropicale en l'absence d'équations locales (Fayolle et al., 2013), et particulièrement dans la région de Yangambi en République démocratique du Congo (Ebuy et al., 2011) dont fait partie la zone d'étude. Par ailleurs, l'équation de Ngomanda et al. (2014) a été calibrée en utilisant plus de la moitié d'individus des mêmes familles que celles rencontrées dans la zone d'étude, tandis qu'elle a été développée dans une zone écologique et climatique similaire à Chave et al. (2014). Enfin, Djomo et al. (2016) ont pris en compte les espèces du bassin du Congo et celles de la République démocratique du Congo en particulier, tout en visant un spectre plus large de DHP (soit $10 < \text{DHP} \leq 212$ cm).

La BA ligneuse aérienne a été premièrement calculée par arbre et ramenée par la suite au niveau de la placette (Walker et al., 2011). Les valeurs de BA estimées ont en outre été regroupées en quatre classes de diamètre que sont les recrus ($10,0 < \text{DHP} \leq 27,5$ cm), les dominés ($27,5 < \text{DHP} \leq 47,5$ cm), les dominants ($47,5 < \text{DHP} \leq 67,5$ cm) et les émergents ($\text{DHP} > 67,5$) (CRPF & FOGEFOR, 2011). Un regroupement émergents-dominants a aussi été testé.

Tableau 1. Équations allométriques utilisées pour l'évaluation de la biomasse aérienne par méthode non destructive. $BA_{\text{arbre } i}$: biomasse ligneuse aérienne de l'arbre numéro i (tonne métrique); ρ : densité de bois (g.cm^{-3}) – Chave et al. (2009); exp : exponentielle; ln : logarithme népérien; D : DHP (cm) et H : hauteur (m).

Variables d'entrée	Équation allométrique	Intervalle de DHP (cm)	N° Éq.	Source
D, ρ et H	$BA_{\text{arbre } i} = \exp(-2,977 + \ln(\rho D^2H))$	10-187	(1)	Chave et al., (2005)
	$BA_{\text{arbre } i} = 0,0673 (\rho D^2H)^{0,976}$	> 5	(2)	Chave et al., (2014)
	$BA_{\text{arbre } i} = \exp(-2,568 + 0,9517 \ln(D^2H) + 1,1891 \ln(\rho))$	11,8-109,4	(3)	Ngomanda et al., (2014)
	$BA_{\text{arbre } i} = \exp(-2,308 + 1,325 \ln(D) + 0,469 \ln(D^2H) + 0,802 \ln(\rho))$	1-212	(4)	Djomo et al., (2016)

2.3.2. Évaluation du nombre minimum d'essences nécessaires à l'estimation de la biomasse aérienne

L'évaluation du nombre minimum d'individus nécessaires à l'estimation de la BA est une alternative au coût élevé des inventaires, d'autant plus que les espèces émergentes contribuent significativement à la BA de l'ensemble de la placette (Ferry Slik et al., 2013). Ainsi, l'étape préalable à la prédiction du nombre minimum d'essences nécessaires à l'estimation de la BA qui a été retenue dans le cadre de cette étude est l'estimation de la BA des espèces émergentes. Pour chacune des EA retenues, la contribution de ces espèces à la BA totale de l'ensemble de chaque placette (BATpl) a été calculée; il en va de même pour les autres classes de diamètre, à savoir les espèces de recru, les espèces dominées et dominantes. La comparaison des contributions de ces différentes espèces et classes de diamètre dans la BATpl a été réalisée grâce à une ANOVA à un facteur, sur base du test de comparaison multiple des moyennes de Tukey. Le nombre minimum nécessaire d'arbres à inventorier dans la placette d'échantillonnage pour estimer la BATpl est retenu sur base de la moyenne des individus dénombrés dans la classe de diamètre qui dispose du pouvoir explicatif le plus important de la BATpl.

2.3.3. Estimation du diamètre sur base du diamètre de couronne

Le DHP a été prédit à partir des DCi sur base des relations allométriques polynomiales développées pour des peuplements mono- et multisécifiques. L'approche a été adaptée de Barbosa et al. (2014) (Figure 2).

De manière spécifique, l'approche consiste premièrement à la création d'un jeu de données constitué des arbres dont la couronne a été à la fois délimitée sur l'image satellite et mesurée sur le terrain. Les mesures de terrain sont ensuite comparées à celle dérivées de l'imagerie satellite, afin de développer des régressions allométriques mono- ou multisécifiques mettant en relation le diamètre des couronnes DCi et DCt d'une part, et le DCi et le DHP d'autre part.

Les modèles de régression linéaire d'estimation du DHP de peuplements mono- et multispécifiques se présentent sous la formulation de l'équation 5 :

$$\text{DHP} = a + (b \times \ln(\text{DCi})) \quad (5)$$

Où DHP est le diamètre à hauteur de poitrine de l'arbre (cm) et DCi le diamètre de couronne délimité sur l'image satellite (m). Pour les peuplements monospécifiques, les paramètres a et b sont spécifiques à chaque espèce tandis qu'ils sont estimés respectivement à -118 et $69,41$ pour des peuplements multispécifiques.

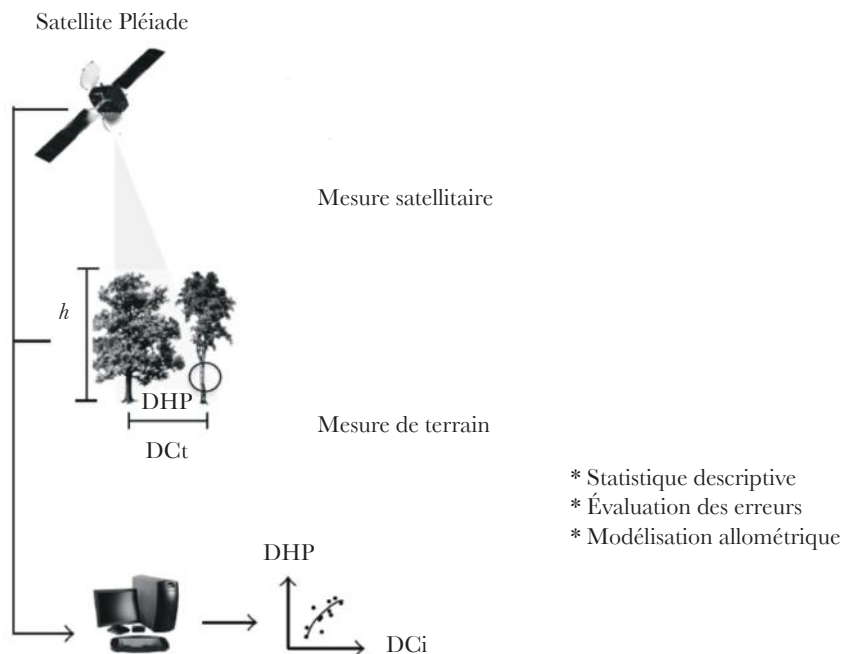


Figure 2. Estimation du DHP en fonction des DCi délimités sur une image satellite à très haute résolution spatiale.

3. Résultats

3.1. Estimation de la biomasse aérienne

La BA estimée par placette et par EA est présentée pour les seize placettes inventoriées dans le tableau 2. Il apparaît que l'équation 3 sous-estime la BA pour l'ensemble des placettes comparativement aux équations 1, 2 et 4. La BA la plus élevée, soit 453 t.ha^{-1} , a été prédite dans la placette à monodominance de *G. dewevrei* (Fabaceae-Caesalpinioideae) et la plus basse (149 t.ha^{-1}) a été obtenue dans une placette à formation forestière mixte (Tableau 2). La densité de peuplement varie quant à elle de 330 à $455 \text{ individus.ha}^{-1}$ selon les placettes d'échantillonnage.

Le regroupement des individus par classe de diamètre a montré que, sur l'ensemble des placettes, la classe du recru forestier contenait le plus grand nombre d'individus à $DHP \geq 10$ cm, soit 306 ± 44 individus, suivie par la classe des espèces dominées avec 63 ± 13 individus, tandis que les classes de diamètres regroupant les essences dominantes et émergentes renferment des quantités plus marginales d'individus, avec respectivement 26 ± 7 et 16 ± 5 individus (Figure 3).

Tableau 2. Quantification de la biomasse aérienne (en $t \cdot ha^{-1}$) pour les différentes placettes inventoriées de $100 \text{ m} \times 100 \text{ m}$ en forêt dense humide sur terre ferme. D = la densité de pieds à l'hectare. Les équations sont données dans le tableau 1. Réserve forestière de Yoko, République démocratique du Congo.

Code placette	Éq. 1	Éq. 2	Éq. 3	Éq. 4	D (Ind.ha ⁻¹)
1	247,29	251,51	194,72	266,38	347
2	409,75	413,59	321,16	437,75	429
3	185,99	191,98	149,24	199,54	339
4	366,74	373,21	291,74	388,81	434
5	230,27	238,08	185,06	245,99	373
6	269,56	275,75	219,15	282,93	453
7	277,66	284,42	223,07	292,60	330
8	246,30	252,20	202,06	256,82	446
9	333,86	336,35	262,08	358,74	425
10	242,92	248,21	197,32	255,44	447
11	333,45	338,93	267,93	351,29	418
12	330,56	337,28	270,14	342,39	435
13	318,50	322,39	254,44	335,83	405
14	262,88	269,13	209,81	280,20	447
15	436,12	438,63	350,68	453,05	416
16	380,92	388,31	306,72	398,44	455
Moyenne	304,55	310,00	244,08	321,64	412,4
Médiane	298,08	303,40	238,76	314,22	427,0
Écart-type	70,41	69,77	55,55	73,20	42,0

Pour l'ensemble des placettes et des EA retenues et tel qu'illustré à la figure 4, la classe de diamètre des essences émergentes renferme 41 % de la BA totale, soit $121 \text{ t} \cdot ha^{-1} \pm 60 \text{ t} \cdot ha^{-1}$ pour une moyenne de 16 individus par placette. Les classes des espèces dominantes et dominées contiennent respectivement 26 % et 19 % de la BA totale, soit $77 \text{ t} \cdot ha^{-1} \pm 25 \text{ t} \cdot ha^{-1}$ et $57 \text{ t} \cdot ha^{-1} \pm 12 \text{ t} \cdot ha^{-1}$. La classe des recrues renferme quant à elle environ 14 % de la BA totale, soit $40 \text{ t} \cdot ha^{-1} \pm 4 \text{ t} \cdot ha^{-1}$. Les classes des émergents et des espèces dominantes renferment donc à elles seules environ 67 % de la BA totale de l'ensemble des placettes.

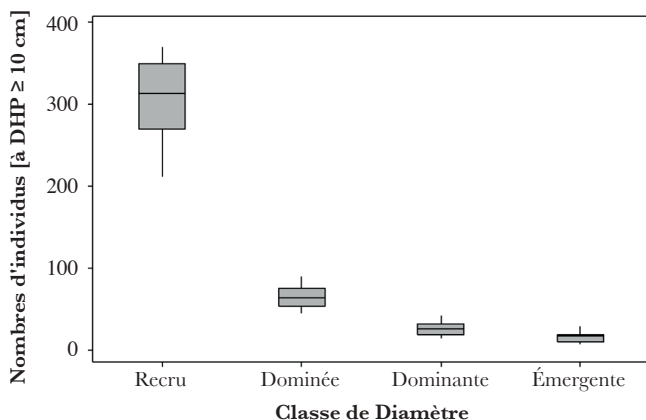


Figure 3. Distribution du nombre d'individus mesurés dans chaque classe de diamètre (voir tableau 2 pour plus de détails). La barre horizontale de la boîte à moustache correspond à la valeur médiane et la zone grisée est délimitée par le premier et le troisième quartile. Réserve forestière de Yoko.

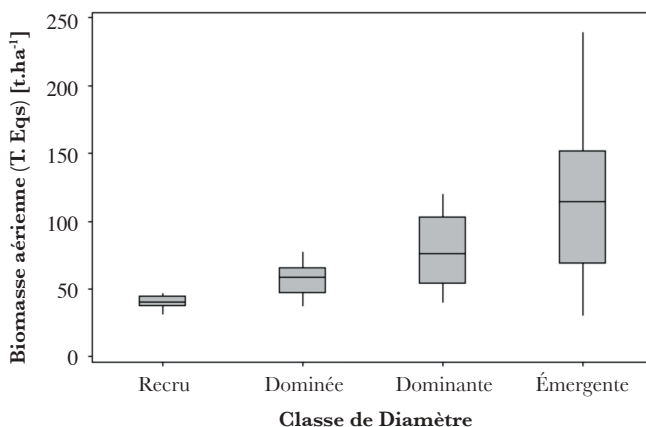


Figure 4. Répartition de la biomasse aérienne par classe de diamètre pour les différentes équations allométriques par classe de diamètre (voir tableau 2 pour plus de détails). La barre horizontale de la boîte à moustache correspond à la valeur médiane et la zone grisée est délimitée par le premier et le troisième quartile. Réserve forestière de Yoko.

La comparaison deux par deux des différentes valeurs de BA par classe de diamètre et par équation utilisée (Tableau 3) illustre qu'il existe des différences significatives entre la classe des émergents et celles des autres classes de diamètre. Cette différence est aussi significative entre les espèces dominantes et celles du recru forestier. À l'inverse, il n'existe pas de différence significative entre les classes du recru et des espèces dominées, ainsi qu'entre les espèces dominées et dominantes.

Tableau 3. Liste des valeurs de p issues de la comparaison de la biomasse aérienne entre classes de diamètre et par EA (voir tableau 2 pour plus de détails). Réserve forestière de Yoko.

Classe de diamètre		p (Éq.1)	p (Éq.2)	p (Éq.3)	p (Éq.4)
Recru	Dominée	0,423	0,459	0,537	0,575
	Dominante	0,008	0,013	0,023	0,019
	Émergente	0,000	0,000	0,000	0,000
Dominée	Recru	0,423	0,459	0,537	0,575
	Dominante	0,296	0,344	0,386	0,319
	Émergente	0,000	0,000	0,000	0,000
Dominante	Recru	0,008	0,013	0,023	0,019
	Dominée	0,296	0,344	0,386	0,319
	Émergente	0,002	0,003	0,007	0,000
Émergente	Recru	0,000	0,000	0,000	0,000
	Dominée	0,000	0,000	0,000	0,000
	Dominante	0,002	0,003	0,007	0,001

Par ailleurs, l'examen des figures 4, 5 et 6 et du tableau 3 montrent en moyenne que les arbres appartenant aux classes de diamètres émergents et dominants (soit 16 à 42 individus) contribuent de manière prépondérante à l'estimation de la BA dans une placette de 1 ha en forêt tropicale dense humide.

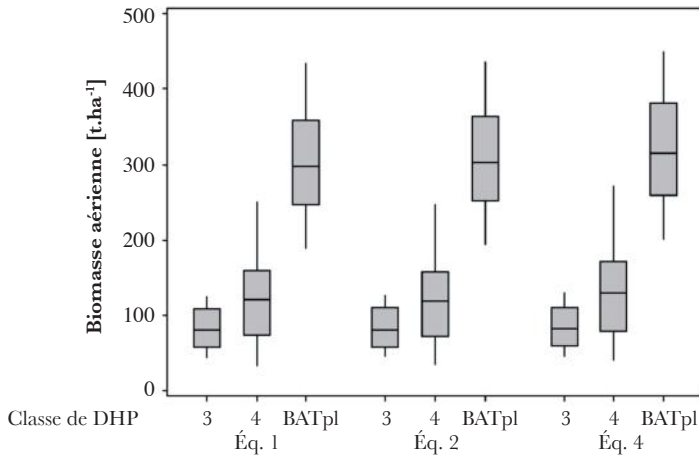


Figure 5. Comparaison entre la biomasse aérienne pour toutes les placettes et par classe (3 : dominants et 4 : émergents) par rapport à celle d'une placette selon différentes équations allométriques (voir tableau 2 pour plus de détails). La barre horizontale de la boîte à moustache correspond à la valeur médiane et la zone grisée est délimitée par le premier et le troisième quartile. BATpl = biomasse aérienne totale de la placette. Réserve forestière de Yoko.

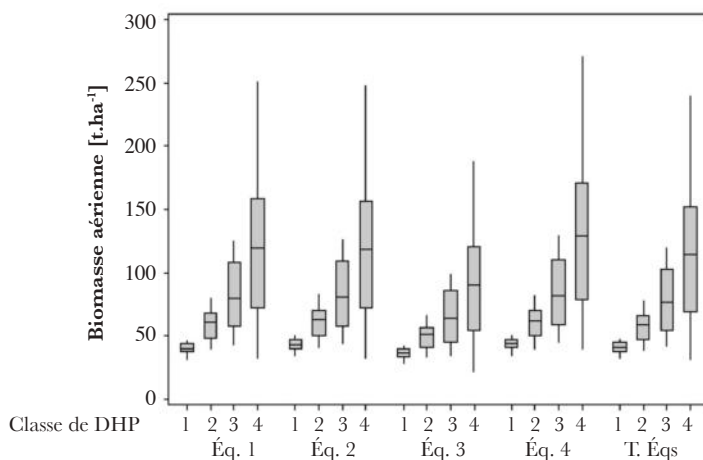


Figure 6. Répartition de la biomasse aérienne pour toutes placettes confondues pour les quatre équations allométriques et pour les quatre classes de diamètre : 1 = recru ; 2 = dominé ; 3 = dominant ; 4 = émergent (voir tableau 2 pour plus de détails). La barre horizontale de la boîte à moustache correspond à la valeur médiane et la zone grisée est délimitée par le premier et le troisième quartile. Réserve forestière de Yoko.

3.2. Délimitation des couronnes sur imagerie satellite

Au total, 147 couronnes d'arbres ont été délimitées sur l'ensemble de la zone d'étude, représentant une superficie moyenne de $435 \pm 241 \text{ m}^2$. Quelques couronnes délimitées sont présentées à la figure 7 à titre d'illustration. Sur l'ensemble des 147 individus dont les couronnes ont été délimitées, six espèces (Tableau 4) sont suffisamment représentées en termes d'effectifs, soit 10 individus ou plus (Tableau 5). Les espèces suivantes ont ainsi été retenues pour tester la qualité de l'estimation du DHP à partir du DCi : *Albizia gummifera* (J.F. Gmel.) C.A. Sm, *Cynometra hankei* Harms, *Entandrophragma* spp., *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, *Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan et *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler. La mesure de DCi réalisée sur l'image satellite à très haute résolution a été qualifiée à l'aide des données de terrain. La très forte corrélation positive ($R^2 = 0,84$) des mesures de diamètres de couronnes des arbres émergents relevées à partir du sol avec celles obtenues à partir de l'image Pléaide de 2013 (Figure 8) traduit la fiabilité de la mesure sur image satellite et l'intérêt de l'approche proposée, d'autant que la mesure au sol est elle-même entachée d'une certaine approximation en raison de la visibilité limitée des couronnes concernées.

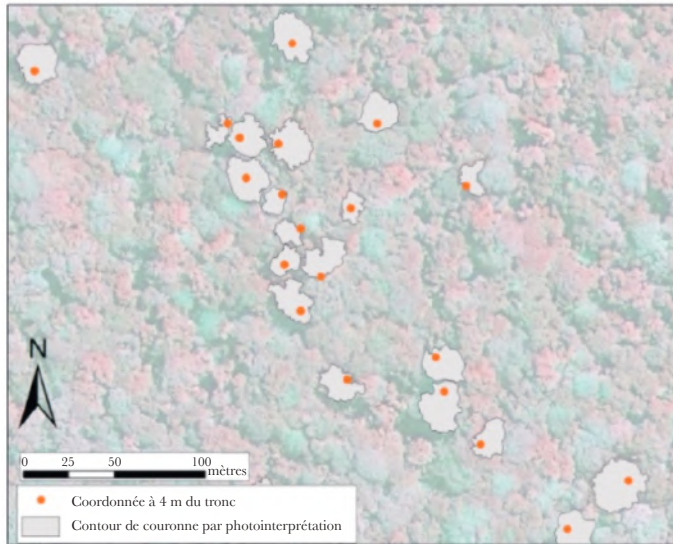


Figure 7. Géolocalisation des essences émergentes et/ou dominantes par coordonnées GPS relevées sur le terrain (point rouge) et délimitation des couronnes d'arbres par observation visuelle sur image satellite (contour du polygone en gris). Réserve forestière de Yoko.

Tableau 4. Espèces forestières ayant une fréquence relative importante parmi les 147 individus identifiés par observation visuelle sur l'image satellite multi-spectrale Pléiade. Réserve forestière de Yoko.

Binaire spécifique	Famille
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Mimosaceae
<i>Entandrophragma candollei</i>	Meliaceae
<i>Pericopsis elata</i>	Fabaceae
<i>Entandrophragma utile</i>	Meliaceae
<i>Musanga cecropioides</i>	Urticaceae
<i>Cynometra hankii</i>	Caesalpiniaceae
<i>Albizia gummifera</i>	Mimosaceae
<i>Gibbertiodendron dewevrei</i>	Fabaceae
<i>Prioria oxyphylla</i>	Caesalpiniaceae
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Meliaceae

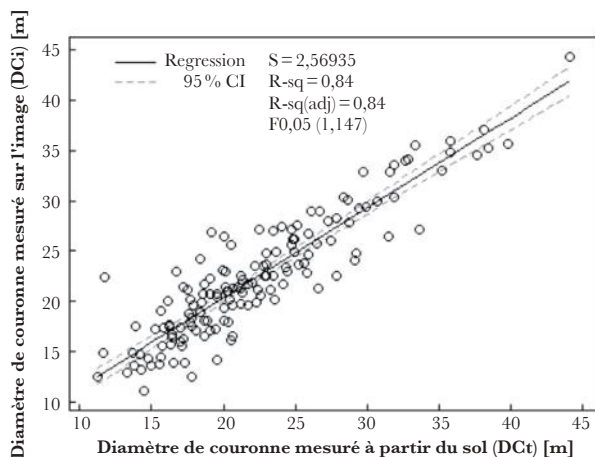


Figure 8. Comparaison entre le diamètre de la couronne mesuré à partir du sol (DCt) et le diamètre de la couronne mesuré à partir de l'image satellite (DCi) ($n=147$). Réserve forestière de Yoko.

3.3. Estimation du diamètre à hauteur de poitrine

Le tableau 5 indique les valeurs des coefficients a et b de l'équation 5 pour les espèces les plus représentées dans notre échantillon.

Tableau 5. Valeurs des coefficients de l'équation 5 (a , b), effectifs (n) pour chaque espèce, du R^2 ajusté et amplitude des DCi par espèce. Réserve forestière de Yoko.

Espèce	a	b	n	R^2 adj	DCi (m)
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	-168,6	78,7	11	0,69	15-35
<i>Entandrophragma</i> spp.	-278,2	124,0	19	0,67	11-44
<i>Pericopsis elata</i>	-78,5	57,9	15	0,85	13-23
<i>Cynometra hankei</i>	18,1	20,8	10	0,00	13-27
<i>Albizia gummifera</i>	-127,3	63,5	10	0,65	17-28
<i>Prioria oxyphylla</i>	-152,7	86,4	10	0,96	12-30

Les résultats indiquent (Figure 9) qu'il existe une très forte corrélation entre le DHP mesuré sur le terrain et le DCi pour les espèces *P. oxyphylla* ($R^2=0,97$) et *P. elata* ($R^2=0,86$), tandis que cette corrélation est satisfaisante pour les espèces *Entandrophragma* spp. ($R^2=0,68$), *P. africanum* ($R^2=0,72$) et *A. gummifera* ($R^2=0,69$). Curieusement, la corrélation entre le DHP et le DCi est quasi nulle pour l'espèce *C. hankei* ($R^2=0,05$).

Pour un modèle multispécifique, les résultats indiquent que 43% de la variabilité du DHP peut être expliquée par le DCi (Figure 10).

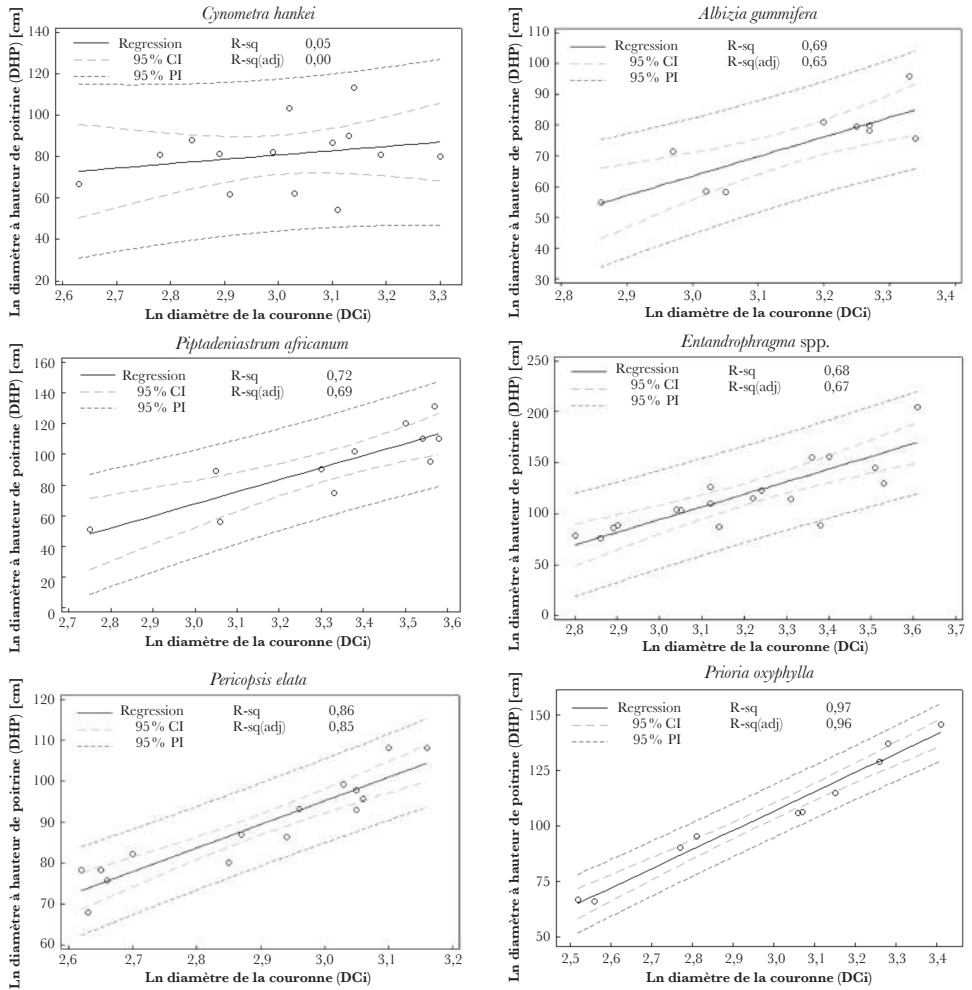


Figure 9. Modèles d'estimation du DHP à partir du DCi (diamètre de la couronne mesuré à partir de l'image satellite) pour chaque espèce. Réserve forestière de Yoko.

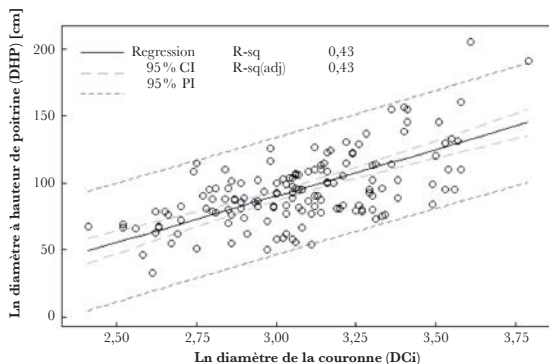


Figure 10. Relation multispécifique pour l'estimation du DHP (cm) à partir du DCi (diamètre de la couronne mesuré à partir de l'image satellite). Réserve forestière de Yoko.

4. Discussion

4.1. Estimation et comparaison de la biomasse aérienne ligneuse

La convergence des résultats d'estimation de la BA semble indiquer que les EA multispécifiques actuellement disponibles et utilisées à partir de mesures dendrométriques récoltées au moyen d'inventaires forestiers non destructifs pourraient constituer une approche durable et cohérente de l'estimation de BA dans des pays où il n'existe pas d'EA «adaptées». Cette conclusion se justifie par le fait que les résultats des équations 1, 2 et 4 retenues ne présentent pas de différences statistiquement significatives. En plus, l'efficacité de cette approche est observée à travers trois aspects dont : i) la méthode permet l'estimation de BA par voie non destructive et en un temps relativement réduit; ii) la méthode intègre une très grande gamme de valeurs des variables dendrométriques, gamme plus étendue que celle des équations locales construites par méthode destructive (Djomo et al., 2010; Ebuy et al., 2011; Fayolle et al., 2013; Ngomanda et al., 2014); et iii) cette approche ne nécessite pas de budget important et n'entraîne pas de conflit avec les populations riveraines mécontentes de la destruction des arbres (Djomo et al., 2010).

Les valeurs de BA obtenues lors de cette étude indiquent aussi que, globalement, les moyennes de BA estimées dans les forêts denses humides sont proches voire parfois supérieures aux estimations antérieurement rapportées par d'autres auteurs (Figure 11). Par contre, les résultats obtenus à partir de l'équation 3 pour les mêmes données font preuve d'une sous-estimation de la BA comparée à l'ensemble de résultats analysés (Figure 12). Cette divergence était prévisible pour cette équation. Elle est potentiellement due au fait que ladite équation a été uniquement développée à partir des essences forestières locales (Ngomanda et al., 2014). Ce type d'équation reste robuste essentiellement dans la zone de calibration. Ce constat rejoint ce que Gibbs et al. (2007) avaient déjà mentionné, à savoir que les EA spécifiques présentent le risque d'être moins robustes et d'engendrer une moins bonne exactitude dans l'estimation de la BA au-delà de leur zone écologique en comparaison avec les EA pantropicales (Chave et al., 2014; Djomo et al., 2016).

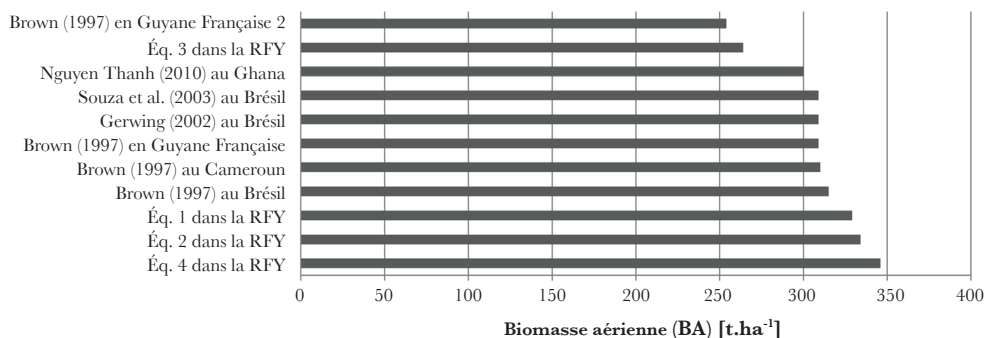


Figure 11. Comparaison de la BA évaluée par des travaux antérieurs et l'estimation de la BA par la présente étude située à la réserve forestière de Yoko.

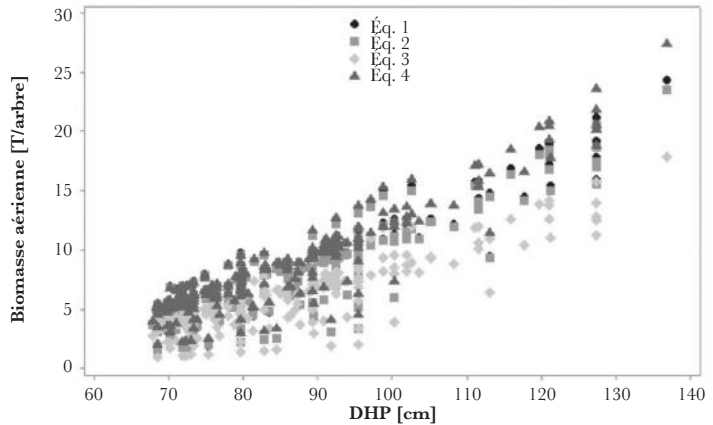
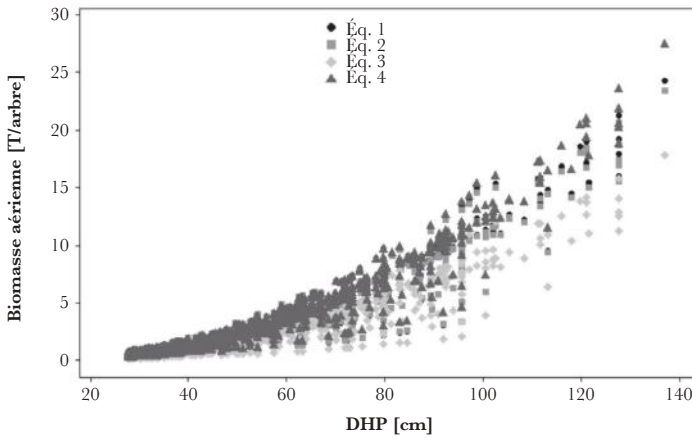


Figure 12. Dispersion relative des résultats fournis par chacune des équations allométriques, en particulier pour l'estimation de la BA d'individus émergents (voir tableau 2 pour plus de détails). Réserve forestière de Yoko.

Lorsqu'on compare respectivement les estimations proposées par les quatre expressions utilisées dans notre étude, des écarts importants ont été observés pour la BA établie à partir des arbres appartenant à la classe de diamètre des émergents – $DHP \geq 67$ cm (Figure 12). Toutefois, il convient de souligner que les BA prédites par ces expressions appartiennent chacune aux intervalles de confiance de $1 - \alpha = 95\%$. Les variabilités observées dans l'estimation de la BA pour les mêmes données d'entrée peuvent être occasionnées par le stade de développement de forêts où les individus ont été détruits, par la diversité spécifique de la base de données utilisée, par les spectres des données dendrométriques ayant servi à la calibration de ces équations et, dans une moindre mesure, par les bases de données interrogées pour la densité du bois. L'examen détaillé de la figure 12 montre que l'équation 1 fournit des résultats proches des équations 2 et 4 pour les individus relevant de la classe des émergents alors que sa

calibration n'avait pas inclus des essences de la République démocratique du Congo. La figure 12 permet aussi de conclure que les équations 1, 2 et 4 ont plus de crédit que la troisième pour la prédiction de la BA pour notre zone d'étude. Cependant, il convient de rester prudent, car aucune étude n'a procédé à des mesures destructives d'arbres dans notre zone d'étude pour valider ces estimations. Une telle étude de validation serait nécessaire afin de déterminer l'équation qui estime de manière adéquate la BA, en particulier celle des arbres émergents.

4.2. Approximation de la biomasse aérienne à partir des strates émergente et dominante

La mesure des individus appartenant à la strate émergente et à la strate dominante contribue de manière significative à l'estimation de la BA de l'ensemble de la placette. La BA stockée dans la classe de diamètre des émergents explique près de 41 % de la variabilité de BA d'une placette entière et atteint 67 % de celle-ci lorsque les individus de la classe des dominants sont inclus. Ces résultats concordent avec ceux rapportés antérieurement par d'autres auteurs (Brown, 1996; Ferry Slik et al., 2013). Ce résultat relance le débat du développement de méthode d'estimation de la BA uniquement à partir des arbres émergents et dominants de la forêt tropicale humide dense.

4.3. Estimation du diamètre à hauteur de poitrine

L'estimation du DHP à partir des mesures de couronne par satellite DCi est significativement corrélée avec le DHP mesuré sur le terrain via un modèle multispécifique (Figure 13a), mais l'usage de ce dernier n'est guère envisageable étant donné la part de la variabilité expliquée (48 %).

Les régressions monospécifiques, à l'exception de celle établie avec l'espèce forestière *C. hankaii*, traduisent une très bonne à excellente corrélation entre le DHP mesuré au sol et le DHP estimé à partir de la mesure du DCi sur image satellite (Figure 13b). Les coefficients de détermination ajustés obtenus montrent que les modèles développés sont robustes et peuvent être utilisés afin de prédire le DHP à partir des DCi mesurés sur images pour ces espèces uniquement. Ce résultat est important sur le plan écologique. En raison de la forte compétition entre couronnes adjacentes en forêt dense humide tropicale, on pouvait s'attendre à une faible corrélation entre ces deux types de mesure. Toutefois, les résultats montrent qu'une relation allométrique utilisable existe bien pour plusieurs essences. Ces résultats basés sur un petit nombre d'individus sont fort encourageants et incitent à confirmer ce résultat en augmentant le nombre d'individus mesurés. L'approche proposée pourrait également constituer une méthode de suivi régulier par image satellite afin de surveiller la croissance relative des arbres dans un contexte où l'accessibilité est fort limitée. Enfin, ces résultats encouragent à procéder à une analyse photogrammétrique plus précise qui exploiterait un couple d'images stéréoscopiques pour visualiser les couronnes en 3D afin de tester à nouveau des régressions multi-spécifiques.

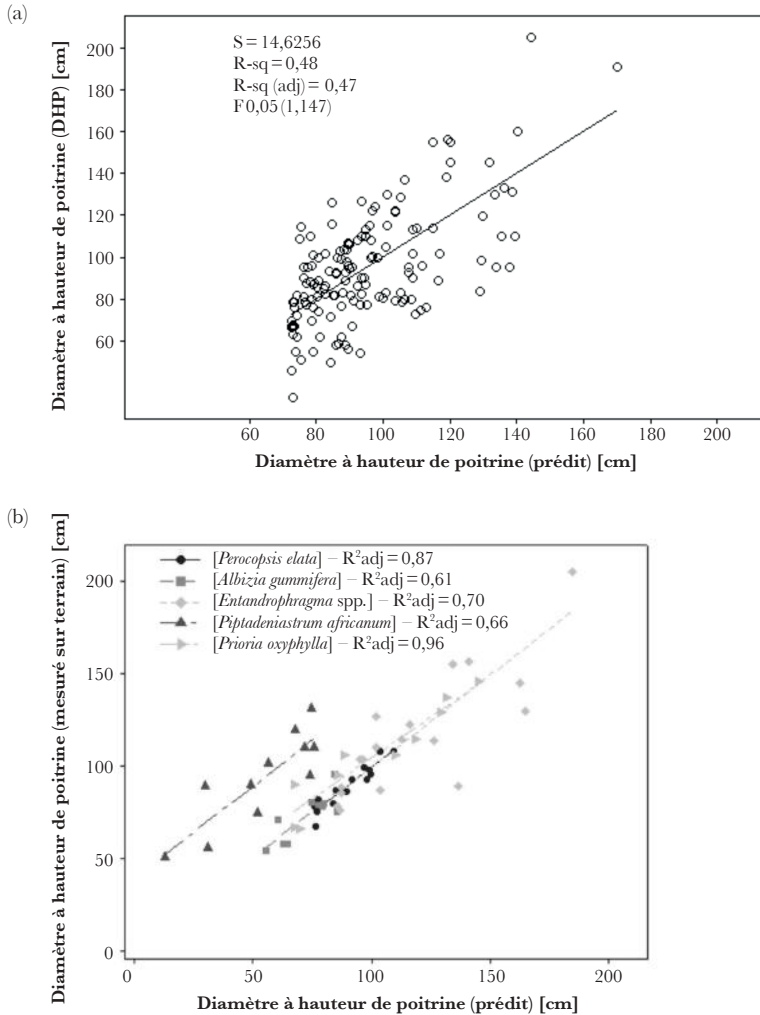


Figure 13. Estimation du DHP à partir des mesures de couronnes réalisées sur image satellite (DCi) (a) en utilisant la relation multispécifique obtenue; et (b) sur base des cinq relations allométriques considérées comme utilisables. Réserve forestière de Yoko.

5. Conclusions

Dans le contexte du programme REDD+ où l'estimation de la BA est devenue essentielle, cette étude a permis de vérifier la convergence des résultats obtenus par différentes EA multispécifiques. Elle a aussi montré que les strates émergentes et dominantes d'une forêt dense humide de la réserve forestière de Yoko permettent d'expliquer jusqu'à 67% de la variabilité de la BA dans le massif. Ces observations incitent à se concentrer sur les arbres des classes de plus grand diamètre pour approximer rapidement la BA. À cet égard, l'interprétation visuelle d'image satellite à haute

résolution s'est révélée très précise pour estimer le diamètre des couronnes des arbres émergents ou dominants pour plusieurs essences très fréquentes. Des relations allométriques liant le diamètre de la couronne estimé par satellite au diamètre de l'arbre à hauteur de poitrine ont été mises en évidence pour cinq des six espèces étudiées malgré le faible effectif de mesures pour chaque espèce. Ces résultats très encourageants invitent à poursuivre le développement de méthodes d'estimation de la biomasse ligneuse par voie aérienne, en particulier sur base d'images acquises par drone ou d'images satellites stéréoscopiques permettant une visualisation 3D de la canopée.

Bibliographie

- Baccini A. et al., 2008. A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery. *Environ. Res. Lett.*, **3**, 045011.
- Barbosa J.M., Broadbent E.N. & Bitencourt M.D., 2014. Remote sensing of aboveground biomass in tropical secondary forest: a review. *Int. J. Forest. Res.*, **2014**, 715796.
- Boyemba B., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Brown S., 1996. Tropical forests and the global carbon cycle: estimating state and change in biomass density. In: M. Apps & D. Price (eds). *The role of forest ecosystems and forest management in the global carbon cycle*. New York, NY, USA: NATO Series. Springer Verlag.
- Brown S., 1997. *Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. (FAO Forestry Paper – 134)*. Roma: FAO.
- Bultot F., 1971. *Atlas climatique du bassin congolais, série 3 : température et humidité de l'air, rosée, température du sol, tableau 35*. Yangambi, République démocratique du Congo : INEAC.
- Castelan-Estrada M., Vivin P. & Gaudillère J.P., 2002. Allometric relationships to estimate seasonal above-ground vegetation and reproductive biomass of *Vitis vinifera* L. *Ann. Bot.*, **89**, 401-408.
- Chave J. et al., 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Roy. Soc.*, **359**, 409-420.
- Chave J. et al., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Ecosyst. Ecol.*, **145**, 87-99.
- Chave J. et al., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, **12**, 351-366.
- Chave J. et al., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Change Biol. (2015)*, **20**, 3177-3190.
- CRPF & FOGFOR, 2011. *La Futaie irrégulière – Décrire et mesurer les peuplements*.
- de Wasseige C.J.F., Louppe D., Hiol H.F. & Mayaux P., 2014. *Les forêts du bassin du Congo – État des forêts 2013*. Neufchâteau, Belgique : Weyrich.
- Djomo A.N., Adomou I., Joachim S. & Gode G., 2010. Allometric equations for biomass estimations in Cameroun and pan moist tropical equation including biomass data from Africa. *For. Ecol. Manag.*, **260**, 1873-1885.
- Djomo A.N. et al., 2016. Tree allometry for estimation of carbon stocks in African tropical forests. *For. Int. J. For. Res.*, **89**(4), 1-10.
- Ebuy J., Lokombe J., Ponette Q. & Sonwa D., 2011. Allometric equation for predicting above-ground biomass of three tree species. *J. Trop. For. Sci.*, **23**(2), 125-132.
- FAO & ITTO, 2011. *La situation des forêts dans le bassin amazonien, le bassin du Congo et l'Asie du Sud-Est*. Rome : FAO.

- Fayolle A. et al., 2013. Tree allometry in Central Africa: testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *For. Ecol. Manag.*, **305** (2013), 29-37.
- Ferry Slik J. et al., 2013. Large trees drive forest aboveground biomass variation in moist lowland forest across the tropics. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **22**(12), 1261-1271.
- Gerwing J.J., 2002. Degradation of forest through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manag.*, **157**, 131-141.
- Gibbs H.K., Brown S., Niles J. & Foley J., 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environ. Res. Lett.*, **2**, 13.
- Hirata Y., Takao G., Sato T. & Toriyama J., 2012. *REDD-plus cookbook*. Ibaraki, Japan: REDD Research and Development Center, Forestry and Forest Products Research Institute.
- Mate Mweru J.-P., 2001. *Croissance, phytomasse et minéralomasse des haies des légumineuses améliorantes en cultures en allées à Kisangani (RDC)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Montès N. et al., 2000. A non-destructive method for estimating above-ground forest biomass in threatened woodlands. *For. Ecol. Manag.*, **130**, 37-46.
- Ngomanda A. et al., 2014. Site specific versus pantropical allometric equations: which option to estimate the biomass of a moist Central African forest? *For. Ecol. Manag.*, **312**, 1-9.
- Nguyen Thanh N., 2010. *Estimation and mapping of above ground biomass for the assessment and mapping of carbon stocks in tropical forest using SAR data – A case study in Afram Headwaters Forest, Ghana*. Master: International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation, Enschede, The Netherlands.
- Nshimba S.W., 2008. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, R.D. Congo*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Saatchi S. et al., 2011. Benchmark map of forest carbon stock in tropical region across three continents. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **108**, 9899-9904.
- Souza C.J., Firestone L., Moreira Silva L. & Roberts D., 2003. Mapping forest degradation in the eastern Amazon from SPOT 4 through spectral mixture models. *Remote Sens. Environ.*, **87**, 494-506.
- Tackenberg O., 2007. A new method for non-destructive measurement of biomass, growth rates, vertical biomass distribution and dry matter content based on digital image analysis. *Ann. Bot.*, **99**(4), 777-783.
- Telenius B. & Verwijst T., 1995. The influence of allometric variation, vertical biomass distribution and sampling procedure on biomass estimates commercial short-rotation forest. *Biores. Technol.*, **51**, 247-253.
- Trichon V., 2001. Crown typology and identification of rainforest trees on large-scale aerial photographs. *Plant Ecol.*, **153**(1), 301-312.
- Vancutsem C. et al., 2009. Mapping and characterizing the vegetation types of the Democratic Republic of Congo using SPOT VEGETATION time series. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.*, **11**, 62-76.
- Vann D.R., Palmiotto P.A. & Strimbeck G.R., 1998. Allometric equations for two South America conifer: test of a non destructive method. *For. Ecol. Manag.*, **106**, 55-71.
- Verhegghen A., Mayaux P., de Wasseige C. & Defourny P., 2012. Mapping Congo Basin vegetation types from 300 m and 1 km multi-sensor time series for carbon stocks and forest areas estimation. *Biogeosciences*, **9**, 5061-5079.
- Walker W. et al., 2011. *Guide de terrain pour l'estimation de la biomasse et du carbone forestier, version 1.0*. Falmouth, Massachusetts, USA : Woods Hole Research Center.
- Young G. et al., 2014. Fusion of pan-tropical biomass map using weighted averaging and regional calibration data. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinf.*, **31**, 13-24.

Chapitre 11

Estimation de la biomasse aérienne d'un arbre à l'aide d'une équation de biomasse, leçons tirées à la réserve de Yangambi

Thalès DE HAULLEVILLE, Jean-François BASTIN, Jan BOGAERT & Hans BEECKMAN

La mesure de la biomasse aérienne est l'un des enjeux majeurs de l'écologie forestière actuelle. À l'aide d'équations de biomasse, ces mesures doivent être réalisées avec soin et circonspection. Ce chapitre se propose de présenter les techniques d'estimation de la biomasse aérienne au niveau de l'individu via une équation de biomasse, en se basant sur les leçons tirées dans la réserve de Yangambi (République démocratique du Congo). La plupart des équations de biomasse sont de type puissance à deux paramètres. Ces paramètres sont estimés sur base d'un échantillon de référence dont les individus doivent être nombreux et posséder des caractéristiques taxonomiques et morphologiques semblables à celles des individus dont la biomasse aérienne est à mesurer. Les trois caractéristiques morphologiques principales permettant l'estimation de la biomasse aérienne d'un individu sont le diamètre à hauteur de poitrine, la densité du bois et la hauteur. Une attention toute particulière doit être portée à la mesure du diamètre des individus de gros diamètre. La densité du bois est sujette à des variations importantes inter- et intra-individuelles et devrait être mesurée directement sous l'écorce. La hauteur de l'arbre dépend de la phylogénie et de l'environnement de croissance de l'individu et peut être difficile à mesurer. D'autres caractéristiques morphologiques et méthodes peuvent être utilisées pour améliorer l'exactitude de l'estimation de la biomasse aérienne. Cependant, diamètre, densité et hauteur, utilisés avec soin et circonspection au sein d'une équation de biomasse, permettent une estimation simple et rapide de la biomasse d'un individu.

Estimation of the above-ground biomass of a tree using a biomass equation, lessons learned in the Yangambi Reserve

The measurement of above-ground biomass is one of the major current challenges in forest ecology. These measurements are made using biomass equations and must be done with care and circumspection. This chapter aims to present above-ground biomass estimation techniques at the individual level using a biomass equation, based on lessons learned in the Yangambi Reserve (Democratic Republic of the Congo). Most biomass equations are two-parameters power law equations. The parameters are estimated based on a reference sample including numerous individuals with taxonomic and morphological characteristics similar to those of the individuals whose above-ground biomass is to be measured. The three main morphological features used to estimate the above-ground biomass of an individual tree are

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomic-Gembloux.

diameter at breast height, wood specific gravity, and height. Special attention should be paid to the measurement of the diameter of individuals with a large diameter. Wood density is subject to significant inter- and intra-individual variation and should be measured directly under the bark. The height of a tree is phylogeny and environment dependent and can be difficult to measure. Other morphological features and methods can be used to improve the accuracy of the estimation of the above-ground biomass. However, diameter, specific gravity and height, used with care and circumspection within a biomass equation, allow a simple and fast estimation of the biomass of an individual tree.

1. Introduction

Avec la découverte des relations entre la concentration en CO₂ atmosphérique et les changements climatiques globaux, l'estimation de la biomasse aérienne (*Above-Ground Biomass*, AGB) des forêts tropicales est devenue, au cours des dernières décennies, un des enjeux principaux de l'écologie forestière (Brown et al., 1989; Chave et al., 2005; Chave et al., 2014). Et pour cause, les forêts tropicales sont au cœur des cycles globaux du carbone, représentant l'un des plus importants réservoirs de carbone du globe, et traitant annuellement, via la respiration et la photosynthèse, une quantité de carbone six fois plus importante que l'ensemble des émissions anthropiques liées aux combustibles fossiles (Malhi & Grace, 2000; Lewis, 2006; Pan et al., 2011). Ce réservoir de carbone est cependant menacé par la déforestation et la dégradation des systèmes forestiers, provoquant un transfert de 0,88 pétagrammes de carbone vers l'atmosphère par an, soit 10% des émissions de CO₂ mondial (Achard et al., 2014; Le Quéré et al., 2016).

Afin de réaliser le suivi de l'AGB d'une forêt, il est nécessaire de mettre en place des campagnes régulières d'estimation des stocks d'AGB. Cette estimation est obtenue à l'aide d'une mesure de l'étendue de la forêt – via télédétection – couplée à une évaluation des stocks d'AGB par hectare de forêt – via des campagnes d'inventaires de terrain. Cependant, puisqu'il n'existe aucune méthode non-destructive permettant la mesure directe de l'AGB, l'évaluation des stocks d'AGB par hectare est donc nécessairement une estimation, afin de préserver les individus étudiés (Clark & Kellner, 2012). Cette estimation est réalisée à l'aide d'une relation mathématique, appelée équation de biomasse, permettant de calculer l'AGB d'un individu sur base de caractéristiques morphologiques et taxonomiques facilement mesurables. Cette estimation est ainsi réalisée pour chaque individu présent sur un (ou plusieurs) site(s) représentatif(s) de la forêt. Les valeurs obtenues sont ensuite sommées et ramenées à un hectare, afin d'obtenir une estimation moyenne du stock d'AGB par hectare de forêt.

Ainsi, c'est au niveau de l'individu que débute l'estimation des stocks de carbone forestier mondiaux. Mais l'estimation de l'AGB d'un individu à l'aide d'une équation de biomasse n'est pas un processus évident, et cette méthode ne fournit des résultats exacts et précis que si celle-ci est réalisée avec soin et circonspection. Ce chapitre se propose donc de présenter ces techniques d'estimation de l'AGB au niveau de l'individu via une équation de biomasse, et d'en exposer les règles de bonnes pratiques, en se basant sur les leçons tirées dans la réserve de Yangambi, au centre des forêts du bassin du Congo, une région où le suivi de l'AGB n'en est encore qu'à ses débuts (Lewis et al., 2009; Verbeeck et al., 2011).

Nous présenterons ainsi en premier lieu la structure des équations de biomasse classiques, pour discuter ensuite des trois principaux traits morphologiques permettant l'estimation de l'AGB d'un individu : le diamètre à hauteur de poitrine, la densité du bois et la hauteur totale. Enfin, nous présenterons les méthodes permettant de se passer de mesures parfois difficiles à obtenir : la hauteur et la densité du bois, tout en soulignant les imprécisions et les erreurs que ces méthodes peuvent alors générer.

2. Les équations de biomasse et leurs paramètres

La plupart des équations de biomasse se basent sur des principes géométriques simples définissant l'AGB comme le produit du volume total des parties aériennes de l'arbre et de la densité moyenne de son bois. Si l'on fait abstraction des branches et des feuilles, on peut approximer la forme d'un arbre à un cylindre. On peut alors définir le volume aérien total d'un arbre comme le carré du rayon du tronc multiplié par sa hauteur totale et par π . On obtient alors l'estimation de l'AGB suivante :

$$AGB_{Géom.} = WSG \times \left(\frac{DHP}{2} \right)^2 \times H \times \pi \quad (1)$$

où $AGB_{Géom.}$ est l'estimation de l'AGB de l'arbre sur base de cette approximation géométrique simple, WSG (*Wood Specific Gravity*) la densité du bois, définie comme le rapport entre la masse de bois sec sur le volume de bois frais de l'individu, DHP (diamètre à hauteur de poitrine) le diamètre de l'arbre mesuré à 130 cm du sol et H la hauteur totale de l'arbre.

Cette approximation géométrique simple ne reflète cependant pas tout à fait la réalité et, empiriquement, on a pu observer une déviation entre cette estimation simple et l'AGB de l'individu directement mesurée. Cette déviation peut néanmoins être modélisée par une équation de type puissance à deux paramètres de la forme suivante (Brown et al., 1989 ; Chave et al., 2005 ; Chave et al., 2014) :

$$AGB = \alpha_0 \times AGB_{Géom.}^\beta \quad (2)$$

$$AGB = \alpha_0 \times \left(WSG \times DHP^2 \times H \times \frac{\pi}{4} \right)^\beta \quad (3)$$

$$AGB = \alpha \times \left(WSG \times DHP^2 \times H \right)^\beta \quad (4)$$

$$\alpha_0 = \frac{\alpha}{\left(\frac{\pi}{4} \right)^\beta} \quad (5)$$

où α et β sont les deux paramètres du modèle.

L'équation obtenue est appelée «équation de biomasse» et permet, une fois les paramètres α et β connus, l'estimation de l'AGB de l'individu sur base de trois traits morphologiques (WSG, DHP et H) facilement mesurables. Cependant, puisque chacune des variables (WSG, DHP et H) et chacun des paramètres (α et β) de l'équation de biomasse ont une influence directe sur l'estimation finale de l'AGB de l'individu, leurs mesures et leurs estimations se doivent d'être réalisées avec précision et soin.

Afin d'utiliser une équation de biomasse, il est nécessaire de définir les valeurs des paramètres α et β de celle-ci. Ces paramètres sont estimés (on dit que l'on paramètre le modèle) à l'aide de données morphologiques (DHP, WSG et H) et d'AGB connues, obtenues par des méthodes destructives employées sur un échantillon d'individus abattus. Cet échantillon de paramétrage est alors appelé échantillon de référence. Ce paramétrage est le plus souvent réalisé à l'aide de la méthode des moindres carrés (Crowley, 2007). L'échantillon de référence choisi pour paramétrer l'équation de biomasse définit en partie à la fois le domaine de validité, l'exactitude et la précision des valeurs d'AGB obtenues.

Le domaine de validité de l'équation de biomasse est défini par les caractéristiques taxonomiques et morphologiques des individus composant l'échantillon de référence. Les résultats obtenus à l'aide d'une équation de biomasse ne sont exacts que si les caractéristiques morphologiques et taxonomiques de l'individu dont l'AGB est à estimer sont similaires à celles des individus composant l'échantillon de référence de l'équation. Lorsque c'est bien le cas, on dit que l'individu dont l'AGB est à estimer se trouve dans le domaine de validité de l'équation de biomasse et les résultats obtenus peuvent alors être exacts. La précision des résultats d'une équation de biomasse augmente avec le nombre d'individus inclus dans l'échantillon de référence de l'équation, mais diminue avec la largeur du domaine de validité de l'équation. Ainsi, plus le nombre d'individus de l'échantillon de référence sera important, plus l'équation de biomasse produira des résultats précis, mais plus ces individus présenteront des caractéristiques taxonomiques et morphologiques variées, plus cette précision diminuera.

On peut ainsi définir deux grandes familles d'équations de biomasse tropicales, toutes deux pouvant mener à des résultats exacts, mais dont la précision diffère. D'une part, les équations de biomasse pantropicales, dont les paramètres ont été estimés sur base d'un échantillon important d'individus aux caractéristiques taxonomiques et morphologiques variées, provenant de sites d'étude répartis sur l'ensemble de la zone tropicale, et, d'autre part, les équations de biomasse locales, dont les paramètres ont été estimés sur base d'un échantillon plus restreint d'individus aux caractéristiques taxonomiques et morphologiques similaires, et provenant de sites d'étude géographiquement proches.

Ces deux familles d'équations de biomasse présentent des avantages et des inconvénients. Les équations pantropicales possèdent un large domaine de validité, mais une précision plus faible. Les équations pantropicales permettent l'utilisation d'une seule équation pour tout individu et tout site d'étude, ce qui facilite la comparaison des résultats entre sites ou espèces différent(e)s. Les équations de biomasse locales possèdent un domaine de validité plus restreint, mais une précision souvent supérieure. Cependant, du fait de leur domaine de validité restreint, elles ne sont souvent valables

que pour quelques espèces, ou que pour un site précis, ce qui nécessite le paramétrage de nouvelles équations de biomasse si l'on désire étudier d'autres individus provenant d'autres espèces, ou d'autres sites d'étude. De plus, ces équations locales sont bien souvent paramétrées sur base d'un nombre trop restreint d'individus, certes taxonomiquement ou géographiquement proches, mais dont la variabilité morphologique et taxonomique reste trop faible pour être représentative de l'ensemble des individus du site ou de l'espèce (à titre d'exemple, on peut citer l'étude de Djomo et al. [2010] où seulement 71 arbres sont utilisés dans l'échantillon de référence, dont seulement deux individus de plus de 20 cm de DHP). Enfin, les équations locales sont bien souvent le fruit d'une équipe scientifique restreinte, ce qui expose d'autant plus à un biais systématique dû à un effet expérimentateur.

On retrouve de nombreuses équations de biomasse dans la littérature, chacune présentant des paramètres et des mérites distincts. Pour ce qui est des équations pantropicales, bien que le sujet soit encore aujourd'hui ouvert au débat, les modèles pantropicaux de Feldpausch et al. (2012) et de Chave et al. (2014) restent aujourd'hui les plus communément utilisés dans la littérature, en raison de leur précision importante malgré leurs larges domaines de validité. À Yangambi, une équation locale a été produite et utilisée par Kearsley et al. (2013).

3. Le diamètre à hauteur de poitrine

Le plus souvent, dans le cadre des études de l'AGB, le DHP d'un arbre est mesuré pour des individus de plus de 10 cm de DHP. Le DHP peut atteindre plus d'un mètre en forêt tropicale. Dans la réserve de Yangambi, un spécimen de *Brachystegia laurentii* (De Wild.) Louis ex Hoyle de 162,2 cm de DHP a pu être mesuré (Kearsley et al., 2013).

Le DHP est le premier prédicteur de l'AGB d'un arbre, c'est donc la variable qui a le plus grand impact sur le calcul de l'AGB d'un individu (Chave et al., 2005). Étant élevé au carré dans l'équation de biomasse, son influence sur l'AGB augmente de façon quadratique. Ce sont donc les arbres de grand DHP qui représentent la plus grande part de l'AGB d'une parcelle. Sur le terrain, cette assertion a pu être prouvée sur base de données provenant de sites répartis sur l'ensemble des forêts d'Afrique centrale, notamment la réserve de Yangambi. Cette étude, menée en Afrique centrale par Bastin et ses collaborateurs (Bastin et al., 2015a), a pu mettre en évidence que les individus possédant les 20 plus importants DHP d'une parcelle d'un hectare représenteraient en moyenne 50% ($\pm 10\%$) de l'AGB de cette parcelle. Ce chiffre monterait à 83% ($\pm 8\%$) si les individus possédant les 100 plus importants DHP sont considérés. Étant donné l'impact important du DHP sur l'AGB, il convient donc de s'assurer que sa mesure soit réalisée avec la plus grande précision possible, en particulier dans le cas des arbres de DHP important, où la moindre erreur de mesure implique une erreur plus importante encore sur l'AGB calculée.

Bien que le DHP soit, par définition, mesuré à 130 cm du sol, ce point de mesure (*Point Of Measurement*, POM), n'est pas toujours utilisable dans la pratique. En effet, l'arbre peut présenter une déformation, des racines échasses, ou des contreforts

à 130 cm du sol. Dans ce cas, il est nécessaire de choisir un nouveau POM pour l'individu, le plus souvent situé de 10 à 50 cm au-dessus de la déformation. Ce nouveau POM doit alors être noté et être clairement marqué sur chaque individu, afin d'assurer la reproductibilité de la mesure du DHP si une vérification de la mesure s'avère nécessaire. Le plus souvent, c'est à l'aide d'une ligne horizontale faite à la peinture à même le tronc de l'arbre que ce marquage est réalisé. Ce marquage devient par ailleurs essentiel si l'on envisage de réaliser le suivi de la croissance d'un individu sur une période donnée. Enfin, il est bon de noter qu'en région tropicale, la couleur rouge attire les termites, qui peuvent alors dégrader le marquage en quelques mois, cette couleur est donc à éviter.

4. La densité du bois

La densité du bois utilisée dans le cadre des études de stock de carbone, c'est-à-dire la WSG, est, comme nous l'avons vu plus haut, définie comme le rapport entre le poids sec et le volume frais de l'échantillon étudié. Ce rapport entre deux caractéristiques du bois dans deux états d'humidité différents permet de calculer le poids sec d'un individu (son AGB) sur base de son volume mesuré sur pied, c'est-à-dire frais. La WSG d'un arbre oscille entre 0,1 et 1,5 g.cm⁻¹ dans le monde (Chave et al., 2009) et entre 1,3 g.cm⁻¹ (pour un spécimen de *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie) et 12 180,0 g.cm⁻¹ (pour un spécimen de *Spathodea campanulata* P. Beauv.) dans la réserve de Yangambi (Kearsley et al., 2013).

La WSG est le deuxième plus important prédicteur de l'AGB d'un arbre en forêt tropicale (Chave et al., 2005; Fayolle et al., 2013). Celle-ci peut cependant varier au sein même d'un individu, aussi bien dans le sens radial que dans le sens longitudinal (Plourde et al., 2014; Wassenberg et al., 2015; Beeckman, 2016). Cette variation peut être très importante et pourrait, si elle est négligée, biaiser les estimations de l'AGB d'un individu. À titre d'exemple, il a été reporté que certains individus d'*Heliocarpus appendiculatus* Turcz., une espèce pionnière de forêt tropicale d'Amérique du Sud, peuvent voir leur WSG multipliée par 4,3 entre la WSG de leur bois de cœur et la WSG de leur bois sous l'écorce (Wiemann & Williamson, 1988).

Théoriquement, afin de prendre en compte l'ensemble des WSG de l'individu, la valeur de WSG utilisée devrait être la moyenne de l'ensemble des WSG de l'individu, pondérée par le volume où chacune de ces WSG s'applique (et non pas la WSG d'un seul échantillon de bois de cet individu). Cette valeur moyenne est cependant impossible à obtenir de façon réaliste. Plusieurs auteurs ont donc développé des méthodes permettant non pas de calculer la valeur moyenne de l'ensemble des WSG de l'individu, mais d'identifier les parties de l'arbre où la WSG du bois serait équivalente à cette valeur de WSG moyenne. Ainsi, Bastin et al. (2015b) ont pu observer empiriquement que la WSG du bois directement sous l'écorce de 14 espèces originaires du bassin du Congo peut être considérée comme équivalente à la WSG moyenne calculée sur l'ensemble du profil radial de l'individu. Les variations de WSG dans l'axe radial de l'arbre pourraient alors être négligées, sans grandes conséquences sur le résultat final de l'estimation de

l'AGB, si c'est la WSG du bois directement sous l'écorce qui est utilisée pour le calcul d'AGB. Williamson & Wiemann (2010) ont quant à eux pu démontrer mathématiquement que, dans le cas d'une variation de WSG linéaire entre cœur et écorce, ce n'est pas le bois sous l'écorce mais le bois situé à deux tiers de la distance entre cœur et écorce qui présente une WSG équivalente à la WSG moyenne calculée sur l'ensemble du profil radial de l'individu (Williamson & Wiemann, 2010; Wassenberg et al., 2015). Cette approche mathématique, connue sous le nom d'«approximation de Wiemann» possède néanmoins le désavantage d'être plus difficile à mettre en pratique sur le terrain que l'approximation de Bastin et al. (2015b).

Les variations de WSG dans l'axe longitudinal semblent, quant à elles, être plus complexes et plus difficiles à interpréter et modéliser (Wiemann & Williamson, 2013; Wassenberg et al., 2015). Wassenberg et al. (2015) ont pu néanmoins observer, sur base d'individus de régions tempérées (Allemagne) et subtropicales (Chine), une tendance générale permettant de positionner le bois de WSG équivalente à la WSG moyenne calculée sur l'ensemble du profil longitudinal de l'individu à un tiers de la hauteur de l'arbre.

La mesure «idéale» de la WSG en vue de l'estimation du stock de carbone d'un individu devrait donc être réalisée à un tiers de sa hauteur et directement sous l'écorce, ou à deux tiers de la distance entre cœur et écorce, selon les auteurs (Williamson & Wiemann, 2010; Bastin et al., 2015b; Wassenberg et al., 2015). Elle est cependant difficile à réaliser sur le terrain, en particulier dans le cadre de campagnes à grande échelle où plusieurs milliers d'individus devraient être échantillonnés.

Les mesures de WSG sont obtenues via la mesure directe du poids sec et du volume frais. La mesure précise et exacte du poids sec d'un échantillon nécessite un séchage complet en étuve (*oven dry*), la moindre humidité résiduelle augmentant la valeur de l'estimation de la WSG. Ce séchage complet est donc nécessaire, et est obtenu le plus souvent par étuvage durant plusieurs heures, à une température légèrement supérieure à 100 °C (voir Maniatis et al. [2011]), pour un protocole de séchage complet. Il est bon de noter que le séchage à l'air libre (*air dry*) ne correspond pas au séchage en étuve (*oven dry*). Dans le cas d'un séchage à l'air libre, une humidité résiduelle (entre 8 et 15 %, selon la méthodologie) reste présente dans l'échantillon lors de la mesure. Ce type de mesure ne peut donc pas être directement utilisé pour estimer la WSG d'un échantillon (Williamson & Wiemann, 2010).

Le volume frais d'un échantillon est obtenu le plus souvent par la méthode de déplacement d'eau (*Water Displacement Method*). Cette méthode est elle-même sujette à une erreur inhérente de l'ordre de 3 % (Maniatis et al., 2011). Il convient donc d'être prudent lors de la mesure de la WSG, aussi bien lors de la mesure en elle-même que lors de la sélection de la partie de l'arbre à échantillonner.

Il existe de nombreuses autres méthodes permettant la mesure de la WSG, la plupart permettant d'obtenir un profil radial de WSG. Ce profil n'est pas toujours nécessaire dans le cadre de l'estimation de l'AGB, mais peut s'avérer être crucial dans d'autres domaines de recherche, comme dans le cadre de l'évaluation des performances des individus ou l'étude des qualités physiques du bois (Beeckman, 2016).

À titre d'exemple, on peut citer trois autres méthodes, chacune possédant leurs avantages et leurs inconvénients. En premier lieu, nous pouvons citer la tomographie à rayons X (De Ridder et al., 2011 ; Bastin et al., 2015b), une technique qui permet d'obtenir le profil de WSG (ainsi qu'un profil dendrochronologique) précis de l'individu, mais qui a le désavantage d'être particulièrement coûteuse et semi-intrusive (une carotte de bois avec un diamètre de 5 mm est prélevée). La résistographie (De Ridder et al., 2010) est quant à elle également une technique semi-intrusive (la mèche de perce ne fait que 1 à 2 millimètres de diamètre) permettant d'estimer le profil de WSG de l'individu sur base des variations de la résistance de son bois. Cette technique ne donne cependant qu'une idée assez générale des variations de WSG le long du profil, et non une estimation absolue de la WSG. Elle est, de plus, particulièrement sensible aux variations en humidité relative du bois le long du profil. Enfin, la tomographie sonore (De Ridder et al., 2010) est une technique non-intrusive, permettant d'estimer une valeur moyenne de WSG (et non un profil) sur base de la vitesse de déplacement du son dans le bois. La précision de cette dernière technique reste cependant sujette à débat.

5. La hauteur totale

La hauteur totale d'un arbre est mesurée du niveau du sol (au pied de l'arbre) au point le plus haut de la couronne. Cette hauteur peut atteindre 94,1 m en forêt tropicale (Asner, 2016). Dans la réserve de Yangambi, un spécimen de *Cynometra hankei* Harms de 60,5 m de hauteur totale a pu être mesuré. La hauteur totale d'un arbre est influencée par trois facteurs principaux : le DHP de l'individu, sa phylogénie et les caractéristiques environnementales et climatiques de son milieu de croissance (Baker et al., 2004). Il en découle donc que deux individus de DHP similaires peuvent présenter des hauteurs totales très différentes si leurs espèces et/ou les facteurs environnementaux et climatiques de leurs milieux de croissance diffèrent de façon importante.

Bien que la hauteur totale de l'individu soit seulement le troisième plus important prédicteur de l'AGB d'un arbre en forêt tropicale (Chave et al., 2005), son influence reste importante. Ainsi, dans la réserve de Yangambi, c'est justement la hauteur totale des arbres qui s'avère être le facteur limitant l'AGB, si on la compare à l'AGB d'individus provenant d'autres sites d'études. En effet, dans le cadre d'une étude comparative reprenant plusieurs sites répartis sur l'ensemble des forêts du bassin du Congo, Kearsley et al. (2013) ont pu démontrer qu'à DHP équivalents, les arbres des forêts primaires de Yangambi ont tendance à présenter des hauteurs totales inférieures aux hauteurs totales mesurées sur des individus provenant de régions plus en périphérie du bassin, notamment au Gabon. Selon cette étude, ces différences pourraient être dues à des propriétés climatiques et pédologiques particulières à la région, ou à un cortège floristique particulier à la région, ou encore à des perturbations passées, naturelles ou anthropiques, ces trois facteurs n'étant pas mutuellement exclusifs (Kearsley et al., 2013).

La mesure de la hauteur des individus est le plus souvent réalisée à l'aide d'un clinomètre à niveau ou d'un clinomètre laser. Cette mesure est relativement difficile à

réaliser de façon précise en forêt tropicale à canopée fermée (Hunter et al., 2013) et nécessite bien souvent à la fois une zone dégagée devant l'arbre à mesurer, et une ligne de vue directe sur le sommet de sa couronne.

6. Les données non mesurées

Comme nous l'avons montré plus haut, la hauteur totale de l'individu et sa WSG sont deux mesures relativement difficiles à réaliser. Il arrive ainsi que celles-ci ne soient pas mesurées en pratique, mais estimées sur base d'autres traits morphologiques ou taxonomiques de l'individu.

Dans le cas de la WSG, il a pu être démontré que la plus grande partie de la variabilité interindividuelle pouvait être expliquée par la phylogénie des individus (Baker et al., 2004; Chave et al., 2006; Maniatis et al., 2011). La WSG moyenne de l'espèce est donc très souvent utilisée comme approximation de la WSG de l'individu lui-même. La valeur de la WSG moyenne de l'espèce peut être calculée à l'aide de bases de données de WSG disponibles sur internet, ou sur base de mesures réalisées sur des échantillons conservés en xylariums (Chave et al., 2009; Maniatis et al., 2011). Cependant, il est nécessaire de garder à l'esprit la part substantielle de variabilité existant toujours entre individus de la même espèce, ainsi qu'à l'intérieur même de chaque individu. La WSG moyenne de l'espèce doit donc être traitée avec prudence et circonspection lors de son utilisation dans le calcul de l'AGB d'un individu.

Dans le cas de la hauteur totale de l'individu, il est courant qu'une équation dite allométrique hauteur/diamètre soit utilisée, permettant alors d'estimer la hauteur totale d'un individu en fonction de son DHP (et parfois de son espèce, et/ou des caractéristiques climatiques et environnementales de son milieu de croissance) (Nascimento & Laurance, 2002; Baker et al., 2004; Malhi et al., 2006). Dans certains cas, l'équation allométrique hauteur/diamètre est directement intégrée dans l'équation de biomasse, où la hauteur totale n'apparaît alors plus. Lorsqu'une équation allométrique hauteur/diamètre est utilisée pour estimer la hauteur totale de l'individu, le DHP intervient alors trois fois dans le calcul de l'AGB : deux fois pour le carré du DHP dans l'équation de biomasse et une fois pour la hauteur, via l'équation allométrique hauteur/diamètre. Ainsi, du fait du poids supplémentaire du DHP dans les estimations d'AGB, celui-là se doit d'être mesurée avec d'autant plus de précision et de soin. C'est particulièrement vrai dans le cas des arbres de DHP élevés, du fait de la part importante de l'AGB que ceux-ci représentent, comparativement aux arbres de DHP plus restreints.

Comme c'est le cas pour les équations de biomasse, il est nécessaire de s'assurer de la qualité d'une équation allométrique hauteur/diamètre avant d'en faire usage, et de s'assurer que son domaine de validité correspond bien à la fois aux caractéristiques morphologiques et taxonomiques de l'individu dont on veut estimer la hauteur totale, mais aussi aux caractéristiques climatiques et environnementales de son milieu de croissance. Pour être de bonne qualité, l'équation allométrique hauteur/diamètre se doit d'être paramétrée sur base d'un échantillon important, composé d'arbres de DHP variés. Pour que le domaine de validité de l'équation allométrique hauteur/

diamètre corresponde aux caractéristiques climatiques et environnementales du milieu de croissance de l'individu à mesurer, il faut que l'ensemble des individus composant l'échantillon de référence de celle-ci soit issu d'un milieu de croissance aux caractéristiques climatiques et environnementales similaires. Enfin, pour que le domaine de validité de l'équation allométrique hauteur/diamètre corresponde aux caractéristiques taxonomiques de l'individu à mesurer, il faudrait, idéalement, que l'ensemble des individus composant l'échantillon de référence de celle-ci soit issu de la même espèce. Cette dernière contrainte, souvent respectée en forêt tempérée (Ter-Mikaelian & Korzukhin, 1997; Shepashenko et al., 1998), est cependant impossible à satisfaire en forêt tropicale, où il existe entre 40 000 et 53 000 espèces d'arbres (Ferry Slik et al., 2015) et où un seul hectare de forêt peut contenir près de 300 espèces d'arbres différentes (De Oliveira & Mori, 1999). Dans la réserve de Yangambi, des valeurs allant jusqu'à 92 espèces à l'hectare ont pu être observées. Il est donc irréaliste de vouloir paramétrer une équation allométrique hauteur/diamètre pour chacune des espèces rencontrées. On utilise donc, en forêt tropicale, des modèles allométriques hauteur/diamètre multi-espèces, dont le domaine de validité s'étend sur toutes les espèces rencontrées, au prix d'une diminution sensible de la précision de l'estimation de la hauteur totale de l'arbre.

Ces vérifications peuvent sembler fastidieuses, mais sont capitales dans le cadre de l'estimation de l'AGB d'un individu. En effet, il a été prouvé qu'un choix d'équation allométrique hauteur/diamètre mal adapté à l'individu dont on cherche à estimer l'AGB est la première source d'erreur sur cette estimation d'AGB lorsqu'une équation allométrique hauteur/diamètre y est intégrée (Chave et al., 2004).

Comme nous l'avons vu plus haut, la hauteur totale d'un arbre dépend en partie des facteurs environnementaux et climatiques de son milieu de croissance. Ainsi, bien que de nombreux modèles allométriques hauteur/diamètre pantropicaux et multi-espèces soient disponibles (Feldpausch et al., 2011; Chave et al., 2014), il peut être utile de faire usage de modèles allométriques hauteur/diamètre locaux, si ceux-ci sont disponibles (Hunter et al., 2013; Kearsley et al., 2013). Ces modèles locaux, calculés sur base d'individus de la région d'étude, permettent la prise en compte des facteurs environnementaux et climatiques spécifiques au milieu de croissance local, ainsi que d'une partie de l'effet espèce, l'échantillon de référence ne comprenant que des espèces locales. La prise en compte de ces deux facteurs dans le paramétrage de l'équation augmente ainsi significativement la précision de l'estimation de l'AGB des individus, au prix d'une diminution du domaine de validité de celle-ci.

Dans la réserve de Yangambi, à défaut de mesures directes de la hauteur totale des individus, il est par conséquent préférable de faire usage de l'équation allométrique hauteur/diamètre locale définie par Kearsley et ses collaborateurs (2013), laquelle permet d'éviter une surestimation de près de 24% de l'AGB des individus par rapport à l'AGB estimée sur base de modèles allométriques hauteur/diamètre pantropicaux.

7. Discussion et conclusions

Hauteur, DHP et WSG du bois sont les trois plus importants prédicteurs de l'AGB d'un individu en forêt tropicale (Chave et al., 2005). De ce fait, leurs mesures (ou estimations) se doivent d'être réalisées avec précision et exactitude. Ces trois facteurs ne sont cependant pas les seules variables influençant l'AGB d'un individu, et d'autres facteurs, moins souvent pris en compte dans la littérature, peuvent influencer l'AGB de l'individu. C'est notamment le cas de la surface et de la profondeur de couronne (Ploton et al., 2016), qui permettent la prise en compte du volume de la couronne de l'arbre lors des estimations de l'AGB. Lorsque ces variables sont intégrées à l'équation de biomasse, elles permettent une augmentation sensible de l'exactitude de l'estimation de l'AGB. C'est particulièrement vrai pour les individus de grand diamètre, où la prise en compte du volume de couronne peut régulièrement corriger un biais sur l'estimation de l'AGB de l'individu de plus d'1 Mg (Ploton et al., 2016).

Pour contourner les difficultés des mesures volumétriques de l'arbre (DHP, hauteur, volume de couronne, etc.), certains chercheurs ont recours aux techniques de LiDAR terrestre (Hildebrandt & Iost, 2012). Cette technique permet d'obtenir une mesure détaillée de la structure tridimensionnelle de l'arbre, et ainsi une estimation très précise du volume de l'individu. Le LiDAR terrestre reste néanmoins difficile à mettre en place à grande échelle, du fait de son coût et des difficultés techniques de sa mise en œuvre. Afin de contourner ce problème, une méthode alternative moins coûteuse et plus facile d'accès, se basant non plus sur le LiDAR mais sur de la photogrammétrie, a récemment été proposée par Bauwens et al. (2017) afin d'obtenir des résultats similaires. Cette dernière technique reste cependant à développer en détails.

Certains chercheurs, notamment Clark & Kellner (2012), remettent en question l'intérêt des estimations de la biomasse des individus dans le cadre du suivi de l'AGB d'une forêt. En effet, comme nous l'avons vu, l'estimation des stocks d'AGB d'une forêt est obtenue en trois étapes. En premier lieu, un échantillon de référence d'individus abattus est établi pour paramétrer une équation de biomasse correspondante aux individus de la forêt étudiée. Cette équation de biomasse est ensuite utilisée pour estimer le stock d'AGB des individus d'une ou plusieurs parcelles représentatives de la forêt. L'AGB totale de ces parcelles représentatives est enfin utilisée pour estimer une AGB à l'hectare moyen de la forêt qui est alors employée pour estimer l'AGB totale de la forêt, via la surface totale estimée par télédétection. Ce que propose Clark & Kellner (2012), c'est d'abandonner l'étape d'évaluation des stocks d'AGB au niveau de l'individu, en créant une équation faisant le lien direct entre les deux valeurs réellement mesurées : les données de télédétection et l'AGB de l'échantillon de référence. Pour ce faire, l'échantillon de référence devrait être choisi sous la forme d'une parcelle d'individus, et non sous la forme d'individus indépendants et séparés géographiquement. L'équation serait alors paramétrée sur base des données de télédétection aux coordonnées géographiques de la (des) parcelle(s) de référence et de l'AGB mesurée sur celle(s)-ci. Une fois paramétrée, cette équation pourrait alors permettre l'estimation de l'AGB de l'ensemble des parcelles de la forêt, sur base des données de télédétection aux coordonnées géographiques de chacune d'entre elles.

Ce changement de paradigme, s'accompagnerait ainsi d'un changement d'échelle d'étude, passant du niveau de l'individu au niveau de la parcelle.

Bien qu'il soit encore nécessaire de réunir une quantité importante de mesures destructives d'AGB par parcelles (et des données de télédétection correspondantes) pour pouvoir mettre cette méthode en pratique, cette approche pourrait s'avérer particulièrement efficace au Congo et dans la région de Yangambi, où des campagnes régulières d'inventaires de terrain à grande échelle promettent d'être difficiles à mettre en œuvre.

Les équations de biomasse, correctement utilisées, restent ainsi l'une des meilleures techniques permettant d'estimer rapidement et précisément l'AGB d'un arbre sur pied à Yangambi. Cependant, il faut garder à l'esprit qu'une forêt ne se résume pas à une collection d'arbres, et qu'une approche holistique est nécessaire afin d'estimer le stock de carbone d'une forêt : la composition floristique et l'hyper-dominance de certaines espèces à forte AGB (Chave et al., 2006 ; Poorter & Bongers, 2006 ; Maniatis et al., 2011), la biodiversité (Díaz et al., 2009), le stade de maturité et la structure diamétrique du peuplement (Bauters et al., 2015 ; Sellan et al., 2017), le niveau de perturbation et la fragmentation de l'écosystème forestier (Chaplin-Kramer et al., 2015) sont quelques-uns des facteurs influençant l'AGB des individus. Ce n'est donc que via une compréhension approfondie de ces différents facteurs écologiques qu'une meilleure compréhension du cycle du carbone forestier mondial pourra être établie, permettant alors de formuler des réponses et apporter des solutions aux grands défis environnementaux mondiaux actuels (Grassi et al., 2017).

Bibliographie

- Achard F. et al., 2014. Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010. *Glob. Change Biol.*, **20**(8), 2540-2554.
- Asner G.P., 2016. Mapping forest composition & carbon stocks in Sabah for conservation & management decision-making. In: *International conference on the heart of Borneo 2016. Enabling & empowering conservation through science-policy interface, conservation finance & community engagement.*
- Baker T.R. et al., 2004. Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Glob. Change Biol.*, **10**, 545-562.
- Bastin J.F. et al., 2015a. Seeing Central African forests through their largest trees. *Sci. Rep.*, **5**, 13156.
- Bastin J.F. et al., 2015b. Wood specific gravity variations and biomass of Central African tree species: The simple choice of the outer wood. *PLoS One*, **10**(11), 1-16.
- Bauters M. et al., 2015. Functional identity explains carbon sequestration in a 77-year-old experimental tropical plantation. *Ecosphere*, **6** (October), 1-11.
- Bauwens S. et al., 2017. Terrestrial photogrammetry: a non-destructive method for modelling irregularly shaped tropical tree trunks. *Methods Ecol. Evol.*, **8**(4), 460-471.
- Beeckman H., 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. *LAWA J.*, **37**(2), 127-151.
- Brown S., Gillespie A.J.R. & Lugo A.E., 1989. Biomass estimation methods for tropical forests with applications to forest inventory data. *For. Sci.*, **35**(4), 881-902.

- Chaplin-Kramer R. et al., 2015. Degradation in carbon stocks near tropical forest edges. *Nat. Commun.*, **6**, 10158.
- Chave J. et al., 2004. Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **359**(1443), 409-20.
- Chave J. et al., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, **145**(1), 87-99.
- Chave J. et al., 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neo-tropical tree species. *Ecol. Appl.*, **16**(6), 2356-67.
- Chave J. et al., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, **12**(4), 351-66.
- Chave J. et al., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Change Biol.*, 3177-3190.
- Clark D.B. & Kellner J.R., 2012. Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *J. Veg. Sci.*, **23**(6), 1191-1196.
- Crawley M.J., 2007. *The R book*. Chichester, United Kingdom: John Wiley & Sons, Ltd.
- De Oliveira A.A. & Mori S.A., 1999. A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils. *Biodivers. Conserv.*, **8**(9), 1219-1244.
- De Ridder M., Van den Bulcke J., Beeckman H. & Van Acker J., 2010. In the heart of the limba tree (*Terminalia superba* Engl. & Diels): detection methods for heart rot and false heartwood. *Wood Sci. Conserv. Cult. Herit. Braga 2008 Proc. Int. Conf. held by COST Action IE0601 Braga (Portugal)*, 5-7 Novemb. 2008, 175-179.
- De Ridder M. et al., 2011. High-resolution proxies for wood density variations in *Terminalia superba*. *Ann. Bot.*, **107**(2), 293-302.
- Díaz S., Hector A. & Wardle D.A., 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, **1**(1), 55-60.
- Djomo A.N., Ibrahima A., Saborowski J. & Gravenhorst G., 2010. Allometric equations for biomass estimations in Cameroon and pan moist tropical equations including biomass data from Africa. *For. Ecol. Manag.*, **260**(10), 1873-1885.
- Fayolle A. et al., 2013. Tree allometry in Central Africa: testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *For. Ecol. Manag.*, **305**, 29-37.
- Feldpausch T.R. et al., 2011. Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences*, **8**(5), 1081-1106.
- Feldpausch T.R. et al., 2012. Tree height integrated into pantropical forest biomass estimates. *Biogeosciences*, **9**(8), 3381-3403.
- Ferry Slik J.W. et al., 2015. Correction for Slik et al., An estimate of the number of tropical tree species. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **112**(33), E4628-E4629.
- Grassi G. et al., 2017. The key role of forests in meeting climate targets requires science for credible mitigation. *Nat. Clim. Chang.*, **7**(February).
- Hildebrandt R. & Iost A., 2012. From points to numbers: a database-driven approach to convert terrestrial LiDAR point clouds to tree volumes. *Eur. J. For. Res.*, **131**(6), 1857-1867.
- Hunter M.O., Keller M., Victoria D. & Morton D.C., 2013. Tree height and tropical forest biomass estimation. *Biogeosciences*, **10**(12), 8385-8399.
- Kearsley E. et al., 2013. Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nat. Commun.*, **4**, 2269.
- Le Quéré C. et al., 2016. Global carbon budget 2016. *Earth Syst. Sci. Data*, **8**(2), 605-649.
- Lewis S.L., 2006. Tropical forests and the changing earth system. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.*, **361**(1465), 195-210.

- Lewis S.L. et al., 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature*, **457**(7232), 1003-6.
- Malhi Y. & Grace J., 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends Ecol. Evol.*, **15**(8), 332-337.
- Malhi Y. et al., 2006. The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Glob. Change Biol.*, **12**(7), 1107-1138.
- Maniatis D. et al., 2011. The potential of using xyliarium wood samples for wood density calculations: a comparison of approaches for volume measurement. *iForest – Biogeosciences For.*, **4**(4), 150-159.
- Nascimento H.E.M. & Laurance W.F., 2002. Total aboveground biomass in central Amazonian rainforests: a landscape-scale study. *For. Ecol. Manage.*, **168**(1-3), 311-321.
- Pan Y. et al., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, **333**(6045), 988-993.
- Ploton P. et al., 2016. Closing a gap in tropical forest biomass estimation: Taking crown mass variation into account in pantropical allometries. *Biogeosciences*, **13**(5), 1571-1585.
- Plourde B.T., Boukili V. & Chazdon R., 2014. Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: inter- and intra-specific variation during secondary succession. *Funct. Ecol.*, **29**(1), 111-120.
- Poorter L. & Bongers F., 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, **87**(7), 1733-43.
- Sellan G. et al., 2017. Testing a general approach to assess the degree of disturbance in tropical forests. *Ź. Veg. Sci.*, **28**(3), 459-668.
- Shepashenko D., Shvidenko A. & Nilsson S., 1998. Phytomass (live biomass) and carbon of Siberian forests. *Biomass Bioenergy*, **14**(1), 21-31.
- Ter-Mikaelian M.T. & Korzukhin M.D., 1997. Biomass equations for sixty-five North American tree species. *For. Ecol. Manage.*, **97**(1), 1-24.
- Verbeeck H., Boeckx P. & Steppe K., 2011. Tropical forests: include Congo Basin. *Nature*, **479**(7372), 179.
- Wassenberg M., Chiu H.S., Guo W. & Spiecker H., 2015. Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. *Trees - Struct. Funct.*, **29**(2), 551-561.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B., 1988. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood Fiber Sci.*, **20**(3), 344-349.
- Wiemann M.C. & Williamson G.B., 2013. *Biomass determination using wood specific gravity from increment cores*. Madison, WI, USA: Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
- Williamson G.B. & Wiemann M.C., 2010. Measuring wood specific gravity...Correctly. *Am. Ź. Bot.*, **97**(3), 519-24.

Chapitre 12

Effets des traits foliaires, du type de forêt et du mélange d'espèces sur la décomposition de litières foliaires en forêts mixtes à *Scorodophloeus zenkeri* et monodominante à *Gilbertiodendron dewevrei* de la réserve forestière de Yoko

Albert ANGBONGA BASIA, Benoît CASSART, Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE,
Jean-Pierre LOKOMBE DIMANDJA (✉) & Quentin PONETTE

En rendant les éléments nutritifs disponibles aux producteurs primaires, la décomposition des litières est un processus crucial pour la fertilité des forêts tropicales humides. Cependant, les déterminants de la vitesse de décomposition et l'impact de la mixité des litières foliaires au sein de ces écosystèmes qui présentent une canopée très diversifiée restent très peu étudiés. Cette étude vise à quantifier l'impact des traits des litières foliaires, du type de milieu et du mélange d'espèces sur la vitesse de décomposition en forêt mixte à *Scorodophloeus zenkeri* Harms et en forêt monodominante à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard au sein de la réserve forestière de Yoko, en République démocratique du Congo. La vitesse de décomposition de litières pures des huit espèces les plus abondantes en forêt mixte et monodominante et de leur mélange deux à deux a été étudiée sur une période maximale de six mois par la méthode des sachets de litière, et mise en relation avec les caractéristiques initiales des litières et le milieu d'incubation (forêt mixte *vs* dominante). Sur la période de temps considérée, la vitesse de décomposition des litières pures était reliée positivement aux teneurs en éléments Ca, K, N, P et S mais négativement aux teneurs en lignine (L) et aux rapports L:N, C:N, C:P et C:S. Durant les deux premiers mois, les litières foliaires pures de *S. zenkeri* et *G. dewevrei* se sont décomposées significativement plus rapidement sous les forêts correspondantes, même si les différences sont ténues. Dans de nombreux cas, la vitesse de décomposition d'une espèce s'est avérée significativement différente en mélange par rapport aux litières pures, résultant en des effets synergiques, neutres ou antagonistes sur la décomposition de la litière globale. Cette étude met en avant l'intérêt d'une caractérisation précise des traits fonctionnels foliaires au sein des écosystèmes forestiers. La décomposition des litières foliaires en mélange et les processus associés sont fortement impactés par l'identité des espèces en présence et la qualité de leurs litières respectives.

Influence of leaf litter functional traits, forest types and mixture on the decomposition rate in *Scorodophloeus zenkeri* mixed forests and *Gilbertiodendron dewevrei* monodominant forests in the Yoko forest Reserve

By making nutrients available to primary producers, litter decomposition is particularly crucial for the fertility in tropical rainforests. However, the drivers of the decay rate and the effect of litter mixing in these ecosystems with highly diverse canopies remain poorly documented. This study aims to quantify the impact of leaf litter functional traits, forest types and mixture on the decomposition rate for *Scorodophloeus zenkeri* Harms mixed forests and *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard monodominant forests in the Yoko Reserve, in the Democratic Republic of the Congo. The decay rate of pure leaf litter from the eight most abundant species in mixed and monodominant forests and all their possible two-way combinations was assessed using litterbags over a maximum of six months, and related to the initial leaf litter quality and to forest type (mixed *vs* monodominant forest). During the investigated period, the decay rate of pure litter was positively related to nutrient concentrations Ca, K, N, P and S but negatively to lignin (L) concentration and L:N, C:N, C:P and C:S ratios. Though differences were weak, the pure litter of *S. zenkeri* and *G. dewevrei* decomposed significantly faster in the corresponding forests up to the second month of incubation. In many cases, the individual decay rate of species in mixtures was significantly different compared to decomposition in pure condition, leading to synergistic, antagonistic or additive effects on decomposition. This study highlights the importance of a reliable assessment of leaf functional traits in tropical forest ecosystems. In mixtures, leaf litter decomposition was strongly affected by the identity of the species involved and by the quality of their respective litter.

1. Introduction

La décomposition des litières est un processus biogéochimique fondamental qui influence le cycle du C et des nutriments au sein des écosystèmes forestiers (Salinas et al., 2011). En rendant les nutriments disponibles pour les producteurs primaires, la décomposition est particulièrement cruciale en forêts tropicales dans lesquelles les sols sont fortement altérés et souvent très pauvres en nutriments essentiels comme le phosphore (Wardle et al., 2004; Coq et al., 2011). La décomposition est principalement régulée par le climat, la topographie, les sols, la qualité du substrat et la communauté des microorganismes. En forêts tropicales, où la température et la pluviométrie ne sont pas limitantes, le climat n'est que de seconde importance dans la variation du taux de décomposition de la litière à long terme (Coûteaux et al., 1995; Aerts, 1997; Hättenschwiler et al., 2005; Cornwell et al., 2008).

Localement, lorsque les facteurs physiques sont fixés, la dynamique de la décomposition en forêts tropicales est contrôlée par de nombreux traits foliaires dont les teneurs en lignine (L), en azote (N), phosphore (P) et les rapports C:N et L:N (Hobbie et al., 2006; Schreag et al., 2013). En effet, ces derniers traits se sont révélés essentiels pour la croissance et l'activité des décomposeurs (Manzoni et al., 2010). Néanmoins, Aerts (1997) a montré que l'influence de ces traits sur le taux de décomposition changeait au cours du temps; les phases initiales de la décomposition sont principalement contrôlées par les traits fonctionnels relatifs au P tandis que la décomposition à long terme est impactée par les composés secondaires tels que les composés phénoliques (L par exemple).

De plus en plus de résultats de recherches démontrent que les espèces ligneuses ont des communautés de décomposeurs qui leur sont spécifiques (Scheu et al., 2003; McGuire & Treseder, 2010) suggérant que de nombreux décomposeurs sont adaptés à certains types de litières en particulier. Par conséquent, la litière se décompose plus rapidement dans l'écosystème d'où elle provient (sous les espèces qui l'ont produite) en comparaison à d'autres habitats (autrement dit, sous d'autres espèces d'arbres), un phénomène appelé «avantage du terrain d'origine» (ATO) (Veen et al., 2015). Les communautés de décomposeurs peuvent varier entre écosystèmes forestiers dont les compositions spécifiques d'arbres montrent des litières de qualités différentes. L'effet ATO est supposé d'autant plus marqué pour les litières de mauvaise qualité, étant donné que peu de sols présentent une communauté de décomposeurs aptes à dégrader ces composés récalcitrants, contrairement aux litières riches en éléments nutritifs.

La majorité des études s'intéressant à la décomposition se sont concentrées sur des litières pures. Cependant, beaucoup d'écosystèmes forestiers, en particulier en forêts tropicales humides, sont composés de plusieurs espèces entraînant alors la formation d'horizons holorganiques comportant des feuilles provenant d'espèces différentes. Par conséquent, une importante variabilité de la qualité des horizons holorganiques a été observée au sein de ces forêts (Townsend et al., 2007; Hättenschwiler et al., 2008). Quand des litières de qualités contrastées se retrouvent en mélange, leur taux de décomposition peut différer plus ou moins fortement de celui des litières pures correspondantes (Gartner & Cardon, 2004; Coq et al., 2011; Setiawan et al., 2016), donnant lieu à des synergies, des antagonismes ou des effets neutres. Dans certains cas, les différences entre valeurs observées et attendues peuvent atteindre 20-30% (Hättenschwiler et al., 2005).

Plusieurs études ont montré la relation entre l'hétérogénéité chimique des composantes des mélanges de litières ou la modification du microenvironnement et les effets d'interactions observés dans les mélanges, et ce principalement durant les premières étapes de la décomposition (Hoorens et al., 2003; Schimel & Hättenschwiler, 2007). Ces études ont également mis en avant que, plus les espèces qui composent le mélange présentent des traits de litière contrastés, plus les effets du mélange (positif et/ou négatif) seront importants (Lecerf et al., 2011; Barantal et al., 2014; Finerty et al., 2016).

Différents mécanismes, non exclusifs, sont impliqués dans les interactions au sein des mélanges de litières : translocation des éléments nutritifs entre les différentes composantes, complémentarité des ressources, stimulation ou inhibition des microorganismes et modification de la présence et/ou du comportement des décomposeurs (Hättenschwiler et al., 2005; Gessner et al., 2010). Deux types de translocation ont été rapportés : par voie passive ou active. Une translocation active des éléments nutritifs est observée lorsque les champignons se développant au sein d'une litière de qualité médiocre accèdent aux nutriments limitants en étendant leurs hyphes vers les litières plus riches (Schimel & Hättenschwiler, 2007). Une translocation passive se produit via lessivage et transport subséquent par l'eau des éléments nutritifs. Les composants inhibiteurs (comme la lignine) peuvent également être inclus dans le transfert passif entraînant alors un effet négatif sur la décomposition.

Malgré l'importance reconnue des forêts tropicales humides dans la régulation du climat et du cycle global du carbone, la biogéochimie des forêts tropicales reste moins bien appréhendée que celle d'autres biomes, comme les forêts tempérées et méditerranéennes (Aerts, 1997 ; Cusack et al., 2009). En particulier, il existe encore de larges incertitudes concernant l'effet des caractéristiques spécifiques des litières, des conditions microenvironnementales et du mélange des espèces sur la vitesse de décomposition de litières au sein de ces écosystèmes.

Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard est une espèce ligneuse qui domine de grandes surfaces de forêts primaires en Afrique centrale. Ces forêts monodominantes (MOF) se retrouvent régulièrement à côté de forêts bien plus diversifiées telles que la forêt mixte à *Scorodophloeus zenkeri* Harms (MIF). Ces deux types de forêts peuvent recouvrir d'importantes surfaces dans le bassin du Congo et se retrouver simultanément dans des conditions écologiques similaires (Hart et al., 1989 ; Djuikouo et al., 2010 ; Kearsley et al., 2013 ; Cassart et al., 2016). La dominance locale de *G. dewevrei* a été reliée à l'ensemble de ses traits foliaires (Peh et al., 2011). Par leur impact sur le taux de décomposition, ces traits ont également été mis en relation avec une accumulation nette de C dans le sol supérieure sous MOF par rapport à MIF (Cassart et al., 2016).

Dans le cadre de cette étude, nous avons étudié les caractéristiques chimiques des litières foliaires et leur décomposition pour les huit espèces les plus importantes en MIF et MOF individuellement et en mélanges deux à deux au sein de la réserve forestière de Yoko dans le bassin du Congo. Nous avons émis l'hypothèse que :

- le taux de décomposition des litières pures est directement affecté par la qualité de la litière correspondante ;
- les litières des espèces dominantes en MIF (*S. zenkeri*) et en MOF (*G. dewevrei*) se décomposent plus rapidement dans leur habitat d'origine ;
- la qualité de la litière des espèces présentes au sein des mélanges joue un rôle important pour prédire l'effet du mélange.

2. Matériels et méthodes

2.1. Site expérimental

Cette étude a été menée dans la réserve forestière de Yoko au sein de la province de la Tshopo en République démocratique du Congo. La réserve recouvre environ 6975 ha et est située à environ 28 km au sud de la ville de Kisangani (0°18'20" N et 25°17'43" E). Le climat est de type équatorial caractérisé par deux saisons pluvieuses entrecoupées de saisons sèches. Selon les données météorologiques enregistrées de 1961 à 2009 sur la station de Yangambi (située à 100 km à l'ouest de Kisangani), la pluviométrie annuelle est de l'ordre de 1780 mm et la température moyenne annuelle est de 24,8°C. Le sol, caractérisé comme ferralsol, est acide, fortement altéré et à forte teneur en sable avec dominance de quartz (WRB, 2014). La topographie de la réserve est caractérisée par un plateau, à une altitude moyenne de 450 m, disséqué par un réseau hydrographique dense (Vleminckx et al., 2015).

Le couvert végétal de la réserve est dominé par de la forêt tropicale humide primaire semi-décidue comprenant des peuplements isolés de surfaces variables de forêts sempervirentes. La partie ouest de la réserve, plus marquée par l’empreinte humaine, est composée principalement de forêts secondaires et de cultures sur brûlis. Une première campagne de terrain a permis la sélection de deux zones d’intérêt. La première est située en forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* (MIF) et la deuxième, à 2 km de la première dans des conditions topographiques et édaphiques similaires, en forêt sempervirente monodominante à *G. dewevrei* (MOF). Cassart et al. (2020) présentent une description plus fine des sols et des caractéristiques dendrométriques de MIF et MOF.

2.2. Qualité des litières

Huit espèces ont été impliquées dans l’expérience : *Anonidium mannii* (Oliv.) Engl. & Diels, *Cynometra hankai* Harms, *G. dewevrei*, *Guarea thompsonii* Sprague & Hutch., *Julbernardia seretii* (De Wild.) Troupin, *Polyalthia suaveolens* Engl. & Diels, *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler et *S. zenkeri*; toutes retrouvées en MIF et MOF. Ces espèces sont dominantes en termes de surface terrière (avec des contributions cumulées de 50% et 85% en MIF et MOF, respectivement) et de densité, et couvrent une large gamme de traits fonctionnels foliaires. Leurs litières ont été récoltées dans des bacs à litières installés sous les houppiers de plusieurs individus de chaque espèce.

Les litières collectées ont ensuite été triées et composées par espèce en éliminant les débris ligneux puis séchées à l’air libre. Les feuilles abimées ou présentant des traces de moisissures ont été écartées. Deux sous-échantillons par espèce ont été individualisés et le solde a été séché à 40 °C, température permettant de limiter la décomposition sans altérer les communautés microbiennes. Un premier sous-échantillon a été séché à 65 °C pour la détermination du rapport poids sec à 40 °C/poids sec à 65 °C par espèce. Un second a été broyé en vue de caractériser la litière initiale. Les concentrations en C et N ont été déterminées par combustion sèche (analyseur élémentaire Thermo Finnigan Flash EA 1112) et les concentrations en Ca, K, Mg, Mn, P, S, et Si ont été déterminées par spectrométrie d’émission atomique à plasma à couplage inductif après minéralisation totale par attaque acide au micro-onde (Milestone UltraWAVE, Allemagne); les teneurs en lignine ont été déterminées selon le protocole proposé par Van Soest & Wine (1967) en utilisant le dispositif *Gerhardt Fibre Bag*.

2.3. Expérience de décomposition de la litière

Des sachets de litière (15 cm × 15 cm) ont été fabriqués à partir de filets de nylon présentant une maille de 2 mm. Chaque sachet contenait une masse de 13 g (poids à 65 °C calculé sur base du rapport poids sec à 40 °C/poids sec à 65 °C), équivalant à 580 g.m⁻², soit la production annuelle de litière aérienne foliaire en MIF et MOF (Cassart et al., 2016). Seules les feuilles de *G. dewevrei* ont dû être découpées en fraction de 15 cm afin de pouvoir être insérées dans les sachets. En MIF, les litières pures de chaque espèce ($n = 8$) et les litières mélangées de toutes les combinaisons deux à deux des huit espèces ($n = 28$) ont été incubées. En MOF, seule la décomposition des litières pures de *S. zenkeri* et *G. dewevrei* a été étudiée afin de tester un éventuel effet forêt. Les

sachets de litières mélangées ont reçu des quantités de litières égales des deux espèces composant le mélange.

Dans les deux forêts, les sachets ont été disposés dans cinq blocs séparés les uns des autres d'une centaine de mètres. Les sachets de litière pure ont été incubés dans deux zones par bloc tandis que les sachets de litières mélangées ont été incubés dans une seule zone. Pour chaque espèce ($n=8$ et 2 en MIF et MOF, respectivement), 40 sachets de litière pure ont été préparés (5 blocs \times 2 zones \times 4 dates de collecte); pour chaque mélange ($n=28$ en MIF), 10 sachets ont été préparés (5 blocs \times 1 zone \times 2 dates de collecte), résultant en un nombre total de 680 sachets.

Les sachets ont été installés en septembre 2014 (fin de la saison sèche) sur les horizons hologaniques et fixés à l'aide de clous afin d'éviter tout déplacement. Ils ont été collectés après 1, 2, 3 et 6 mois (litières pures) ou après 1 et 6 mois (litières mélangées). Après la collecte, les sachets ont été séchés à l'air libre et la litière a ensuite été retirée des sachets. Les débris ont été écartés et le sol adhérent rincé à l'eau. Le contenu des sachets de litières mélangées a été séparé par espèce. Les litières ont ensuite été séchées à 65 °C durant 48 h et pesées.

2.4. Calculs et analyses statistiques

Le pourcentage de masse restante (RM, %) au temps t a été calculé selon l'équation 1 dans laquelle m_t est la masse sèche de litière au temps t et m_0 la masse sèche initiale.

$$\text{RM} = \frac{m_t}{m_0} \times 100 \quad (1)$$

Pour les litières pures, les relations linéaires entre les RM (après 1, 2, 3 et 6 mois) et les caractéristiques chimiques initiales des litières (teneurs en C, N, Ca, K, Mg, Mn, P, S, Si et L; rapports C:N, C:S, C:P, N:P et L:N) ont été quantifiées par des corrélations de Pearson.

Pour les litières mélangées, le RM attendu pour la litière globale comme pour chacune des composantes spécifiques a été calculé sur la base des RM des litières pures correspondantes. Étant donné que les deux espèces ont été placées en proportions égales au sein du mélange, le RM attendu est la moyenne des RM des deux espèces en condition pure. La déviation par rapport au RM attendu (DRM) a été calculée selon l'équation 2. Des DRM négatives indiquent une diminution de la décomposition en mélange tandis que des valeurs positives indiquent une amélioration de la décomposition :

$$\text{DRM} = \frac{\text{RM}_{\text{attendu}} - \text{RM}_{\text{observé}}}{\text{RM}_{\text{attendu}}} \times 100 \quad (2)$$

Les comparaisons de moyennes (effet forêts) et les comparaisons des valeurs moyennes de DRM par rapport à 0 ont été réalisées via des tests de Student. L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 3.2.0.

3. Résultats

3.1. Qualité des litières

Les huit espèces ligneuses impliquées dans l'expérience de décomposition montrent des litières foliaires de qualité contrastée (Tableau 1). En effet, *S. zenkeri*, *G. thompsonii*, *P. suaveolens* et *A. mannii* présentent des teneurs élevées en éléments nutritifs (N, Ca, K, P, Mn, Mg et S) alors que *C. hankei*, *G. dewevrei*, *J. seretii* et *P. oxyphylla* montrent des concentrations en Si et lignine ainsi que des rapports C:N, C:P, C:S et N:P élevés.

Tableau 1. Traits fonctionnels de la litière foliaire des huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition. Les analyses ont été réalisées sur des échantillons composites uniques par espèce, ne permettant pas le calcul d'une moyenne et de son écart-type. Réserve forestière de Yoko.

Espèce	Nutriments (mg.g ⁻¹)										Rapports				
	C	N	Ca	K	P	Mn	Mg	S	Si	Lignine	C:N	C:S	C:P	N:P	L:N
<i>Anonidium mannii</i>	493,8	27,45	7,73	4,97	1,42	1,85	3,42	5,79	5,98	287,7	17,99	85,30	347,65	19,33	19,33
<i>Cynometra hankei</i>	520,6	25,85	8,25	6,58	1,20	1,23	1,25	1,72	9,50	507,9	20,14	302,01	433,44	21,52	21,52
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	490,5	14,50	5,43	4,01	0,56	0,03	2,18	1,27	24,44	391,7	33,82	385,20	874,66	25,86	25,86
<i>Guarea thompsonii</i>	487,0	29,19	13,59	24,09	2,45	0,11	3,19	4,89	7,22	261,8	16,69	99,66	198,61	11,90	11,90
<i>Julbernardia seretii</i>	503,2	15,00	8,20	4,11	0,61	2,70	1,74	2,69	20,20	399,0	33,55	186,78	825,25	24,60	24,60
<i>Phyllanthia suaveolens</i>	508,3	31,23	10,70	7,86	1,33	3,11	3,09	5,43	7,32	348,4	16,27	93,67	383,34	23,56	23,56
<i>Prioria oxyphylla</i>	499,1	16,31	11,51	2,58	0,59	3,57	2,24	1,99	11,21	402,1	30,59	251,10	839,02	27,42	27,42
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	474,0	30,68	14,01	7,65	1,51	3,50	3,21	9,72	17,45	302,7	15,45	48,78	312,81	20,25	20,25

Gilbertiodendron dewevrei, espèce dominante en MOF, présente les concentrations les plus faibles en Ca, Mn, N, P et S mais la plus élevée en Si. Les différences les plus importantes concernent Mn et K ; la concentration en Mn varie d'un facteur 1 à 120 d'une espèce à l'autre, de 0,03 (*G. dewevrei*) à 3,57 mg.g⁻¹ (*P. oxyphylla*) tandis que les concentrations en K varient environ d'un facteur 10, de 2,58 (*P. oxyphylla*) à 24,09 mg.g⁻¹ (*G. thompsonii*).

3.2. Décomposition des litières foliaires pures en forêt mixte et monodominante

En MIF, les huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition présentent des pertes de masse contrastées (Figure 1 ; Tableau 2). En effet, les RM obtenus diffèrent fortement d'une espèce à l'autre. En moyenne, après six mois de décomposition, les RM sont deux fois plus faibles pour *S. zenkeri* et *G. thompsonii* (27,72 et 27,18%, respectivement) par rapport à celle de *G. dewevrei* (56,44%). Les pertes de masse sont relativement constantes au cours du temps pour toutes les espèces à l'exception de *S. zenkeri* et *G. thompsonii* dont les litières se dégradent plus rapidement en début de période.

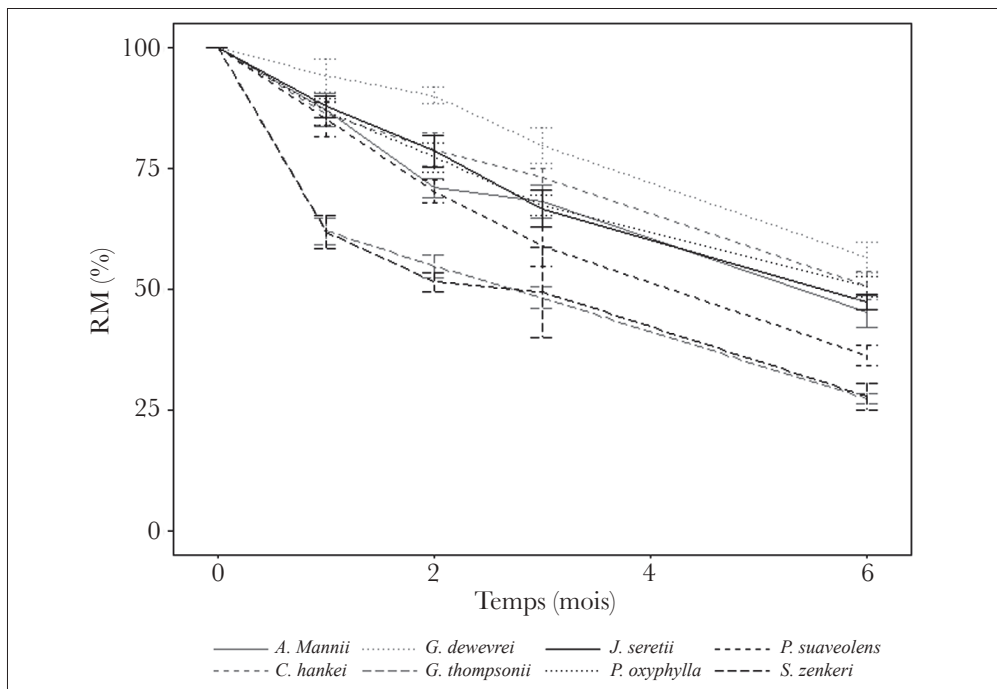


Figure 1. Évolution du pourcentage de masse restante des litières pures en forêt mixte en fonction du temps pour les huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition (moyenne \pm écart-type). Réserve forestière de Yoko.

Tableau 2. Pourcentage de masse restante (%) des litières pures des huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition après 1, 2, 3 et 6 mois d'incubation en forêt mixte (moyenne \pm écart-type). Des lettres différentes dans une colonne indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre espèces. Réserve forestière de Yoko.

Espèce	Pourcentage de masse restante après			
	1 mois	2 mois	3 mois	6 mois
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	61,76 \pm 4,74 a	51,36 \pm 2,83 a	49,31 \pm 6,08 a	27,72 \pm 3,86 a
<i>Guarea thompsonii</i>	61,95 \pm 3,80 a	54,61 \pm 3,30 a	48,13 \pm 3,17 a	27,18 \pm 1,53 a
<i>Polyalthia suaveolens</i>	85,12 \pm 5,03 b	70,13 \pm 3,22 b	58,78 \pm 5,60 b	36,34 \pm 2,94 b
<i>Anonidium mannii</i>	87,09 \pm 4,81 b	70,91 \pm 2,84 b	68,00 \pm 4,73 c	45,24 \pm 4,56 c
<i>Julbernardia seretii</i>	87,72 \pm 3,11 b	78,49 \pm 4,69 c	66,58 \pm 5,30 c	47,32 \pm 2,27 cd
<i>Prioria oxyphylla</i>	86,65 \pm 3,98 b	77,18 \pm 4,20 c	67,32 \pm 3,06 c	50,45 \pm 3,07 d
<i>Cynometra hankei</i>	86,38 \pm 3,49 b	78,86 \pm 4,69 c	73,16 \pm 2,29 cd	50,78 \pm 3,99 d
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	94,11 \pm 4,74 c	90,06 \pm 2,33 d	79,58 \pm 5,12 d	56,45 \pm 4,36 e

Tant pour *G. dewevrei* que pour *S. zenkeri*, la décomposition des litières durant les deux premiers mois est significativement supérieure dans les forêts d'origine (Tableau 3). Les différences moyennes de pertes de masse entre les deux types de forêts sont toutefois faibles : 4 à 5 % pour *G. dewevrei*, et 5 à 9 % pour *S. zenkeri*. Au-delà de deux mois, les différences entre forêts deviennent non significatives pour les deux espèces.

Tableau 3. Pourcentages de masse restante (%) des litières de *G. dewevrei* et *S. zenkeri* après 1, 2, 3 et 6 mois d'incubation en forêts mixte (MIF) et monodominante (MOF) (moyenne \pm écart-type). Les valeurs de *p* représentent les résultats des comparaisons de moyennes entre forêts. Réserve forestière de Yoko.

Temps (mois)	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>		<i>p</i>	<i>Scorodophloeus zenkeri</i>		<i>p</i>
	MIF	MOF		MIF	MOF	
1	94,12 \pm 4,74	89,19 \pm 5,15	<0,05	61,76 \pm 4,74	67,10 \pm 4,80	<0,05
2	90,06 \pm 2,33	85,53 \pm 4,68	<0,01	51,36 \pm 2,83	60,53 \pm 7,99	<0,01
3	79,58 \pm 5,12	78,22 \pm 3,73	>0,05	49,31 \pm 13,1	49,81 \pm 4,90	>0,05
6	56,45 \pm 4,36	58,82 \pm 5,07	>0,05	27,72 \pm 3,86	31,00 \pm 4,06	>0,05

3.3. Prévision du taux de décomposition des litières pures en forêt mixte

Les pourcentages de masse restante de litière foliaire après 1, 2, 3 et 6 mois d'incubation des huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition sont significativement et fortement corrélés avec la plupart des caractéristiques chimiques initiales (Figure 2 ; Tableau 4). De fortes corrélations négatives ont été observées entre les RM et les teneurs en Ca, K, Mg, N, P et S, tandis que des corrélations positives ont été notées avec la teneur en lignine et les différents rapports étudiés (C:N, C:S, C:P, N:P et L:N). De manière générale, les corrélations sont significatives pour les quatre périodes de collecte, excepté pour les teneurs en Mg et en lignine qui influencent significativement la décomposition seulement à partir de deux mois d'incubation. À chaque période, Ca est l'élément nutritif qui présentait la plus forte corrélation avec la décomposition. Par contraste, les RM n'ont montré aucune relation avec les teneurs foliaires en Mn et Si.

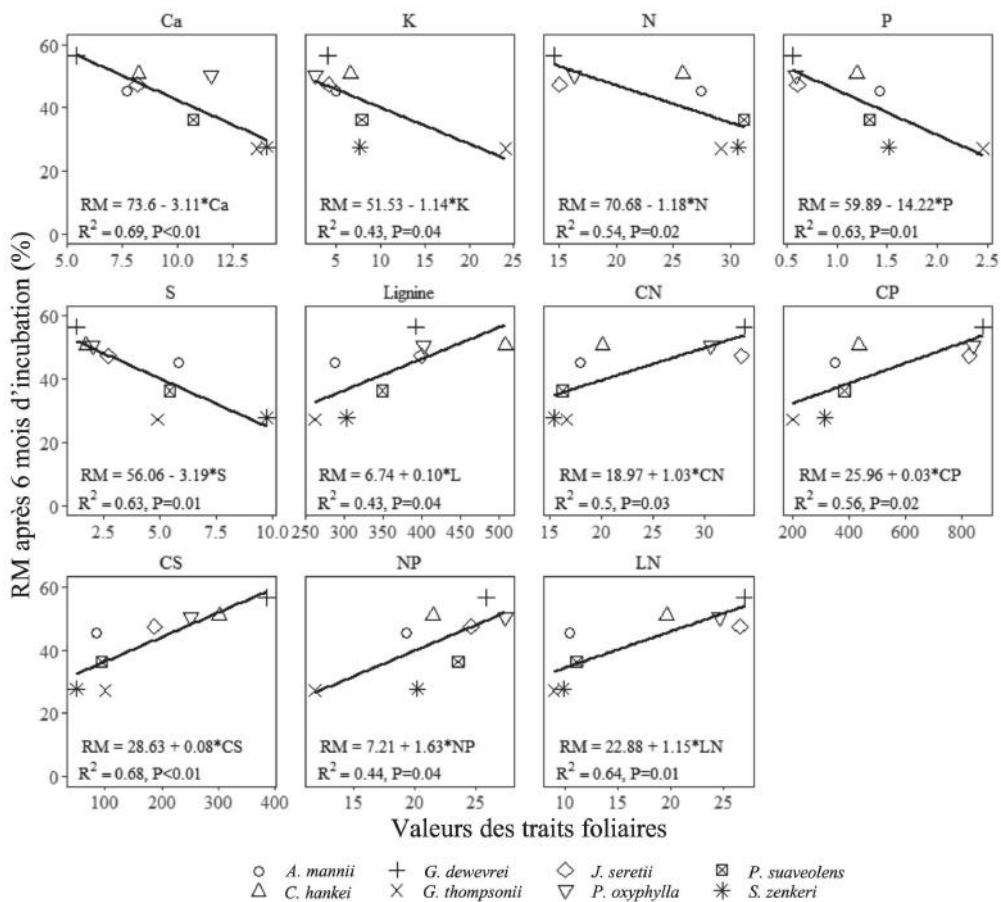


Figure 2. Relations entre le pourcentage de masse restante (RM, %) des litières pures des huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition après 6 mois et les caractéristiques chimiques de leurs litières pour lesquelles la corrélation est significative (Tableau 4, teneurs en Ca, K, N, P et S, exprimées en $mg \cdot g^{-1}$ et rapports C:N, C:S, C:P, N:P et L:N). Réserve forestière de Yoko.

Tableau 4. Coefficients de corrélation de Pearson entre les caractéristiques chimiques initiales des litières foliaires des huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition et le pourcentage de masse restante en condition pure après 1, 2, 3 et 6 mois d'incubation en forêt mixte. ns, *, **, *** indiquent des corrélations non significatives, significatives à $p \leq 0,10$, $p \leq 0,05$ et $p \leq 0,01$, respectivement. Réserve forestière de Yoko.

Traits	Pourcentage de masse restante après			
	1 mois	2 mois	3 mois	6 mois
Ca	-0,88***	-0,89***	-0,92***	-0,86***
K	-0,73**	-0,65*	-0,69*	-0,71**
Mg	ns	-0,68*	-0,65*	-0,69*
Mn	ns	ns	ns	ns
N	-0,63*	-0,77**	-0,68*	-0,78*
P	-0,80**	-0,82**	-0,76**	-0,83**
S	-0,73**	-0,86***	-0,78**	-0,83**
Si	ns	ns	ns	ns
Lignine (L)	ns	0,70*	0,69*	0,72*
C:N	0,64*	0,77**	0,67*	0,76**
C:P	0,70*	0,80**	0,70*	0,79**
C:S	0,66*	0,85***	0,84***	0,85***
L:N	0,69*	0,84***	0,75**	0,83**
N:P	0,85**	0,73**	0,66*	0,72**

3.4. Effet du mélange de litières sur la décomposition

Les mélanges présentent, en moyenne, des DRM significativement différentes de zéro mais faibles, et de signe différents selon la période de collecte des sachets. En effet, après un mois d'incubation, les mélanges ont en moyenne une vitesse de décomposition plus importante par rapport à la vitesse estimée sur base des litières pures des espèces les composant avec une DRM de 3,21 % ($p < 0,001$); après six mois d'incubation, le mélange des litières semble, en moyenne, diminuer la vitesse de décomposition avec une DRM de -2,65 % ($p < 0,01$).

Comme le montre le tableau 5, l'ensemble des mélanges présente des effets synergiques significatifs après un mois d'incubation quelle que soit l'espèce cible considérée, avec des DRM moyennes variant de 1,64 à 4,75 % pour les mélanges incluant *P. suaveolens* et *S. zenkeri*. Après six mois, bien que la DRM moyenne soit significativement différente de 0 (-2,65 %, $p < 0,01$), seuls les mélanges incluant *G. dewevrei* (-3,09 %), *G. thompsonii* (-3,54 %), *P. oxyphylla* (-3,61 %) et *S. zenkeri* (-12,92 %) montrent des effets antagonistes significatifs; les mélanges incluant *A. mannii* (2,07 %), *C. hankei* (-0,24 %), *J. seretii* (0,51 %) et *P. suaveolens* (-1,15 %) sont caractérisés par des interactions en moyenne non significatives.

Tableau 5. Déviations moyennes de la perte de masse des litières mélangées en présence de l'espèce cible par rapport à la perte de masse attendue sur la base des litières pures correspondantes (DRM) et DRM moyennes de l'espèce cible en mélange. *, **, *** indiquent des DRM significativement différentes de 0 avec une valeur de p inférieure à 0,10, 0,05 et 0,01 respectivement. Les valeurs significativement différentes de zéro traduisent des interactions de type synergie (DRM > 0) ou antagonisme (DRM < 0). Réserve forestière de Yoko.

Espèce cible	Temps (mois)	DRM mélange	DRM espèce cible
<i>Anonidium mannii</i>	1	3,72***	6,48***
	6	2,07	9,80**
<i>Cynometra hankei</i>	1	1,89**	-3,09
	6	-0,24	6,49
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	1	4,22***	5,75***
	6	-3,09*	-0,69
<i>Guarea thompsonii</i>	1	3,78***	5,47
	6	-3,54**	-17,44***
<i>Julbernardia seretii</i>	1	2,51***	2,17
	6	0,51	-0,27
<i>Polyalthia suaveolens</i>	1	1,64**	5,56**
	6	-1,15	-8,60**
<i>Prioria oxyphylla</i>	1	3,09***	3,23*
	6	-3,61**	0,59
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	1	4,75***	-8,86***
	6	-12,92***	-25,22***

Le calcul des DRM de chaque espèce à travers tous les mélanges auxquels elle est associée révèle des comportements contrastés. Après un mois d'incubation, les DRM varient de -8,86 % (*S. zenkeri*) à 6,48 % (*A. mannii*). Après six mois d'incubation, la décomposition des litières de *G. thompsonii*, *P. suaveolens* et *S. zenkeri* est très fortement et négativement impactée par le fait d'être associée à d'autres espèces; en effet, elles présentent des DRM, en moyenne, de -17,44, -8,60 et -25,22 %, respectivement. À l'opposé, les litières de *A. mannii* et de *C. hankei* présentent un taux de décomposition en moyenne plus important en mélange comparé à leurs litières pures respectives, avec des DRM de 9,80 et 6,49 %, respectivement. Enfin, la décomposition des litières foliaires de *G. dewevrei*, *J. seretii* et *P. oxyphylla* n'est pas impactée par le fait d'être mise en mélange.

4. Discussion

4.1. Prédiction de la perte de masse par les traits foliaires

Cette étude a montré des différences significatives de pertes de masse des litières foliaires entre les huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition (Figure 1). Cette différence a été en grande partie expliquée par des différences inter-

spécifiques des concentrations initiales en Ca, K, Mg, N, P, S et lignine, et des rapports C:N, C:S, C:P, N:P et L:N (Tableau 4). Comme attendu, les concentrations initiales des litières foliaires en éléments nutritifs tendent à favoriser la décomposition tandis que l'augmentation des rapports C:N, C:S, C:P, N:P et L:N et de la concentration en lignine ont un effet négatif sur la perte de masse.

La corrélation la plus élevée a été observée avec les teneurs en Ca (coefficient de corrélation de Pearson allant jusqu'à $-0,92$). En tant que composante importante des parois cellulaires des champignons et de l'exosquelette de certains arthropodes, Ca est un élément très recherché pour le régime alimentaire de ces organismes décomposeurs (Swift et al., 1979; Reich et al., 2005). De plus, des concentrations élevées en cations tels que Ca^{2+} ou Mg^{2+} rendent la litière foliaire moins acide et, par conséquent, plus appétente pour les décomposeurs (Cornelissen et al., 2003).

La concentration de la litière foliaire en P est plus fortement corrélée au pourcentage de masse restante que la concentration en N (Tableau 4). En effet, alors que la disponibilité en N est un facteur très important dans la détermination du taux de décomposition en forêts tempérées, P est l'élément nutritif le plus limitant en forêts tropicales humides (Vitousek, 1984; Cleveland et al., 2002). La limitation de la vitesse de décomposition par les éléments N, S et P est également révélée par la relation positive entre le pourcentage de masse restante et les rapports C:N, C:S, C:P, N:P et L:N. Des valeurs plus élevées des rapports C:N, C:S, C:P, N:P et L:N sont des indications claires de faibles disponibilités en N, P et S, entraînant une efficacité d'utilisation inférieure par la communauté des décomposeurs (Enriquez et al., 1993; Zhang et al., 2008).

La lignine, polymère complexe et hétérogène à squelette aromatique, est une composante importante du matériel végétal et fournit la rigidité et l'imperméabilité nécessaire aux parois et tissus cellulaires (Brunow, 2001; Monties & Fukushima, 2001). De par sa composition et les nombreuses liaisons qu'elle forme avec l'hémicellulose et la cellulose, la lignine est récalcitrante et ne peut pas être décomposée par les enzymes hydrolytiques comme la plupart des autres polymères naturels (cellulose, protéines, amidon, etc.); de ce fait, on observe une relation négative entre la perte de masse et la concentration de la litière en lignine (Tableau 4; Figure 2).

De manière surprenante, en dépit de la large gamme de teneurs en Si et Mn observée dans les litières des huit espèces concernées, ces deux éléments n'ont présenté aucune relation avec le pourcentage de masse restante. L'élément Mn est essentiel pour l'activité de l'enzyme Mn-peroxydase, capable de dégrader la lignine produite par la majorité des basidiomycètes et champignons dégradant le bois (Hofrichter, 2002; Berg et al., 2007). Il est également impliqué dans la régulation d'autres enzymes comme la laccase et la lignine peroxydase et devrait, par conséquent, améliorer la décomposition de la litière. Une concentration plus élevée en Si dans la litière réduit le taux de décomposition en diminuant la digestibilité et en augmentant l'abrasivité des résidus végétaux (Hunt et al., 2008). Une hypothèse pour expliquer l'absence de relation entre la perte de masse et la teneur en ces éléments est qu'ils interviendraient davantage dans des phases plus tardives de la décomposition (Berg & McClaugherty, 2014).

4.2 Effet du type de forêts sur la décomposition de litières

Au cours de deux premiers mois, les pertes de masse des litières des deux espèces dominantes en MIF (*S. zenkeri*) et MOF (*G. dewevrei*) montrent des différences faibles mais significatives entre les deux forêts (de 4,53 à 9,17%), les litières de *S. zenkeri* se décomposant plus vite en MIF et celles de *G. dewevrei* en MOF.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse «avantage du terrain d'origine» (ATO) selon laquelle la litière foliaire se décompose généralement plus rapidement sous les espèces d'arbres desquelles elle provient grâce une spécialisation de la communauté des décomposeurs au niveau du sol et des horizons holorganiques (Ayles et al., 2009; Veen et al., 2015). Selon Ayles et al. (2009) et Freschet et al. (2012), l'effet ATO augmente avec la dissimilarité en terme de qualité entre les types de litières et avec les différences entre compositions spécifiques des forêts concernées. En raison des compositions spécifiques contrastées entre MIF et MOF et des qualités de litières fortement différentes pour les espèces dominantes (Tableau 1), *S. zenkeri* et *G. dewevrei* représentent une bonne opportunité pour tester l'hypothèse ATO en forêt tropicale.

Dans l'Ituri (250 km à l'est de Kisangani), Torti et al. (2001) ont par contre observé une décomposition nettement plus importante de la litière pure de *G. dewevrei* dans la forêt mixte adjacente à sa forêt d'origine et ont attribué cet effet ATO négatif à une activité supérieure de la mésofaune en forêt mixte. Au Cameroun, Peh et al. (2012) n'ont observé aucun effet ATO sur la décomposition des litières de différentes espèces dont *G. dewevrei*.

Il est surprenant que l'effet ATO se limite aux tout premiers stades de la décomposition, où la perte de masse résulte principalement de la lixiviation de composés solubles et d'une dégradation de constituants facilement dégradables tels que les substances hydrosolubles et les hémicelluloses/celluloses non protégées (Berg & McClaugherty, 2014). Ceci pourrait s'expliquer par l'évolution de la taille moyenne des organismes associés à la dégradation de la matière organique au cours du temps, la maille utilisée empêchant l'accès à des organismes de dimension supérieure à 2 mm (macrofaune) tels que les cloportes, les millepattes et les vers (Bradford et al., 2002). De manière non exclusive, les conditions climatiques liées à la saison sèche pourraient aussi limiter l'activité des communautés de décomposeurs.

4.3. Effet du mélange de litières sur la décomposition

Le mélange de litières d'espèces différentes peut avoir des effets additifs ou non additifs, synergistiques ou antagonistes sur le taux de décomposition. Notre expérience a évalué l'effet du mélange de litières pour 28 combinaisons d'espèces deux à deux résultant d'un *pool* initial de huit espèces abondantes en MIF et MOF.

En moyenne, la perte globale de masse dans les sachets mélangés est 3,21 % supérieure après un mois d'incubation et 2,65 % inférieure après six mois par rapport aux valeurs prédites sur base des litières pures correspondantes. Par ailleurs, après six mois de décomposition, aucun des mélanges n'a présenté de perte de masse plus importante que l'espèce se décomposant le plus rapidement en condition pure (*S. zenkeri* et/ou

G. thompsonii) ou inférieure à l'espèce se décomposant le plus lentement (*G. dewevrei*); ceci confirme que le mélange des litières affecte très peu le taux de décomposition du mélange. Bien que la DRM des mélanges soit en moyenne significativement négative après six mois (-2,65%), seuls les mélanges incluant quatre des huit espèces cibles présentent des DRM des mélanges significativement différentes de zéro (*G. dewevrei*, *G. thompsonii*, *P. oxyphylla* et *S. zenkeri*). La durée d'incubation conditionne largement les interactions, avec en moyenne un effet synergistique après un mois et antagoniste après six mois. L'influence du temps d'incubation a déjà été relevée dans plusieurs études (Wardle et al., 1997; Lecerf et al., 2011; Wu et al., 2013), même si les interactions peuvent évoluer différemment. Ainsi Lecerf et al. (2011) et Wu et al. (2013) ont-ils observé, à l'inverse de notre étude, un effet antagoniste durant les phases initiales de décomposition suivi par un effet synergique.

D'une manière générale, ces évolutions ont été attribuées à des modifications au cours du temps des conditions microclimatiques, des communautés de décomposeurs et de la qualité des litières. La réponse du mélange peut masquer les réponses des espèces constitutives. Dans le cadre de cette expérience, les DRM des mélanges varient de -1,78 à 7,61% après un mois et de -17,09 à 7,01% après six mois; en considérant les DRM des espèces cibles, celles-ci varient de -29,70 à 29,19% après un mois et de -68,91 à 27,97% après six mois d'incubation. Bien que les DRM des mélanges impliquant *G. dewevrei*, *G. thompsonii*, *P. oxyphylla* et *S. zenkeri* soient toutes significativement différentes de zéro après 6 mois d'incubation, les processus diffèrent fortement selon les espèces (Tableau 5). *Scorodophloeus zenkeri* et *G. thompsonii* présentent les pertes de masses les plus élevées en conditions pures, mais voient leur taux de décomposition en moyenne nettement réduits en mélange (DRM des espèces cibles en moyenne de -17,44 et -25,22% pour *G. thompsonii* et *S. zenkeri*, respectivement). Les espèces voisines de ces deux espèces cibles impactent très négativement leurs vitesses de décomposition, probablement par transfert de composés récalcitrants et/ou inhibiteurs (Schimel & Hättenschwiler, 2007). À l'inverse, la décomposition de *G. dewevrei* et *P. oxyphylla* n'est en moyenne pas impactée significativement en mélange avec d'autres espèces, ce qui suggère que les espèces voisines présentent en moyenne une perte de masse réduite par rapport à l'incubation en condition pure. En présentant les litières les plus récalcitrantes (Tableau 1), la décomposition de *G. dewevrei* et de *P. oxyphylla* peut produire des composés défavorables à la décomposition des espèces voisines.

5. Conclusions

Les espèces les plus abondantes en MIF et MOF ont montré des pertes de masses contrastées de litière foliaire, en relation étroite avec la qualité initiale de ces dernières. Ces résultats démontrent l'intérêt d'une caractérisation précise des traits fonctionnels foliaires dans l'évaluation de la dynamique du carbone au sein des écosystèmes forestiers. Les litières de *S. zenkeri* et de *G. dewevrei*, en accord avec l'hypothèse de «l'avantage de son terrain d'origine», ont montré un taux de décomposition plus rapide au sein des forêts dont elles proviennent, mais seulement durant les deux premiers mois d'incubation.

En moyenne, la décomposition des litières mixtes s'est avérée supérieure à celle attendue sur la base des litières pures après un mois, mais inférieure après six mois. La séparation des litières mélangées en leurs composantes a mis en évidence que, malgré des effets moyens similaires, les processus impactant les taux de décomposition des mélanges étaient fortement influencés par les espèces constitutives.

Bibliographie

- Aerts R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, **79**(3), 439.
- Ayres E. et al., 2009. Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biol. Biochem.*, **41**(3), 606-610.
- Barantal S., Schimann H., Fromin N. & Hättenschwiler S., 2014. C, N and P fertilization in an Amazonian rainforest supports stoichiometric dissimilarity as a driver of litter diversity effects on decomposition. *Proc. R. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.*, **281**(1796), 20141682.
- Berg B., Steffen K.T. & McLaugherty C.A., 2007. Litter decomposition rate is dependent on litter Mn concentrations. *Biogeochemistry*, **82**(1), 29-39.
- Berg B. & McLaugherty C.A., 2014. *Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Berlin: Springer-Verlag.
- Bradford M.A. et al., 2002. Microbiota, fauna, and mesh size interactions in litter decomposition. *Oikos*, **99**(2), 317-323.
- Brunow G., 2001. Methods to reveal the structure of lignin. In: Steinbuechel A., Hofrichter M. (eds). *Biopolymers. Vol. 1 - Lignin, Humic Substances, and Coal*. Weinheim, Germany: Wiley-VCH.
- Cassart B. et al., 2016. Contrasting patterns of carbon sequestration between *Gilbertiodendron dewevrei* monodominant forests and *Scorodophloeus zenkeri* mixed forests in the Central Congo basin. *Plant Soil*, **414**, 309-326.
- Cassart B., Angbonga Basia A. & Ponette Q., 2020. Les traits foliaires contrôlent partiellement les différences de stocks de carbone du sol entre la forêt monodominante à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard et la forêt mixte à *Scorodophloeus zenkeri* Harms de la réserve forestière de Yoko. In : Bogaert J. et al. (éds). *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.
- Cleveland C.C., Townsend A.R. & Schmidt S.K., 2002. Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems*, **5**(7), 0680-0691.
- Coq S. et al., 2011. Litter composition rather than plant presence affects decomposition of tropical litter mixtures. *Plant Soil*, **343**(1-2), 273-286.
- Cornelissen J.H.C. et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, **51**(4), 335-380.
- Cornwell W.K. et al., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.*, **11**(10), 1065-1071.
- Coûteaux M.M., Bottner P. & Berg B., 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol. Evol.*, **10**(2), 63-66.
- Cusack D.F. et al., 2009. Controls on long-term root and leaf litter decomposition in neotropical forests. *Glob. Change Biol.*, **15**(5), 1339-1355.
- Djuikouo M.N.K. et al., 2010. Diversity and aboveground biomass in three tropical forest types in the Dja Biosphere Reserve, Cameroon. *Afr. J. Ecol.*, **48**(4), 1053-1063.

- Enriquez S., Duarte C.M. & Sand-Jensen K., 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*, **94**(4), 457-471.
- Finerty G.E. et al., 2016. Exotic or not, leaf trait dissimilarity modulates the effect of dominant species on mixed litter decomposition. *J. Ecol.*, **104**(5), 1400-1409.
- Freschet G.T., Aerts R. & Cornelissen J.H.C., 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *J. Ecol.*, **100**(3), 619-630.
- Gartner T.B. & Cardon Z.G., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, **104**(2), 230-246.
- Gessner M.O. et al., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.*, **25**(6), 372-80.
- Hart T.B., Hart J.A. & Murphy P.G., 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Am. Nat.*, **133**(5), 613-633.
- Hättenschwiler S., Tiunov A.V. & Scheu S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **36**(1), 191-218.
- Hättenschwiler S. et al., 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytol.*, **179**(1), 165-175.
- Hobbie S.E. et al., 2006. Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, **87**(9), 2288-97.
- Hofrichter M., 2002. Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP). *Enzyme Microb. Technol.*, **30**(4), 454-466.
- Hoorens B., Aerts R. & Stroetenga M., 2003. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, **137**(4), 578-586.
- Hunt J.W. et al., 2008. A novel mechanism by which silica defends grasses against herbivory. *Ann. Bot.*, **102**(4), 653-6.
- Kearsley E. et al., 2013. Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nat. Commun.*, **4**, 2269.
- Lecerf A. et al., 2011. Incubation time, functional litter diversity, and habitat characteristics predict litter-mixing effects on decomposition. *Ecology*, **92**(1), 160-169.
- Manzoni S., Trofymow J.A., Jackson R.B. & Porporato A., 2010. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecol. Monogr.*, **80**(1), 89-106.
- McGuire K.L. & Treseder K.K., 2010. Microbial communities and their relevance for ecosystem models: decomposition as a case study. *Soil Biol. Biochem.*, **42**(4), 529-535.
- Monties B. & Fukushima K., 2001. Occurrence, function, and biosynthesis of lignins. In: Steinbuchel A. & Hofrichter M. (eds.). *Biopolymers. Vol. 1 – Lignin, humic substances, and coal*. Weinheim, Germany: Wiley-VCH.
- Peh K.S.H., Lewis S.L. & Lloyd J., 2011. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *J. Ecol.*, **99**(4), 891-898.
- Peh K.S.H. et al., 2012. Investigating diversity dependence of tropical forest litter decomposition: experiments and observations from Central Africa. *J. Veg. Sci.*, **23**(2), 223-235.
- Reich P.B. et al., 2005. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species. *Ecol. Lett.*, **8**(8), 811-818.
- Salinas N. et al., 2011. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytol.*, **189**(4), 967-977.
- Scheu S. et al., 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. *Oikos*, **101**(2), 225-238.

- Schimel J.P. & Hättenschwiler S., 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biol. Biochem.*, **39**(7), 1428-1436.
- Schreeg L.A., Mack M.C. & Turner B.L., 2013. Nutrient-specific solubility patterns of leaf litter across 41 lowland tropical woody species. *Ecology*, **94**(1), 94-105.
- Setiawan N.N. et al., 2016. Mixing effects on litter decomposition rates in a young tree diversity experiment. *Acta Oecologica*, **70**, 79-86.
- Swift M.J., Heal O.W. & Anderson J.M., 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology. Volume 5*. Oxford, London: Blackwell Scientific Publications.
- Torti S.D., Coley P.D. & Kursar T.A., 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *Am. Nat.*, **157**(2), 141-153.
- Townsend A.R., Cleveland C.C., Asner G.P. & Bustamante M.M.C., 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, **88**(1), 107-118.
- Van Soest P.J. & Wine R.H., 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. *J. Assoc. Off. Anal. Chem.*, **50**, 50-55.
- Veen G.F.C., Freschet G.T., Ordonez A. & Wardle D.A., 2015. Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos*, **124**(2), 187-195.
- Vitousek P.M., 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, **65**(1), 285-298.
- Vleminckx J. et al., 2015. Impact of fine-scale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a Central African rainforest. *J. Veg. Sci.*, **26**(1), 134-144.
- Wardle D.A., Bonner K.I. & Nicholson K.S., 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, **79**(2), 247-258.
- Wardle D.A. et al., 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**(5677), 1629-33.
- WRB, 2014. *World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. World Soil Resources Reports No. 106. Roma: FAO.
- Wu D., Li T. & Wan S., 2013. Time and litter species composition affect litter-mixing effects on decomposition rates. *Plant Soil*, **371**(1-2), 355-366.
- Zhang D., Hui D., Luo Y. & Zhou G., 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *J. Plant Ecol.*, **1**(2), 85-93.

Chapitre 13

Les traits foliaires contrôlent partiellement les différences de stocks de carbone du sol entre la forêt monodominante à *Gilbertiodendron dewevrei* et la forêt mixte à *Scorodophloeus zenkeri* de la réserve de Yoko

Benoît CASSART, Albert ANGBONGA BASIA & Quentin PONETTE

En Afrique centrale, *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard peut former de grands peuplements presque purs qui côtoient des forêts plus diversifiées à *Scorodophloeus zenkeri* Harms (forêt mixte). Si l'influence des traits fonctionnels, dont les caractéristiques de la litière foliaire, sur la monodominance est bien documentée, leur impact sur les flux de carbone ainsi que sur la taille et la persistance des stocks de C reste très peu investigué. Nous avons étudié comment les traits de la litière foliaire affectent la dynamique du carbone du sol (stocks et flux) en forêt mixte et monodominante sur des sols sableux fortement altérés dans la réserve de Yoko (République démocratique du Congo). Outre les stocks de carbone de la biomasse aérienne et du sol (horizons holorganiques et sol minéral jusque 220 cm de profondeur), nous avons mesuré la respiration du sol avec et sans les horizons holorganiques, la production de litière aérienne et la dynamique des racines fines en surface (horizon holorganique et 0-10 cm) durant une année, ainsi que la décomposition initiale (≤ 6 mois) des litières foliaires de huit espèces ligneuses. Alors que les stocks de carbone cumulés dans la biomasse aérienne, les horizons holorganiques et le sol minéral sont comparables en forêt mixte ($429,40 \pm 97,24 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1}$) et forêt monodominante ($418,55 \pm 75,48 \text{ Mg C} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$), les stocks de carbone du sol (horizon holorganique + sol minéral jusque 220 cm) sont 30% supérieurs en forêt monodominante. Des apports similaires en carbone ont été observés dans les deux formations forestières, mais la qualité de la litière foliaire en forêt monodominante se distingue par un éventail de traits impliqués dans la récalcitrance de la matière organique; en particulier, la litière foliaire de *G. dewevrei* se situe à l'extrémité «conservative» du spectre économique foliaire. Les taux de décomposition des litières des huit espèces sont significativement reliés à leur position le long du spectre économique foliaire durant les trois premiers mois seulement. Bien que les respirations totales annuelles étaient similaires entre les forêts, le retrait des horizons holorganiques diminue significativement la respiration uniquement en forêt mixte, de 18% en moyenne. En réduisant la vitesse de décomposition de la matière organique fraîche et de la matière organique du sol, la qualité médiocre de la litière produite par *G. dewevrei* de concert avec d'autres traits favorise

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomic-Gembloux.

l'accumulation du carbone au niveau du sol en forêt monodominante par rapport à forêt mixte. Nos résultats montrent que des évaluations fiables du spectre économique foliaire global peuvent s'avérer très précieuses pour modéliser la dynamique du carbone du sol en forêts tropicales.

Leaf litter functional traits partly regulate soil carbon stock differences between a monodominant *Gilbertiodendron dewevrei* forest and a mixed *Scorodophloeus zenkeri* forest in the Yoko Reserve

In Central Africa, *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard frequently occurs as large patches of monodominant forest located next to higher diverse *Scorodophloeus zenkeri* Harms forests (mixed forests). Although a series of functional traits, including leaf litter characteristics, has been shown to control monodominance in those systems, their role in regulating the rates of carbon gain and loss, as well as the size and permanence of the carbon stock, remains unknown. We examined how green and litter leaf traits affected soil C dynamics (stocks and fluxes) under mixed and monodominant forests located on highly weathered sandy soils in the Yoko Reserve (Democratic Republic of the Congo). In addition to estimates of aboveground and soil (forest floor plus mineral soil down to 220 cm depth) C stocks, we measured soil respiration with and without forest floor contribution, above-ground foliar litterfall and fine root production in topsoil (forest floor plus 0-10 cm layer) during a one-year period, as well as early leaf litter decomposition (≤ 6 months) of the eight most abundant tree species. Whereas C stocks cumulated over above-ground biomass, forest floor and mineral soil were similar between forest types (429.40 ± 97.24 and 418.55 ± 75.48 Mg C.ha⁻¹ in mixed and monodominant forest, respectively), soil C stocks (forest floor plus mineral soil down to 220 cm) were 30% higher in the monodominant forest. Similar organic matter inputs were observed under both forest types but the litterfall quality in the monodominant forest strongly differed by a set of traits related to organic matter recalcitrance; in particular leaf litter of *G. dewevrei* was located at the “conservative” end of the leaf economic spectrum. The leaf litter decomposition rates of the eight main tree species under mixed and monodominant forests were significantly related to their position along the leaf economic spectrum only during the first three months. Despite similar total annual soil respiration, forest floor removal significantly reduced soil respiration only in mixed forest, by about 18%. By a decreasing decay rate of fresh organic matter and of soil organic matter, the low-quality litter of *G. dewevrei*, together with some other traits, increased C accumulation in the soil under monodominant compared to mixed forests, but it did not limit the above-ground C storage nor the net primary productivity (as inferred from similar C litterfall inputs). Our results highlight that reliable assessments of the global leaf economics spectrum could be valuable in modelling soil organic carbon dynamics in tropical forests.

1. Introduction

L'impact de la perte de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes a fait l'objet de nombreuses études depuis plusieurs années (Grime, 1998; Loreau et al., 2001; Cardinale et al., 2007; Shen et al., 2016). Plus particulièrement, dans le contexte actuel des changements climatiques, l'analyse de la relation entre la diversité fonctionnelle et le cycle du carbone au sein des écosystèmes forestiers représente un enjeu majeur (Ruiz-Jaen & Potvin, 2011; Cavanaugh et al., 2014). Dans ce contexte, les forêts tropicales jouent un rôle clé. En effet, elles sont les biomes les plus diversifiés de la planète, et représentent plus de 50% des stocks globaux de C terrestre et plus d'un tiers de la productivité nette primaire mondiale (Pan et al., 2011).

En raison de la biomasse et de la productivité élevées des forêts tropicales, la plupart des travaux se sont focalisés sur la séquestration du C dans la biomasse aérienne. Les mécanismes qui régulent la séquestration du C (flux, stocks et persistance du C) au niveau du sol restent en revanche très mal connus, même si la quantité de C stockée dans les sols sous forêt tropicale représente près de 40 % des stocks totaux de C du sol au sein de ces écosystèmes forestiers (Pan et al., 2011).

Les stocks de C du sol sont déterminés par le bilan entre les apports via la productivité primaire, les émissions de C, principalement *via* le processus de décomposition, et les processus de stabilisation. À large échelle, les stocks de C du sol sont donc fortement influencés par le climat, la topographie, la texture, le matériau parental, les perturbations naturelles et le type de forêts (Jobbágy & Jackson, 2000; Silver et al., 2000; Saiz et al., 2012; Dieleman et al., 2013). Localement, dans des conditions de milieu homogènes, le type de forêt et/ou la composition spécifique des peuplements peut affecter la séquestration du C comme l'ont montré de nombreuses recherches réalisées en zones tempérées ou boréales (Vesterdal et al., 2013). Les études conduites dans ces deux biomes montrent, en particulier, que l'identité des espèces présentes influence fortement les stocks totaux de C du sol et sa distribution verticale (Schulp et al., 2008; Vesterdal et al., 2013; Dawud et al., 2016).

L'impact de l'identité des espèces sur la séquestration du C dans les sols est en relation avec leurs traits fonctionnels qui contrôlent l'assimilation, les transferts et la décomposition du C par le biais de l'activité des autotrophes et des hétérotrophes, ainsi que par la modification des conditions abiotiques (De Deyn et al., 2008; Conti & Díaz, 2013). Tandis que les forêts tempérées et boréales sont caractérisées par une diversité spécifique faible, du moins en Europe, les forêts tropicales présentent un large gradient de diversité. En effet, il est possible d'y retrouver des forêts dans lesquelles une seule espèce domine l'étage supérieur de la canopée, qualifiées de 'monodominantes' (Connell & Lowman, 1989), jusqu'à des forêts hautement diversifiées présentant parfois plus de 300 espèces par hectare (Sullivan et al., 2017).

À l'échelle de l'espèce, des compromis physiologiques, évolutifs et biogéochimiques empêchent le plus souvent la maximisation simultanée du taux d'acquisition du C ainsi que la taille et la persistance des stocks de C (Díaz et al., 2009a). Par exemple, la densité du bois représente un compromis entre le potentiel de croissance de l'arbre et le risque de mortalité, par défaillance biomécanique ou hydraulique (Wright et al., 2010). Dans ce contexte, l'hypothèse de la complémentarité de niche (Díaz et al., 2009b) prédit qu'une diversité spécifique plus élevée permet de maximiser simultanément plusieurs *pools* de C (Nadrowski et al., 2010; Hulvey et al., 2013) en augmentant la probabilité d'inclure des espèces qui présentent des traits fonctionnels complémentaires. La séquestration du C ne dépend toutefois pas que de la diversité mais également de l'identité spécifique des arbres (Dawud et al., 2016). L'hypothèse des rapports de masses postule que la séquestration de carbone est dictée par les traits de l'espèce dominante; à l'extrême, elle prédit que le stockage de C peut être maximisé dans une forêt dominée par une espèce unique qui combinerait les traits les plus performants en termes de stockage du C (Díaz et al., 2009a; Díaz et al., 2009b).

Les feuilles, en tant que principal site de photosynthèse pour la plupart des plantes, sont intimement connectées au bilan carboné des végétaux. Les variations de traits foliaires sont souvent interprétées au sein d'un *continuum* dénommé «spectre économique foliaire» (SEF) (Wright et al., 2004). Ce SEF décrit un ensemble de relations entre les traits foliaires et résume les différentes stratégies d'acquisition et d'utilisation du C; cet ensemble de corrélations est cohérent au sein et entre espèces ainsi qu'à grande et petite échelle (Díaz et al., 2015). Le SEF reprend, à une de ses extrémités, les essences à croissance rapide qui produisent des feuilles à faible persistance structurellement peu coûteuses avec des concentrations élevées en éléments nutritifs et, à l'autre extrémité, les essences à croissance lente qui produisent des feuilles persistantes demandant d'importants investissements énergétiques et présentant de faibles taux photosynthétiques (Poorter & Bongers, 2006). Le positionnement des espèces le long de ce continuum est important dans le contexte de la dynamique du C du sol. Les essences à croissance rapide se caractérisent par d'importants apports aériens et souterrains en matière organique facilement décomposable, alors que les essences à croissance lente produisent des apports plus limités de matière organique de qualité médiocre, pauvre en éléments nutritifs. Malgré l'importance des traits fonctionnels et plus particulièrement des traits foliaires dans la dynamique du C dans le sol, ceux-ci demeurent très peu étudiés en forêts tropicales.

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes intéressés à deux types de forêts emblématiques du bassin du Congo : la forêt mixte à *Scorodophloeus zenkeri* Harms (MIF) et la forêt monodominante à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard (MOF). Ces deux types de forêts couvrent des surfaces importantes en Afrique centrale où elles coexistent dans des conditions écologiques similaires et sur une grande variété de sols (Hart et al., 1989; Djuikouo et al., 2010; Kearsley et al., 2013). Cassart et al. (2016) ont déjà montré des traits foliaires très contrastés entre les litières de ces deux types de forêts, et plus particulièrement entre les deux espèces dominantes correspondantes. Dans cet article, nous avons évalué l'effet des traits de la litière foliaire sur la dynamique du C du sol (stocks et flux) en MIF et MOF, dans des conditions climatiques et édaphiques similaires. Outre les stocks de C de la biomasse aérienne et du sol (horizons hologaniques (HH) et sol minéral jusque 220 cm de profondeur), nous avons mesuré la respiration du sol avec et sans les HH, la production de litière aérienne et la dynamique des racines fines en surface (HH et 0-10 cm) durant une année, ainsi que la décomposition initiale (≤ 6 mois) des litières foliaires de huit espèces ligneuses.

Nous émettons deux hypothèses :

- les différences de composition spécifique entre MIF et MOF résultent en des accumulations différentes de C au niveau des horizons hologaniques et du sol minéral;
- les espèces dominantes des deux formations, par le biais de traits foliaires contrastés, présentent des taux de décomposition différents, tant pour la litière foliaire fraîche que pour la matière organique plus évoluée des horizons hologaniques et minéraux.

2. Matériel et méthodes

2.1. Milieu d'étude

Le cadre général de la zone d'étude est la réserve forestière de Yoko située dans la province de la Tshopo en République démocratique du Congo. La réserve (00°19'12" N; 25°17'43" E) se situe à environ 28 km au sud de Kisangani et couvre une superficie de 6975 ha. Le relief se présente sous la forme d'un plateau d'une altitude moyenne de 450 m entrecoupé par un réseau hydrographique dense. Le climat est de type équatorial caractérisé par deux saisons pluvieuses (mars à juin et août à décembre) en alternance avec deux saisons sèches (janvier à février et juillet). Selon les données météorologiques enregistrées de 1961 à 2009 dans la station de Yangambi (située à 100 km à l'ouest de Kisangani), la pluviométrie annuelle est de l'ordre de 1780 mm et la température moyenne annuelle est de 24,8°C. Les sols sont en majorité des ferralsols xanthiques (Van Ranst et al., 2010; WRB, 2014) principalement constitués de sables quartzeux, avec une faible teneur en argiles kaoliniques et en oxydes de fer hydratés. Le sol est pauvre en nutriments, très altéré et acide.

Le couvert végétal de la réserve est dominé par la forêt tropicale humide primaire semi-décidue comprenant des peuplements isolés de forêts sempervirentes, de surfaces variables. La végétation de la partie ouest de la réserve, plus marquée par l'empreinte humaine, est composée principalement de forêts secondaires et de cultures sur brûlis.

Une première campagne de terrain a permis la sélection de deux zones d'intérêt (Figure 1). La première est située en forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* et la deuxième, à 2 km de la première dans des conditions topographiques et édaphiques similaires, en forêt sempervirente monodominante à *G. dewevrei*.

Afin de déterminer les principales caractéristiques des sols, neuf fosses pédologiques ont été creusées au sein des zones d'intérêt, à raison de quatre en MOF et cinq en MIF. Des échantillons de sols ont été prélevés à huit profondeurs (0-10, 10-25, 25-50, 50-75, 75-100, 100-140, 140-180 and 180-220 cm) sur chaque côté de la fosse et composites par fosse et profondeur. La granulométrie, la capacité d'échange cationique (CEC), le Fe et l'Al extrait à l'oxalate (Fe-o et Al-o) ont été déterminés pour les couches 0-10, 75-100 et 180-220 cm. La fraction sableuse (> 50 µm) a été séparée par tamisage humide après passage aux ultrasons alors que les teneurs en argile et limon ont été déterminées par la méthode standard de la pipette après dispersion à l'hexaméthaphosphate de Na. La CEC a été déterminée par la méthode à l'acétate d'ammonium. Fe-o et Al-o ont été extraits à l'oxalate d'ammonium (Carter, 1993) et dosés par spectrométrie d'émission atomique à plasma à couplage inductif (ICP). L'oxalate solubilise les oxyhydroxydes amorphes de fer et d'aluminium, les aluminosilicates faiblement cristallins et le fer et l'aluminium complexés avec la matière organique. Tous ces composés ont une forte capacité à établir des liaisons covalentes avec la matière organique; par conséquent, cette analyse représente un bon indicateur du potentiel du sol à stabiliser la matière organique (Mikutta et al., 2006; von Lützwow et al., 2006).

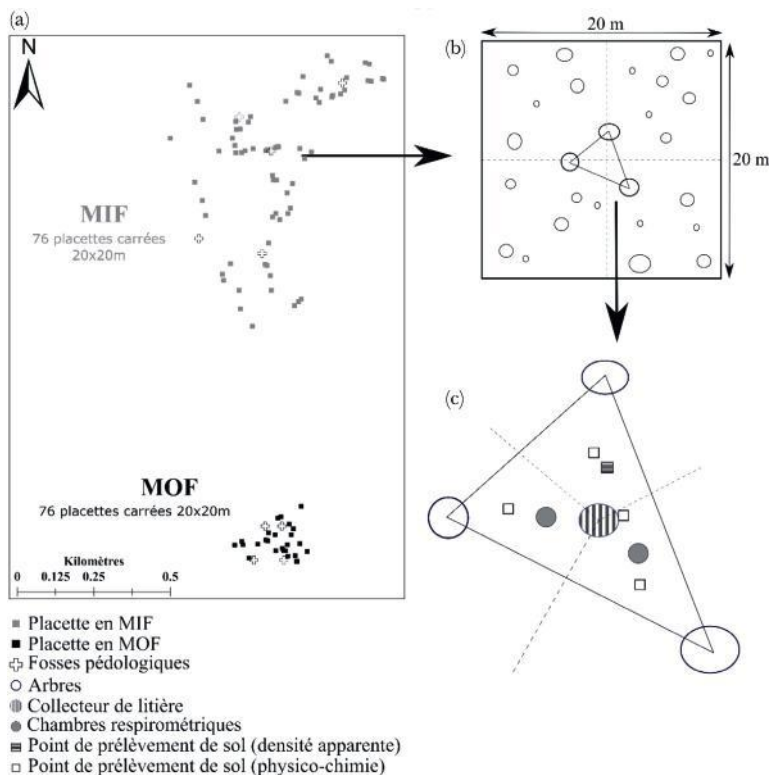


Figure 1. Design expérimental et configuration des dispositifs de mesure en forêt mixte (MIF) et forêt monodominante (MOF). (a) Sites d'études indiquant la position des placettes et des fosses pédologiques en MIF et MOF; (b) Placette d'échantillonnage (20 m × 20 m) sur laquelle les inventaires dendrométriques sont réalisés et au sein de laquelle est installé le triplet; (c) Triplet au sein duquel est mesuré la respiration du sol (avec et sans contribution des horizons holorganiques) et sont échantillonnés les chutes de litière aérienne, les horizons holorganiques, le sol minéral et la densité apparente. Deux chambres respirométriques sont mises en place dans les triplets monospécifiques et une seule pour tous les autres triplets. Réserve forestière de Yoko.

Comme indiqué dans le tableau 1, les deux types de forêts présentent des caractéristiques dendrométriques (densité, surface terrière, indice de Shannon, abondance) et pédologiques comparables tandis que la composition et la diversité en espèces diffèrent fortement entre formations.

Tableau 1. Principales caractéristiques dendrométriques et pédologiques en forêt mixte (MIF) et en forêt monodominante (MOF) (moyennes \pm écart-types). Fe-o et Al-o représentent respectivement le Fe et l'Al extrait à l'oxalate. Différentes lettres en exposant indiquent une différence significative entre forêts ($p < 0,05$). L'ensemble des caractéristiques concernant les sols ont été déterminées au sein des cinq (MIF) et quatre (MOF) fosses pédologiques; G = surface terrière; CEC = capacité d'échange cationique. Réserve forestière de Yoko.

		MIF	MOF
Caractéristiques dendrométriques			
Densité des arbres (nb.ha ⁻¹)		392 \pm 13 a	405 \pm 28 a
G (m ² .ha ⁻¹)		31,4 \pm 2,7 a	34,9 \pm 6,5 a
Indice de Shannon		3,12 \pm 0,04 a	1,49 \pm 0,01 b
Espèces les plus abondantes (% G)		<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (28,2%)	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i> (73,1%)
		<i>Cynometra hankei</i> (7,0%)	<i>Scorodophloeus zenkeri</i> (7,8%)
		<i>Julbernardia seretii</i> (4,7%)	<i>Prioria oxyphylla</i> (6,0%)
		<i>Prioria oxyphylla</i> (4,6%)	<i>Cola griseiflora</i> (1,8%)
		<i>Treulia africana</i> (3,0%)	<i>Panda oleosa</i> (1,6%)
Caractéristiques pédologiques			
pH H ₂ O	0-10 cm	4,2 \pm 0,2 a	3,9 \pm 0,3 a
	75-100 cm	4,6 \pm 0,2 a	4,4 \pm 0,1 a
	180-220 cm	4,8 \pm 0,2 a	4,7 \pm 0,1 a
Densité apparente (g.cm ⁻³)	0-10 cm	1,17 \pm 0,10 a	0,95 \pm 0,24 a
	75-100 cm	1,40 \pm 0,07 a	1,38 \pm 0,09 a
	180-220 cm	1,58 \pm 0,03 a	1,69 \pm 0,05 a
Sable grossier (0,2-2 mm) (%)	0-10 cm	73,24 \pm 4,18 a	75,53 \pm 2,52 a
	75-100 cm	64,77 \pm 4,85 a	69,81 \pm 3,27 a
	180-220 cm	58,32 \pm 3,75 a	63,88 \pm 5,59 a
Sable fin (0,05-0,2 mm) (%)	0-10 cm	13,42 \pm 2,96 a	11,95 \pm 1,03 a
	75-100 cm	15,92 \pm 3,14 a	14,87 \pm 2,45 a
	180-220 cm	20,72 \pm 2,96 a	19,28 \pm 5,54 a
Limon (0,002-0,05 mm) (%)	0-10 cm	2,10 \pm 0,47 a	2,70 \pm 0,76 a
	75-100 cm	2,53 \pm 0,36 a	2,53 \pm 0,06 a
	180-220 cm	2,64 \pm 0,53 a	3,08 \pm 0,61 a
Argile (<0,002 mm) (%)	0-10 cm	11,28 \pm 1,33 a	9,85 \pm 1,03 a
	75-100 cm	16,74 \pm 1,84 a	12,79 \pm 0,90 b
	180-220 cm	18,30 \pm 1,55 a	13,80 \pm 0,73 b
CEC (cmolc.kg ⁻¹)	0-10 cm	3,1 \pm 0,4 a	5,3 \pm 2,0 b
	75-100 cm	2,0 \pm 0,2 a	1,8 \pm 0,1 a
	180-220 cm	1,7 \pm 0,2 a	1,8 \pm 0,1 a
Fe-o (mmol.kg ⁻¹)	0-10 cm	13,5 \pm 2,6 a	15,2 \pm 2,1 a
	75-100 cm	6,5 \pm 0,8 a	8,1 \pm 2,8 a
	180-220 cm	3,9 \pm 0,5 a	3,9 \pm 0,6 a
Al-o (mmol.kg ⁻¹)	0-10 cm	9,5 \pm 1,6 a	12,4 \pm 4,8 a
	75-100 cm	15,7 \pm 0,8 a	13,7 \pm 2,5 a
	180-220 cm	15,4 \pm 1,7 a	13,6 \pm 1,3 a

2.2. Apports de litière et respiration du sol

Un total de 105 placettes carrées d'une surface de 0,16 ha (20 m de côté), centrées sur des groupes de trois arbres ('triplets') présentant une configuration triangulaire, ont été matérialisées (Figure 1), à raison de 29 en MOF et 76 en MIF. Cette disposition permet de caractériser assez finement le voisinage dans lequel les différentes mesures sont réalisées et donc de faire le lien entre celles-ci et la composition spécifique de proximité. La composition spécifique des triplets a été sélectionnée afin de balayer un gradient de diversité. En MIF, quatre types de triplets ont été installés : des triplets à trois espèces sans *S. zenkeri* ($n = 17$), des triplets à trois espèces incluant *S. zenkeri* ($n = 21$), des triplets à deux espèces incluant le *S. zenkeri* ($n = 22$) et des triplets monospécifiques à *S. zenkeri* ($n = 16$). En MOF, où la diversité est nettement plus faible, seuls des triplets à deux espèces dont *G. dewevrei* ($n = 16$) et des triplets monospécifiques à *G. dewevrei* ($n = 13$) ont été installés.

Au centre de chacun des triplets, un collecteur de litière circulaire d'une surface d'1 m² a été installé à 1,3 m de hauteur (Figure 1). La litière a été récoltée mensuellement de mai 2012 à avril 2013. Après la récolte, les débris ligneux d'un diamètre supérieur à 1 cm ont été écartés et la partie résiduelle a été séparée en deux fractions (litière foliaire et litière ligneuse fine). Les deux fractions ont ensuite été séchées à 65 °C durant 48 h et pesées. Les concentrations en C et N ont été déterminées par combustion sèche (analyseur élémentaire Thermo Finnigan Flash EA 1112) sur des échantillons de chaque fraction composites sur des périodes de trois mois (mai à juillet, août à octobre, novembre à janvier et février à avril). Dans le but de caractériser la qualité des litières foliaires, majoritaires, les concentrations en Ca, K, Mg, Mn, P, S et Si ont été déterminées par spectrométrie (ICP) après minéralisation totale au micro-onde (Milestone UltraWAVE, Allemagne) pour un sous-ensemble de placettes pour la période de novembre à janvier (22 et 20 en MIF et MOF, respectivement); cette période a été sélectionnée afin d'éviter la surreprésentation des essences décidues dont les chutes de litières sont maximisées en saison sèche. Les chutes de litières annuelles ont été calculées en cumulant les valeurs mensuelles par placette.

La respiration totale (R_T) journalière du sol a été mesurée mensuellement (de mai 2012 à avril 2013) dans chacune des placettes, au centre des triplets (Figure 1). Ces mesures ont été réalisées par absorption alcaline (chaux sodée) du CO₂ durant 24 h au sein de chambres respirométriques de type statique selon la procédure décrite par Keith & Wong (2006). Les chambres respirométriques ont été installées plus de deux semaines avant les premières mesures afin de limiter l'impact sur les flux mesurés. Dans les triplets dont les trois arbres appartiennent à l'espèce dominante de la forêt correspondante (16 en MIF et 13 en MOF), une deuxième chambre respirométrique a été installée pour déterminer la respiration du sol sans la contribution des horizons hologaniques (R_{SH}). À cette fin, les couches hologaniques sont retirées juste avant chaque mesure mensuelle en évitant d'abimer le tapis racinaire, et repositionnées soigneusement immédiatement après. La respiration annuelle a été calculée, à partir des mesures réalisées de mai 2012 à avril 2013, en cumulant les valeurs mensuelles moyennes journalières multipliées par le nombre de jour du mois correspondant. La contribution des HH à la R_T est obtenue en soustrayant R_{SH} de R_T .

La biomasse des racines fines a été échantillonnée de manière bimensuelle dans l'environnement immédiat des chambres respirométriques de juillet 2012 à avril 2013. Les racines ont été prélevées à l'aide d'un cadre métallique (20 cm×20 cm) ou de cylindres de volume connu, dans les HH et dans la couche 0-10 cm de sol, respectivement. Après la récolte, les racines ont été extraites par tamisage sous eau, et triées en deux catégories : grosses (> 2 mm) et fines (< 2 mm). Elles ont alors été séchées à 65 °C durant 48 h et pesées séparément. La productivité annuelle en racines fines a été estimée par la méthode de Brunner et al. (2013). Enfin, les racines fines ont été broyées sur un sous-ensemble de 30 placettes (15 en MIF et 15 en MOF) pour la détermination des concentrations en C et N.

2.3. Carbone du sol

Les HH ont été échantillonnés en juillet 2012 en deux points sélectionnés aléatoirement autour des chambres respirométriques avec un cadre métallique (20 cm×20 cm). Chaque échantillon est ensuite séparé en deux fractions : la litière (O_L , débris foliaires et ligneux peu évolués) et la matière organique en décomposition (O_F+O_H , débris partiellement ou fortement décomposés) (van Delft et al., 2006). Les échantillons ont ensuite été composités par placette pour la détermination du poids sec (65 °C pendant 48 h) et broyés pour la détermination des concentrations en C et N.

Les échantillons de sol minéral (SM) ont été prélevés à cinq profondeurs (0-10, 10-25, 25-50, 50-75 et 75-100 cm), à quatre positions par placette (Figure 1). Aucun élément grossier n'a été retrouvé dans les prélèvements; de la même manière, la présence de charbon n'a pas été observée. Les échantillons de sol minéral ont ensuite été composités par placette et profondeur, séchés à l'air libre, tamisés à 2 mm et broyés pour la détermination des concentrations en C et N. Les densités apparentes ont été déterminées à un emplacement par profondeur et par placette sur base d'échantillons prélevés à l'aide de cylindres de Kopecky (100 cm³) après tamisage à 2 mm et séchage à l'étuve à 105 °C (Figure 1). Les couches jusque 25 cm de profondeur ont été échantillonnées dans toutes les placettes, et les couches de 25 à 100 cm de profondeur aléatoirement dans une placette sur deux.

Le stock de C des HH (Mg C.ha⁻¹) a été obtenu en multipliant les concentrations en C de l'horizon (O_L ou O_F+O_H) (g.100 g⁻¹) par la masse sèche de l'horizon correspondant (g) et en divisant le résultat par la surface échantillonnée (400 cm²). Le stock de C du SM est le produit de la concentration en C de la couche de sol (g.100 g⁻¹), de l'épaisseur de la couche correspondante (cm) et de sa densité apparente (g.cm⁻¹).

2.4. Biomasse aérienne

Les arbres vivants présentant un diamètre à hauteur de poitrine (DHP, diamètre à 130 cm au-dessus du sol ou 50 cm au-dessus des contreforts) > 10 cm ont été mesurés et identifiés sur l'ensemble des placettes cumulant un total de 16,8 ha d'inventaires. La biomasse aérienne (BA) a été calculée avec les équations établies par Chave et al. (2014) qui se basent sur la hauteur totale, le DHP et la densité du bois. Les hauteurs ont été estimées à partir d'équations allométriques développées localement pour un

sous-ensemble de 20 espèces représentant 72 et 95 % de la surface terrière en MIF et MOF, respectivement (Cassart et al., 2016). Les hauteurs ont été mesurées sur un minimum de deux arbres par classe de 10 cm de diamètre sélectionnés selon la distribution obtenue après les inventaires dendrométriques. Afin de permettre l'estimation des hauteurs pour les autres espèces, toutes les espèces inventoriées ont été classées selon Bénédet et al. (2015), en fonction de leur statut en terme de hauteur au stade adulte («petit», «moyen» et «grand»), et un modèle hauteur-DHP a été établi par groupe. La densité du bois a été déterminée pour les mêmes 20 espèces à partir de deux carottes de bois par individu ; pour les autres espèces, les valeurs ont été extraites de la base de données DRYAD (Chave et al., 2009 ; Zanne et al., 2009).

La biomasse totale a été calculée comme la somme des biomasses individuelles sur la surface de chacune des placettes (0,16 ha) et les stocks de C correspondant ont été obtenus en considérant que la biomasse comprend 49% de C (IPCC, 2006).

2.5. Décomposition des litières foliaires

Huit espèces ont été impliquées dans l'expérience de décomposition : *Anonidium mannii* (Oliv.) Engl. & Diels, *Cynometra hankei* Harms, *G. dewevrei*, *Guarea thompsonii* Sprague & Hutch., *Julbernardia seretii* (De Wild.) Troupin, *Polyalthia suaveolens* Engl. & Diels, *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler, *S. zenkeri*; toutes retrouvées en MIF et MOF excepté *G. dewevrei* qui se retrouve uniquement en MOF. Ces espèces ont été choisies sur base de leur importance au sein des inventaires dendrométriques (48,7 et 84,6% de la surface terrière totale en MIF et MOF, respectivement) et afin de maximiser la gamme de traits fonctionnels foliaires. Les litières foliaires de ces espèces ont été collectées dans des bacs placés de manière aléatoire en MIF et MOF. Si nécessaire, des feuilles fraîchement tombées ont été ramassées directement au sol pour compléter le stock. Ces échantillons ont d'abord été séchés à l'air libre sur le terrain puis à l'étuve à 40 °C. Pour chaque espèce, un sous-échantillon a également été séché à 65 °C afin de permettre l'estimation du rapport masse sèche à 40 °C/masse sèche à 65 °C. Par ailleurs, des sous-échantillons de litière initiale ont été broyés pour la détermination des concentrations en C, N, Ca, K, Mg, Mn, P, S et Si.

Des sachets de litière (15 cm×15 cm) ont été fabriqués à partir de filet d'une maille de 2 mm afin d'éviter toute perte de matière tout en permettant l'accès à la mésofaune. Chaque sachet a reçu 13 g de litière (poids sec à 65 °C), correspondant à 580 g.m⁻², ce qui concorde avec les apports annuels en litière foliaire en MIF et MOF. Les sachets ont été incubés dans cinq blocs séparés d'une centaine de mètres en MIF, à raison de deux répliqués (1 m×1 m) distants de quelques mètres par bloc ; pour chaque espèce, un total de 40 sachets a été préparé : 5 blocs×2 répliqués×4 dates de collecte. Les sachets ont été placés sur le terrain en septembre 2014 et récoltés après 1, 2, 3 et 6 mois. Le contenu des sachets a ensuite été séché à l'air libre. Tous les débris adhérent et toutes les particules de sable ont été retirés. La litière a finalement été séchée à 65 °C durant 48 h et pesée.

Le pourcentage de masse restante au temps t (MR_t) a été calculé selon l'équation 1 dans laquelle m_t et m_0 sont la masse sèche de litière au temps t et la masse sèche initiale, respectivement; MR_t a ensuite été modélisé en fonction du temps t selon l'équation 2 dans laquelle a et b sont des facteurs de forme. Le taux de décomposition apparent (k_{app}) a alors pu être estimé à partir de l'équation 3 proposée par Manzoni et al. (2012) :

$$MR_t = \frac{m_t}{m_0} \times 100 \quad (1)$$

$$MR_t = \left(e^{-\left(\frac{t}{b}\right)^a} \right) \times 100 + \varepsilon \quad (2)$$

$$k_{app} = \frac{a}{b} \left(\frac{t}{b} \right)^{a-1} \quad (3)$$

2.6. Analyses statistiques

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 3.2.0.

Les différences de stocks de C (HH, SM et BA), de respiration du sol annuelle, de chute de litière annuelle, de production annuelle de racines fines, de caractéristiques dendrométriques et de sol entre les deux types de forêt ont été analysées à partir de tests de comparaisons de moyennes de Student. Les comparaisons des R_T et R_{SH} (journalières et annuelles) ont été réalisées à l'aide de tests de Student appariés.

Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée avec les 13 traits de litière foliaire (concentrations en C, K, Ca, Mg, Mn, N, P, S, Si, et rapports C:N, C:P, C:S et N:P) des huit espèces sélectionnées pour l'expérience de décomposition afin d'explorer les relations entre ces différents traits. Au vu de l'importante proportion de la variance expliquée par le premier axe de l'ACP, la position des espèces le long de cet axe a été utilisée comme une mesure de leur position au sein du «spectre économique foliaire» (SEF) (Wright et al., 2004). Les relations entre k_{app} après 1, 2, 3 et 6 mois et la position des espèces le long du SEF ont été testées à l'aide de régressions linéaires. Afin de comparer la qualité des chutes de litière foliaire entre MIF et MOF, les placettes dont les chutes de litière foliaire ont fait l'objet d'analyses chimiques ont été ajoutées dans l'ACP en tant qu'individus supplémentaires.

3. Résultats

3.1. Qualité de la litière

L'ACP fondée sur les 13 traits fonctionnels de la litière foliaire des huit espèces impliquées dans l'expérience de décomposition montre que 76,19% de la distribution de ces traits est expliquée par les deux premiers axes (Figure 2) dont la grande majorité (59,12%) par le premier. Le premier axe est positivement associé aux concentrations en Ca, K, Mg, N, P et S mais négativement lié aux concentrations en C et Si et aux rapports C:N:P:S (Figure 2a). Le deuxième axe est principalement déterminé par les concentrations de la litière foliaire en Mn. Les huit espèces étudiées présentent des traits de litière foliaire contrastés (Figure 2b). Par exemple, la concentration en Mn varie d'un facteur 1 à 120 d'une espèce à l'autre, de 0,03 (*G. dewevrei*) à 3,57 mg.g⁻¹ (*P. oxyphylla*) et les concentrations en K varient de 2,58 (*P. oxyphylla*) à 24,09 mg.g⁻¹ (*G. thompsonii*). *Gilbertiodendron dewevrei*, espèce dominante en MOF, présente les concentrations les plus faibles en Ca, K, Mn, N, P et S mais la concentration la plus élevée en Si. Les différences de qualité de litières foliaires se traduisent par des positions contrastées des espèces le long du SEF (Figure 2b).

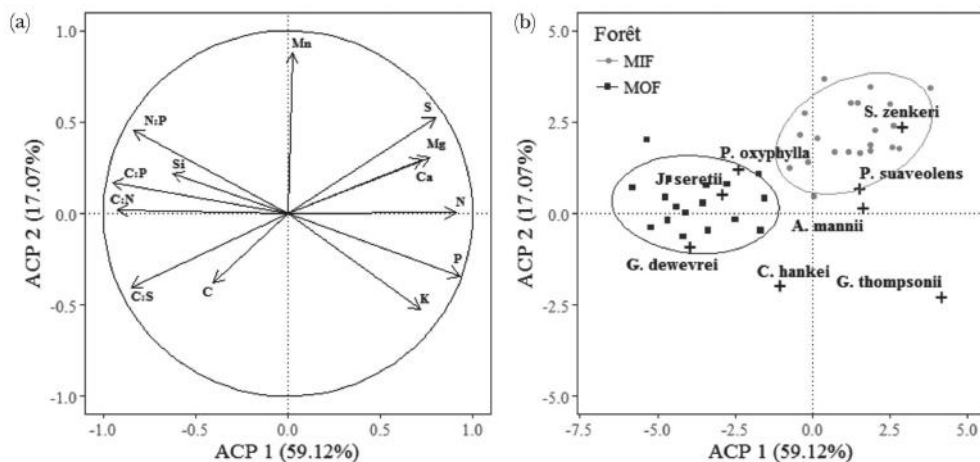


Figure 2. Analyse en composantes principales de 13 traits des litières foliaires (+) de huit espèces ligneuses abondantes en forêt mixte (MIF) et monodominante (MOF). Projection des (a) variables; et (b) espèces par rapport aux deux premiers axes principaux. Les litières foliaires récoltées en MIF (●) et MOF (■) n'ont pas été incluses dans l'analyse mais intégrées dans le graphe en tant qu'individus supplémentaires. Les ellipses représentent les limites de confiance à 90%. Réserve forestière de Yoko.

Les retombées de litière foliaire en MIF et MOF montrent des caractéristiques chimiques contrastées (Tableau 2) entraînant une distinction nette des deux formations forestières selon l'ACP illustrée par la Figure 2b. La litière en MIF est caractérisée par des concentrations significativement ($p < 0,05$) supérieures en N, K, Mg, Mn et P tandis que la litière récoltée en MOF présente des rapports C:N:P:S significativement plus élevés.

Les traits des litières foliaires des espèces dominantes *S. zenkeri* et *G. dewevrei* se retrouvent dans les limites de confiance (90 %) de MIF et MOF, respectivement (Figure 2b).

Tableau 2. Traits fonctionnels de la litière foliaire récoltée en forêts mixte (MIF) et monodominante (MOF) (moyennes \pm écart-types). Les valeurs de p représentent les résultats des comparaisons de moyennes entre forêts.

Traits	Forêts		p
	MIF	MOF	
C (mg.g ⁻¹)	488,52 \pm 14,53	501,64 \pm 14,24	> 0,05
N (mg.g ⁻¹)	31,03 \pm 3,70	20,68 \pm 2,12	< 0,05
Ca (mg.g ⁻¹)	14,72 \pm 5,93	6,94 \pm 1,66	> 0,05
K (mg.g ⁻¹)	5,22 \pm 2,03	3,01 \pm 1,02	< 0,05
Mg (mg.g ⁻¹)	3,21 \pm 0,80	1,74 \pm 0,34	< 0,05
Mn (mg.g ⁻¹)	3,78 \pm 1,33	0,21 \pm 0,17	< 0,01
P (mg.g ⁻¹)	1,25 \pm 0,36	0,53 \pm 0,15	< 0,05
S (mg.g ⁻¹)	6,24 \pm 2,47	2,30 \pm 1,38	> 0,05
Si (mg.g ⁻¹)	15,83 \pm 5,42	19,51 \pm 4,93	> 0,05
C:N	15,94 \pm 1,90	24,49 \pm 2,58	< 0,01
C:P	421,89 \pm 114,84	1 025,37 \pm 362,10	< 0,05
C:S	91,21 \pm 37,30	270,12 \pm 108,96	< 0,05
N:P	26,49 \pm 7,03	41,72 \pm 13,55	> 0,05

La composition chimique des racines fines diffère significativement entre formations forestières. En effet, la concentration en N des racines fines prélevées en MOF (0,97 \pm 0,35 mg.g⁻¹) est à peu près deux fois inférieure à celle observée en MIF (1,85 \pm 0,44 mg.g⁻¹) entraînant un rapport C:N significativement supérieur ($p < 0,001$) en MOF (35,82 \pm 7,73) comparé à MIF (23,23 \pm 4,47).

3.2. Stocks de carbone

Avec 429,40 et 418,55 Mg C.ha⁻¹ en MIF et MOF respectivement, les stocks de C cumulés par les HH, le SM (jusqu'à 220 cm de profondeur) et la BA ne sont pas significativement différents entre les deux forêts ($p > 0,1$) (Figure 3; Tableau 3). Les stocks de C de la BA représentent 79 et 71 % de ces valeurs totales en MIF et MOF, respectivement. Bien que la différence de stocks de C dans la BA entre forêts représente plus de 40 Mg C.ha⁻¹, elle n'est que faiblement significative ($p = 0,03$).

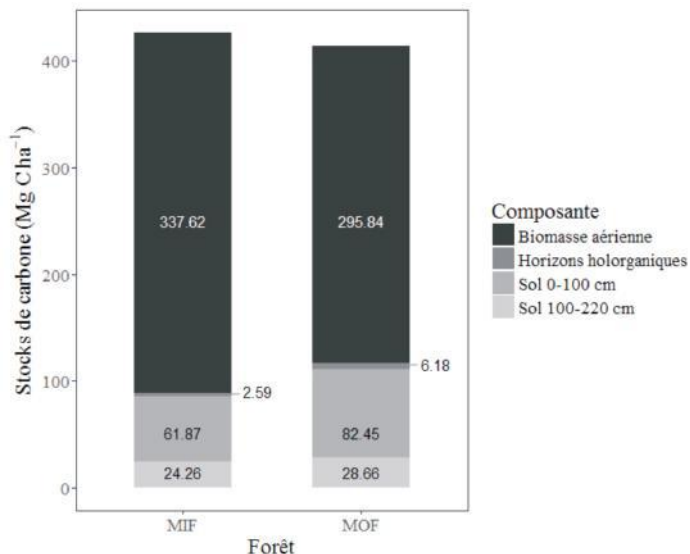


Figure 3. Stocks de carbone organique dans le sol minéral (couches de 0-100 et 100-220 cm de profondeur), les horizons holorganiques et la biomasse aérienne en forêt mixte (MIF) et monodominante (MOF). Réserve forestière de Yoko.

Tableau 3. Stocks de carbone observés en Mg C.ha⁻¹ en forêts mixte (MIF) et monodominante (MOF) (moyennes ± écart-types). Les valeurs de *p* représentent les résultats des comparaisons de moyennes entre forêts. Réserve forestière de Yoko.

Pool de carbone		MIF	MOF	<i>p</i>
Biomasse aérienne		337,62 ± 92,91	295,84 ± 63,31	< 0,05
Horizons holorganiques	O _L	1,39 ± 0,76	3,72 ± 2,03	< 0,001
	O _F + O _H	1,20 ± 0,57	2,46 ± 1,06	< 0,001
Sol minéral	0-10 cm	13,65 ± 2,73	22,24 ± 6,48	< 0,001
	10-25 cm	13,55 ± 3,71	16,08 ± 3,84	< 0,001
	25-50 cm	13,73 ± 2,01	17,67 ± 3,31	< 0,001
	50-75 cm	11,24 ± 2,71	14,05 ± 2,10	< 0,001
	75-100 cm	9,70 ± 2,10	12,41 ± 3,88	< 0,05
	100-140 cm	8,92 ± 0,34	10,68 ± 1,21	> 0,05
	140-180 cm	8,47 ± 0,51	9,77 ± 1,62	> 0,05
180-220 cm	6,87 ± 0,61	8,21 ± 0,87	> 0,05	
Total		429,40 ± 97,24	418,55 ± 75,48	> 0,05

Les stocks de C des HH et du SM jusqu'à 100 cm de profondeur sont significativement plus importants en MOF (93,23 Mg C.ha⁻¹) comparé à MIF (65,07 Mg C.ha⁻¹). L'accumulation de C dans les HH en MOF (7,13 Mg C.ha⁻¹) est près de trois fois supérieure à celle observée en MIF (2,60 Mg C.ha⁻¹); le stock de C dans la couche minérale 0-10 cm est près de deux fois plus important sous MOF (22,24 Mg C.ha⁻¹)

que sous MIF ($13,65 \text{ Mg C.ha}^{-1}$). Bien que les différences de stockage de C dans le SM entre forêts soient significatives pour toutes les couches jusque 100 cm de profondeur, elles décroissent avec la profondeur et représentent en moyenne 3 Mg C.ha^{-1} par couche au-delà de 10 cm. Les 10 premiers cm de SM expliquent plus de 40 % de la différence de stockage de C dans le SM de 0 à 100 cm de profondeur.

Le C accumulé de 100 à 220 cm de profondeur représente $24,26$ et $28,66 \text{ Mg C.ha}^{-1}$ en MIF et MOF respectivement et ne diffère pas significativement d'une forêt à l'autre. Ces quantités représentent 37 et 31 % du C stocké dans le premier mètre en MIF et MOF, respectivement. Les stocks de C cumulés par les horizons holorganiques et le sol minéral jusque 220 cm de profondeur en MOF ($111,11 \text{ Mg C.ha}^{-1}$) sont significativement de 30 % supérieurs à MIF ($86,13 \text{ Mg C.ha}^{-1}$).

3.3. Flux de carbone

Les retombées foliaires mensuelles montrent une saisonnalité globalement comparable en MIF et en MOF (Figure 4), caractérisée par deux pics de production observés en janvier-février d'une part (longue saison sèche), et d'août à septembre d'autre part (grande saison des pluies, caractérisée par des vents violents). Les productions de litières foliaires annuelles sont très proches en MIF ($2,86 \pm 0,49 \text{ Mg C.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) et MOF ($2,79 \pm 0,44 \text{ Mg C.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) (Tableau 4). De même, la production annuelle en litière ligneuse fine ne diffère pas en fonction du type de forêt ($1,75 \pm 0,48$ et $1,80 \pm 0,66 \text{ Mg C.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ en MIF et MOF respectivement), et représente moins de 40 % de la production annuelle de litière fine (fraction foliaire + fraction ligneuse fine).

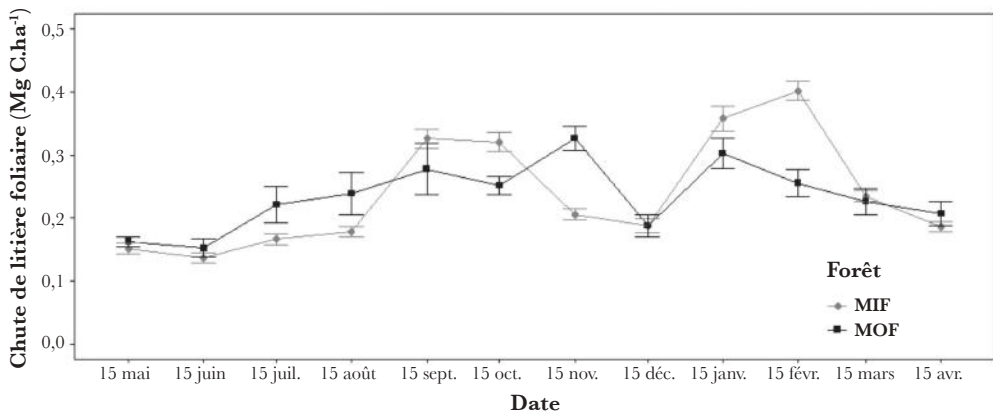


Figure 4. Chute mensuelle de litière foliaire (mai 2012-avril 2013) en forêt mixte (MIF, ♦) et monodominante (MOF, ■) (moyennes \pm écart-types). Réserve forestière de Yoko.

Bien qu'en moyenne les stocks de C de la biomasse racinaire fine des HH et de la couche 0-10 cm du SM soient légèrement mais significativement supérieurs en MIF ($1,30 \pm 0,39 \text{ Mg C.ha}^{-1}$) comparé à MOF ($1,20 \pm 0,34 \text{ Mg C.ha}^{-1}$), les productivités en racines fines ne diffèrent pas d'une forêt à l'autre ($0,51 \pm 0,23$ et $0,56 \pm 0,19 \text{ Mg C.ha}^{-1}$).

an⁻¹ en MIF et MOF respectivement) (Figure 5; Tableau 4). En moyenne, les racines fines représentent plus de 82 % de la biomasse racinaire totale des HH et de la couche 0-10 cm du SM.

Tableau 4. Chutes annuelles de litière aérienne, production annuelle en racines fines dans les horizons hologaniques et dans la couche de sol 0-10 cm et respiration annuelle du sol avec (RT) et sans (RSH) contribution des horizons hologaniques, en forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* (MIF) et en forêt sempervirente monodominante à *G. devevrei* (MOF) (moyennes ± écart-types). Différentes lettres en exposant indiquent une différence significative entre forêts ($p < 0,05$). Réserve forestière de Yoko.

	MIF	MOF
Chutes de litière aérienne annuelles (Mg C.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		
Fraction foliaire	2,86 ± 0,49 ^a	2,79 ± 0,44 ^a
Fraction ligneuse fine	1,75 ± 0,48 ^a	1,80 ± 0,66 ^a
Total	4,63 ± 0,80 ^a	4,57 ± 1,09 ^a
Production annuelle en racines fines (Mg C.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		
	0,51 ± 0,23 ^a	0,56 ± 0,19 ^a
Respiration annuelle du sol (Mg C.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		
R _T	20,0 ± 2,7 ^a	21,8 ± 2,1 ^a
R _{SH}	16,2 ± 2,1 ^a	21,0 ± 3,2 ^b

Dans les deux forêts, l'évolution de la R_T journalière montre deux augmentations, chacune se produisant durant une des saisons des pluies : août-décembre et mars-juin (Figure 6). Cependant, le maximum de R_T atteint en MIF (5,40 ± 0,87 g C.m⁻².j⁻¹) durant la première saison humide est presque deux fois inférieur à celui observé en MOF (9,80 ± 2,96 g C.m⁻².j⁻¹). En moyenne, la R_T journalière ne diffère pas significativement en MOF (6,08 ± 2,51 g C.m⁻².j⁻¹) et en MIF (5,48 ± 2,47 g C.m⁻².j⁻¹). Par conséquent, les valeurs annuelles moyennes de R_T sont similaires entre les deux types de forêts : 20,0 ± 2,7 et 21,8 ± 2,1 Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ en MIF et MOF respectivement (Tableau 4).

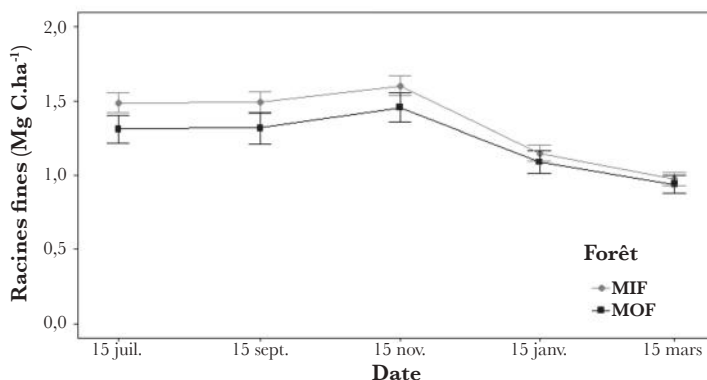


Figure 5. Évolution temporelle (juillet 2012-mars 2013) des stocks de carbone de la biomasse des racines fines dans les horizons hologaniques et la couche de sol 0-10 cm en forêt mixte (MIF, ◆) et monodominante (MOF, ■) (moyennes ± écart-types). Réserve forestière de Yoko.

Au sein des deux forêts, les R_{SH} journalières suivent des tendances saisonnières très proches de celles montrées par les R_T (Figure 6). En MIF, la R_{SH} journalière ($4,37 \pm 1,91 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) est en moyenne 13,3% inférieure ($p < 0,001$) à la R_T journalière ($5,32 \pm 2,44 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$); cette différence est significative tout au long de l'année mais atteint son maximum en décembre (23,2%) et son minimum en juillet (5,1%). En MOF, aucune différence significative (-3,8% en moyenne, $p > 0,1$) n'est observée entre les R_T et R_{SH} journalières. À l'échelle annuelle, la contribution des HH à la R_T ($R_T - R_{SH}$) est estimée à 3,41 (16,1%, $p < 0,001$) et à 0,87 (3,7%, $p > 0,1$) $\text{Mg C.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ en MIF et MOF respectivement.

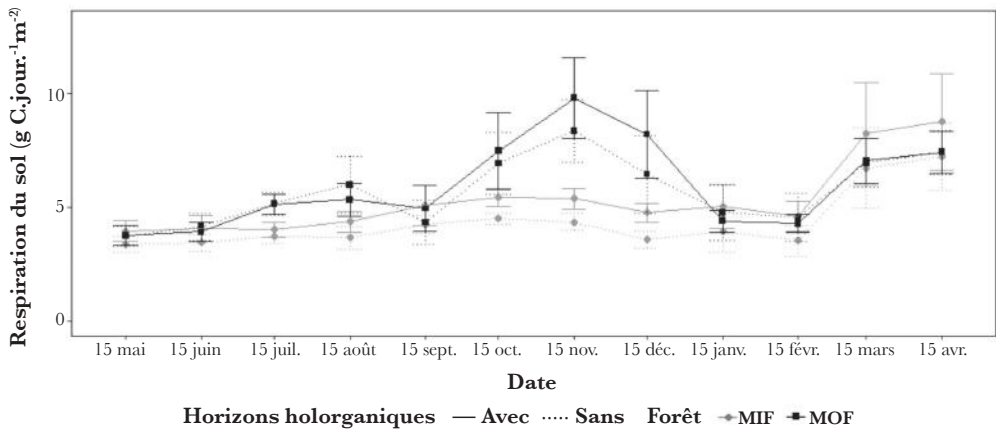


Figure 6. Évolution temporelle (mai 2012-avril 2013) de la respiration journalière du sol en forêt mixte (MIF, \blacklozenge) et monodominante (MOF, \blacksquare) avec (ligne pleine) et sans (ligne en pointillés) contribution des horizons holorganiques (moyennes \pm écart-types). Réserve forestière de Yoko.

Après six mois de décomposition, les pertes de masse montrées par les huit espèces varient de 43,6 (*G. deweyrei*) à 72,8% (*S. zenkeri*). Après un mois d'incubation, *G. deweyrei*, espèce dominante en MOF, est caractérisé par le k_{app} le plus faible ($0,07 \text{ mois}^{-1}$, représentant une perte de masse de 5,9%) tandis que *S. zenkeri* (espèce dominante en MIF) et *G. thompsonii* montrent les k_{app} les plus élevés ($0,25 \text{ mois}^{-1}$, représentant une perte de masse de 48,2%). Au cours de l'expérience de décomposition, les taux apparents de décomposition (k_{app}) des huit espèces étudiées tendent à converger vers une valeur commune de $0,12 \text{ mois}^{-1}$ (Figure 7).

La position des espèces le long du SEF est le meilleur prédicteur du k_{app} après un ($R^2 = 0,79$; $p < 0,001$), deux ($R^2 = 0,80$; $p < 0,01$) et trois ($R^2 = 0,65$; $p < 0,01$) mois d'incubation; pour la période de six mois, en revanche, la relation entre la qualité chimique initiale de la litière et le k_{app} n'est plus significative ($R^2 = 0,00$; $p > 0,1$).

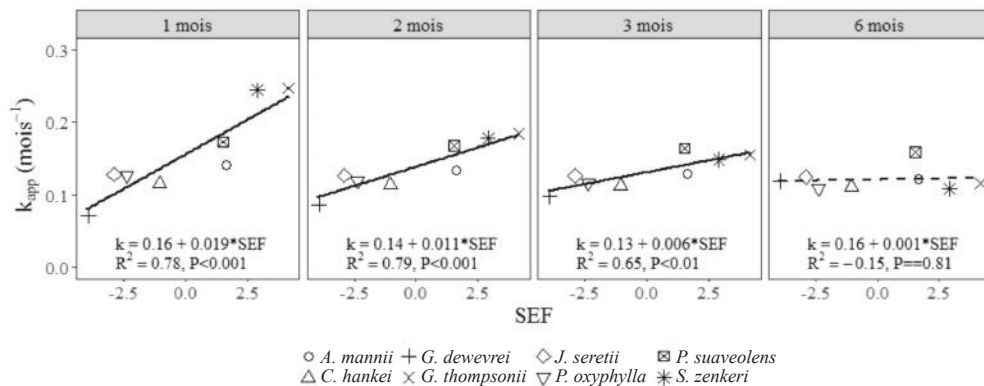


Figure 7. Relation entre le taux apparent de décomposition (k_{app}) et la position des huit espèces étudiées le long du spectre économique foliaire (SEF) après 1, 2, 3 et 6 mois de décomposition en forêt mixte (MIF). Réserve forestière de Yoko.

4. Discussion

4.1. Stocks et flux de C

Les stocks de C du SM (0-100 cm) estimés dans le cadre de cette étude sont très proches de la valeur moyenne de 82 Mg C.ha⁻¹ rapportée par Batjes (2014) pour les ferralsols xanthiques sous MOF mais approximativement 1,5 fois inférieurs à celle-ci sous MIF. Les deux types de formations forestières présentent des stocks de C du SM nettement inférieurs (de deux à trois fois en MOF et MIF, respectivement) aux valeurs de référence obtenues par Jobbágy & Jackson (2000) pour les forêts tropicales décidues et sempervirentes, en accord avec la faible capacité de séquestration du C des sols à forte teneur en sable (von Lützow et al., 2006). La couche 0-100 cm de SM contribue à environ 70% du stockage total de C dans le SM jusque 220 cm de profondeur dans les deux forêts, ce qui est cohérent avec la contribution moyenne de 63% rapportée par Batjes (2014).

Avec 337,62 et 295,84 Mg C.ha⁻¹ en MIF et MOF, respectivement, les stocks de C de la BA estimés dans le contexte de cette étude se situent dans la partie supérieure de la très large gamme (57-375 Mg C.ha⁻¹; moyenne : 215 Mg C.ha⁻¹) rapportée par Lewis et al. (2013) pour les forêts tropicales en Afrique centrale; des estimations similaires sont également citées par Nasi et al. (2009). De plus, les stocks de C de la BA observés en forêt monodominante à *G. dewevrei* au Cameroun par Djuikouo et al. (2010) (292,09 Mg C.ha⁻¹) sont très proches des estimations obtenues dans le cadre de cette étude. En revanche, Kearsley et al. (2013) ont obtenu des BA nettement inférieures en forêts mixte (160,5 Mg C.ha⁻¹) et monodominante à *G. dewevrei* (165,5 Mg C.ha⁻¹) à Yangambi (~100 km à l'ouest de Kisangani), et ont attribué cette différence de stocks à des différences d'allométrie DHP-hauteur.

Dans les deux forêts, la plus grande partie du C est contenue dans la végétation. En effet, les stocks de C de la BA représentent 79 et 71 % de la somme des stocks de C estimés (BA, HH et SM jusque 220 cm de profondeur) en MIF et MOF, respectivement, ce qui est en accord avec les gradients latitudinaux de répartition des stocks de C entre la biomasse et le sol (Lal, 2005). Cependant, malgré des stocks totaux de C similaires entre les deux forêts étudiées, nos résultats mettent clairement en évidence une accumulation plus importante de C dans le sol en MOF comparée à la MIF adjacente. En considérant la séquestration à long terme du C, cette différence de distribution de C entre forêts pourrait entraîner des émissions de C contrastées sous l'effet de perturbations telles que la sécheresse, les feux de forêts ou la déforestation (Fearnside, 2000; Frank et al., 2015).

Les résultats des mesures de R_T journalières en MIF et MOF donnent des valeurs moyennes de $5,48 \pm 2,47$ et de $6,08 \pm 2,51$ g C.m⁻².j⁻¹ respectivement. Ces valeurs sont très proches des R_T mesurées en forêts tropicales primaires par Davidson et al. (2000) ($5,49$ g C.m⁻².j⁻¹), Sotta et al. (2004) ($6,69$ g C.m⁻².j⁻¹) et Epron et al. (2006) ($4,42$ g C.m⁻².j⁻¹). Les R_T annuelles obtenues en MIF ($20,0 \pm 2,7$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹) et MOF ($21,8 \pm 2,1$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹) sont comprises dans la gamme de valeurs estimées par ces mêmes études (16,2 à 24,4 Mg C.ha⁻¹.an⁻¹).

Les productions annuelles de litière fine aérienne atteignent des valeurs très proches en MIF ($4,63$ Mg C.ha⁻¹) et en MOF ($4,57$ Mg C.ha⁻¹) avec des répartitions similaires entre la fraction foliaire et la fraction ligneuse fine (Tableau 4). Au Cameroun, Peh et al. (2012) rapportent des retombées aériennes foliaires de $2,99$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ en forêt monodominante à *G. dewevrei*, cohérentes avec nos observations ($2,79$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹), mais largement (1,5 fois) et significativement inférieures à celles observées sous la forêt mixte adjacente.

Litton et al. (2007) montrent qu'entre 30 à 60 %, voire plus, du C assimilé par la photosynthèse au sein d'écosystèmes forestiers est transféré vers le système souterrain, on parle alors d'allocation totale souterraine en C (ATSC). Pour des écosystèmes en équilibre du point de vue des stocks de C du sol (HH et SM) et des racines vivantes et mortes, Raich & Nadelhoffer (1989) ont démontré que l'ATSC peut être estimée à l'échelle annuelle comme la différence entre la R_T annuelle et les chutes annuelles de litière aérienne. Sur cette base, des ATSC comparables ont été estimées dans les deux forêts, égales à $15,37 \pm 2,98$ et $17,23 \pm 2,56$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ en MIF et MOF, respectivement. Ces valeurs, supérieures à celles rapportées en forêts tempérées ou boréales (Davidson et al., 2002), sont cohérentes avec la gamme de $13,40$ à $15,20$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ observée en forêts tropicales primaires au Brésil; elles sont en revanche inférieures aux estimations obtenues pour des plantations d'eucalyptus, lesquelles peuvent atteindre 25 Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ (Davidson et al., 2002; Litton et al., 2007). Ces valeurs élevées d'ATSC, variable fortement corrélée à la productivité primaire (Raich & Nadelhoffer, 1989; Nadelhoffer et al., 1998), révèlent le rôle clé que peut jouer ce type de forêts au sein du cycle global du C dans le contexte actuel des changements climatiques.

4.2. La différence de décomposition, moteur de la différence d'accumulation de carbone dans le sol

D'importantes différences de stocks de C dans les HH ont été observées entre MIF et MOF au sein de la réserve forestière de Yoko. Une accumulation de C plus importante au niveau des HH au sein de forêts dominées par le *G. dewevrei* est en accord avec d'autres études réalisées en Afrique centrale rapportant une accumulation trois fois plus importante sous le *G. dewevrei* comparé à des forêts mixtes voisines (Torti et al., 2001 ; Peh et al., 2012 ; Cassart et al., 2016). De la même manière, la quantité de C stockée dans le SM (jusqu'à 220 cm de profondeur) est 30% plus importante en MOF par rapport à MIF, et cette différence est particulièrement considérable pour les 25 premiers centimètres de SM. Contrairement à différentes études réalisées en forêts tempérées et boréales au sein desquelles l'impact de la composition spécifique se concentre dans les couches superficielles de sol (Augusto et al., 2003 ; Ngo et al., 2013 ; Vesterdal et al., 2013), ce n'est pas le cas en MOF où l'on a pu observer une accumulation de C plus importante jusqu'à 100 cm de profondeur par rapport à MIF.

Les stocks de C organique des sols (HH + SM) sont déterminés par le bilan entre les apports et pertes de C. Les apports sont principalement liés à la production de litières aériennes et souterraines tandis que les pertes de C sont essentiellement dues à la respiration hétérotrophe du sol.

4.2.1. Apports de carbone

Les apports en matière organique par le biais des chutes de litières aériennes et souterraines sont strictement similaires entre les deux types de formations forestières. Au cours d'une année, $4,63 \pm 0,80$ et $4,57 \pm 1,09$ Mg C.ha⁻¹ de litière aérienne fine (fraction foliaire + fraction ligneuse fine) tombent sur le sol en MIF et MOF, respectivement ; cette similarité en production de litière concorde avec les études précédemment réalisées (Torti et al., 2001 ; Peh, 2009). Par ailleurs, les productions en racines fines dans les HH et la couche 0-10 cm de SM, qui peuvent être considérées comme équivalentes aux productions annuelles de litière souterraine en conditions d'équilibre (Raich & Nadelhoffer, 1989), atteignent des valeurs comparables en MIF ($0,51 \pm 0,23$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹) et MOF ($0,56 \pm 0,19$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹). Par conséquent, les stocks de C contrastés des HH et SM entre les deux types de forêts ne peuvent pas être expliqués par une différence d'apports en matière organique mais par des différences d'émissions de C principalement déterminées par la décomposition des litières foliaires fraîches, des HH et de la matière organique au niveau du SM.

4.2.2. Décomposition des litières foliaires fraîches

Au cours de l'expérience d'incubation, les litières foliaires fraîchement tombées des huit espèces impliquées ont montré des taux de décomposition contrastés durant les phases initiales de décomposition. Après un mois d'incubation, les taux de décomposition varient de 0,09 (*G. dewevrei*) à 0,25 mois⁻¹ (*G. thompsonii* et *S. zenkeri*), ce qui est en accord avec la valeur moyenne de 0,19 mois⁻¹ (de 0,04 à 0,32 mois⁻¹) rapportée en forêts tropicales (Hättenschwiler et al., 2011 ; Waring, 2012). Les faibles pertes de

masses associées à *G. dewevrei* (10 et 22 % après un et trois mois, respectivement) sont en accord avec les études de Torti et al. (2001) et Peh et al. (2012).

Le SEF décrit de fortes corrélations entre de nombreux traits fonctionnels foliaires qui sont valables pour l'ensemble des angiospermes (Wright et al., 2004). La position des espèces le long du SEF est associée à leurs différentes stratégies d'acquisition et d'utilisation du C. *Scorodophloeus zenkeri* et *G. thompsonii*, avec des litières foliaires caractérisées par d'importantes concentrations en éléments nutritifs, sont retrouvés à l'extrémité 'exploitative' du SEF tandis que *G. dewevrei*, dont la litière présente une concentration élevée en Si et des rapports C:N:P:S élevés, se retrouve à l'extrémité 'conservative' du SEF (Figure 2b). Jusqu'à trois mois d'incubation, la variation du taux de décomposition est fortement déterminée par la position des espèces le long du SEF (Figure 7); au-delà de cette période, la vitesse de décomposition des litières ne semble plus liée à sa composition initiale mais à d'autres mécanismes décrits par von Lützow et al. (2006) et Schmidt et al. (2011).

L'ensemble des traits fonctionnels foliaires étudiés sont significativement différents entre MIF et MOF (Tableau 2). Des concentrations élevées en Ca, K, Mg, Mn, N, P et S ont été relevées en MIF alors que la litière sous MOF est caractérisée par une concentration en Si et des rapports C:N, C:P, C:S et N:P plus élevés, résultant en des positions significativement différentes des deux types de forêts le long du SEF ($1,60 \pm 1,78$ et $-4,08 \pm 1,94$ en MIF et MOF, respectivement, Figure 2). Les positions de MIF et MOF le long du SEF sont principalement liées aux qualités chimiques des litières foliaires de leurs espèces dominantes respectives, *S. zenkeri* et *G. dewevrei* en MIF et MOF, respectivement.

4.2.3. Décomposition des couches holorganiques

Dans le cadre de cette étude, les mesures de RT et de RSH, par différence, nous permettent d'obtenir une première approximation de la décomposition des HH et de sa contribution aux émissions de C. L'émission de C due à la décomposition des HH atteindrait ainsi $3,41 \pm 3,12$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ en MIF contre $0,87 \pm 2,77$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹ en MOF (Tableau 4) ou encore $1,36 \pm 1,71$ et $0,11 \pm 0,56$ Mg C.ha⁻¹.an⁻¹, respectivement, en la ramenant aux stocks de C des HH correspondants. Une telle différence suggère une vitesse de décomposition des couches holorganiques nettement réduite sous MOF. Par rapport à la production des litières fines aériennes, les émissions de C liées à la décomposition des HH représenteraient une fraction d'environ 75 % sous MIF contre 20 % sous MOF. En supposant que les stocks de C du sol (HH et sol minéral) sont à l'équilibre, une telle disparité impliquerait un transfert rapide d'une partie du C issu des retombées aériennes dans les couches minérales. Cependant, le fait de retirer les HH pour la durée de l'expérience peut aussi entraîner certains artefacts. En effet, les HH représentent une barrière naturelle à la diffusion du CO₂, et plus particulièrement en conditions humides. Déplacer les HH réduit donc la résistance due à ces horizons entraînant une surestimation de la R_{SH} et par conséquent une sous-estimation de la contribution des HH à la R_T (Luo & Zhou, 2006). L'accumulation au niveau des HH étant trois fois plus importante en MOF comparé à MIF, ce risque de sous-estimation y est plus important.

4.2.4. Respiration du sol et décomposition du carbone du sol

La respiration du sol peut être séparée en deux composantes : la première, qualifiée de respiration hétérotrophe (R_H), correspond à la respiration des microorganismes qui décomposent la matière organique du SM et des HH et la deuxième, qualifiée de respiration autotrophe (R_A), concerne la respiration des racines vivantes et de la rhizosphère associée.

Dans les écosystèmes forestiers, la R_A s'est avérée fortement corrélée à la biomasse des racines fines (Hanson et al., 2000). Comme les biomasses de racines fines sont comparables entre MIF et MOF, nous pouvons raisonnablement déduire que les R_A sont similaires dans les deux types de forêts. Étant donné la similitude des R_T entre forêts, les R_H , obtenues par différence entre R_T et R_A , peuvent de ce fait également être considérées comme semblables entre MIF et MOF. Lorsque les stocks de C des sols (HH, SM et racines) sont à l'équilibre, les émissions de C résultant de la R_H annuelle sont approximativement équivalentes aux apports annuels de matière organique (aérienne et souterraine) (Nadelhoffer et al., 1998 ; Litton et al., 2007). Sur cette base, les R_H annuelles minimales, déduites en sommant la production annuelle de litière fine aérienne et de racines fines dans la couche 0-10 cm de SM, s'élèvent à 5,14 Mg C. ha⁻¹ et 5,13 Mg C. ha⁻¹, en MIF et MOF, respectivement. Les contributions des R_H à la R_T ainsi obtenues en MIF (26 %) et MOF (24 %) sont tout à fait en accord avec la moyenne de 27 % rapportée par Luysaert et al. (2007) en forêts tropicales primaires.

Étant donné que l'accumulation de C au niveau du sol (HH + SM jusque 220 cm de profondeur) est 30 % supérieure en MOF par rapport à MIF, les R_H similaires traduisent d'importants contrastes de C-CO₂ émis par unité de C stocké et, par conséquent, une différence de persistance de la matière organique entre les deux formations forestières. von Lützwow et al. (2006) et Schmidt et al. (2011) montrent que, bien que la vitesse initiale de décomposition de la litière soit principalement contrôlée par sa qualité et sa structure moléculaire, la persistance à long terme de la matière organique au niveau du sol est majoritairement influencée par des processus environnementaux et biologiques tels que la diversité et l'activité des microorganismes, l'inaccessibilité aux décomposeurs par occlusion, la stabilisation par interaction avec les surfaces des minéraux, etc.

Dans le cadre de cette étude, la géochimie ne devrait pas expliquer la différence d'accumulation de C entre les forêts étudiées. Bien qu'elles soient significatives pour certaines couches, les différences de teneurs en argile sont faibles (< 5 %, Tableau 1). De plus, les concentrations en C les plus élevées en MOF sont associées à de plus faibles teneurs en argile contrairement à ce qui est généralement attendu (Feller & Beare, 1997). D'autre part, les concentrations en Fe-o et Al-o ne diffèrent pas entre types de forêts.

Torti et al. (2001) ont fait état d'une population d'arthropodes cinq fois inférieure au niveau des HH en forêt monodominante à *G. dewevrei* en comparaison à une forêt mixte adjacente, indiquant une activité de la mésofaune nettement inférieure. De plus, l'épaisseur des HH et la plus grande proportion de matière organique dans le sol sous MOF pourraient y réduire l'aération et, par conséquent, induire une limitation de l'activité des décomposeurs (Rawls et al., 2003).

En plus de son implication dans la stratégie de dominance de *G. deweyrei* (Torti & Coley, 1999; Peh et al., 2011), l'association mutualiste entre les racines de cette espèce et des ectomycorhizes pourrait favoriser l'accumulation de C dans le sol sous MOF suivant deux mécanismes (Langley et al., 2006) : en réduisant la décomposition des racines fines en les recouvrant, ou en diminuant le taux de décomposition de la matière organique du sol par interaction compétitive avec la communauté des décomposeurs. Ce second mécanisme est d'autant plus pertinent que les teneurs en P sont réduites dans les litières sous MOF (Tableau 2) et que la disponibilité en P est faible dans ces sols fortement altérés (Tableau 1).

Par ailleurs, *G. deweyrei* est également connu pour produire de la silice amorphe, sous la forme de phytolithes, dans ses feuilles et ses fruits (Runge & Runge, 1997), ce qui est en accord avec l'importante teneur en Si observée dans la litière de cette espèce et dans la litière prélevée sous MOF (Tableau 2; Figure 2). Les phytolithes sont fortement résistants à la dissolution et peuvent s'accumuler dans les horizons superficiels du sol (Torn et al., 1997). De plus, les phytolithes impactent la vitesse de décomposition en diminuant la digestibilité et en augmentant le caractère abrasif des litières pour les décomposeurs (Hunt et al., 2008).

5. Conclusions

Les apports en litières souterraine et aérienne étant comparables dans la forêt monodominante à *G. deweyrei* et la forêt mixte à *S. zenkeri*, nous en concluons que l'accumulation supérieure de C dans les sols sous *G. deweyrei* résulte d'une limitation de la décomposition de la matière organique.

La position différentielle des litières foliaires le long du SEF, liée aux contrastes de qualité des litières individuelles des espèces dominantes en MIF et MOF, induit d'importantes différences de décomposition durant les premières phases. En revanche, la persistance à long terme de la matière organique au niveau du sol sous MOF est influencée par des processus plus complexes, seulement partiellement liés à la qualité différentielle des litières aériennes et souterraines.

Bien que *G. deweyrei* favorise le stockage de C au niveau du sol (HH et SM) par un ensemble de traits fonctionnels liés à la récalcitrance de la matière organique produite, cette espèce ne semble pas limiter le stockage de C au niveau de la biomasse aérienne ni la productivité primaire nette. Ceci résulte probablement d'un recyclage très efficace des éléments nutritifs par les mycorhizes : les retours limités en éléments nutritifs (P) via les chutes de litières aériennes et souterraines, censés réduire la productivité, seraient ainsi efficacement prélevés par un important réseau racinaire associé à des mycorhizes, au détriment des décomposeurs. Au total, cette espèce apparaît donc comme particulièrement performante pour promouvoir le stockage du carbone dans tous les compartiments de l'écosystème, aériens et souterrains. Dans le même temps, cette accumulation de matière organique au niveau des HH participe à la mise en place d'un milieu défavorable au développement des semis d'autres espèces ligneuses, et constitue de ce fait un des mécanismes assurant la monodominance de cette espèce.

Bibliographie

- Augusto L., Dupouey J.L. & Ranger J., 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann. For. Sci.*, **60**(8), 823-831.
- Batjes N.H., 2014. Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *Eur. J. Soil Sci.*, **65**(1), 10-21.
- Bénédet F. et al., 2015. *Cofortraits, African plant traits information database*. Cirad, Dataverse. 0.18167/DVN1/Y2BIZK.
- Brunner I. et al., 2013. Fine-root turnover rates of European forests revisited: an analysis of data from sequential coring and ingrowth cores. *Plant Soil*, **362**(1/2), 357-372.
- Cardinale B.J. et al., 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, **104**(46), 18123-8.
- Carter M., 1993. *Soil sampling and methods of analysis*. Boca Raton, FL, USA: Lewis Publishers.
- Cassart B. et al., 2016. Contrasting patterns of carbon sequestration between *Gilbertiodendron dewevrei* monodominant forests and *Scorodophloeus zenkeri* mixed forests in the Central Congo basin. *Plant Soil*, **414**(1-2), 309-326.
- Cavanaugh K.C. et al., 2014. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **23**(5), 563-573.
- Chave J. et al., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, **12**(4), 351-366.
- Chave J. et al., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Glob. Change Biol.*, **20**, 3177-3190.
- Connell J.H. & Lowman M.D., 1989. Low-diversity tropical rain forests: some possible mechanisms for their existence. *Am. Nat.*, **134**(1), 88-119.
- Conti G. & Díaz S., 2013. Plant functional diversity and carbon storage – an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *J. Ecol.*, **101**(1), 18-28.
- Davidson E.A. et al., 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, **48**(1), 53-69.
- Davidson E.A. et al., 2002. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agric. For. Meteorol.*, **113**(1-4), 39-51.
- Dawud S.M. et al., 2016. Is tree species diversity or species identity the more important driver of soil carbon stocks, C/N ratio, and pH? *Ecosystems*, **19**(4), 1-16.
- De Deyn G.B., Cornelissen J.H.C. & Bardgett R.D., 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecol. Lett.*, **11**(5), 516-531.
- Díaz S., Hector A. & Wardle D.A., 2009a. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, **1**, 55-60.
- Díaz S., Wardle D.A. & Hector A., 2009b. Incorporating biodiversity in climate change mitigation initiatives. In: Naeem S. et al. (eds). *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*. Oxford, United Kingdom: Oxford Scholarship.
- Díaz S. et al., 2015. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, **529**(7585), 167-171.
- Dieleman W.I.J. et al., 2013. Soil carbon stocks vary predictably with altitude in tropical forests: implications for soil carbon storage. *Geoderma*, **204-205**, 59-67.
- Djuikou M.N.K. et al., 2010. Diversity and aboveground biomass in three tropical forest types in the Dja Biosphere Reserve, Cameroon. *Afr. J. Ecol.*, **48**(4), 1053-1063.
- Epron D., Bosc A., Bonal D. & Freycon V., 2006. Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rain forest in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, **22**(5), 565-574.

- Fearnside P.M., 2000. Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. *Clim. Change*, **46**(1-2), 115-158.
- Feller C. & Beare M.H., 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma*, **79**(1-4), 69-116.
- Frank D. et al., 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Change Biol.*, **21**(8), 2861-80.
- Grime J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.*, **86**(6), 902-910.
- Hanson P.J., Edwards N.T., Garten C.T. & Andrews J.A., 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, **48**, 115-146.
- Hart T.B., Hart J.A. & Murphy P.G., 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *Am. Nat.*, **133**(5), 613-633.
- Hättenschwiler S., Coq S., Barantal S. & Handa I.T., 2011. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytol.*, **189**(4), 950-965.
- Hulvey K.B. et al., 2013. Benefits of tree mixes in carbon plantings. *Nat. Clim. Chang.*, **3**(10), 869-874.
- Hunt J.W. et al., 2008. A novel mechanism by which silica defends grasses against herbivory. *Ann. Bot.*, **102**(4), 653-6.
- IPCC, 2006. *Intergovernmental panel on climate change guidelines for national greenhouse gas inventories. Chapter 4: Forest lands*. Japan: Institute for Global Environmental Strategies.
- Jobbágy E.G. & Jackson R.B., 2000. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecol. Appl.*, **10**(2), 423-436.
- Kearsley E. et al., 2013. Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nat. Commun.*, **4**, 2269.
- Keith H. & Wong S.C., 2006. Measurement of soil CO₂ efflux using soda lime absorption: both quantitative and reliable. *Soil Biol. Biochem.*, **38**(5), 1121-1131.
- Lal R., 2005. Forest soils and carbon sequestration. *For. Ecol. Manage.*, **220**, 242-258.
- Langley J.A., Chapman S.K. & Hungate B.A., 2006. Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy. *Ecol. Lett.*, **9**(8), 955-959.
- Lewis S.L. et al., 2013. Above-ground biomass and structure of 260 African tropical forests. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.*, **368**(1625), 20120295.
- Litton C.M., Raich J.W. & Ryan M.G., 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. *Glob. Change Biol.*, **13**(10), 2089-2109.
- Loreau M. et al., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**(5543), 804-8.
- Luo Y. & Zhou X., 2006. Chapter 4 – Processes of CO₂ transport from soil to the atmosphere. In: Luo & Zhou X. (eds). *Soil respiration and the environment*. Cambridge, MA, USA: Academic Press.
- Luyssaert S. et al., 2007. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Glob. Change Biol.*, **13**(12), 2509-2537.
- Manzoni S. et al., 2012. Analytical models of soil and litter decomposition: solutions for mass loss and time-dependent decay rates. *Soil Biol. Biochem.*, **50**(0), 66-76.
- Mikutta R., Kleber M., Torn M. & Jahn R., 2006. Stabilization of soil organic matter: association with minerals or chemical recalcitrance? *Biogeochemistry*, **77**(1), 25-56.

- Nadelhoffer K.J., Raich J.W. & Aber J.D., 1998. A global trend in belowground carbon allocation: comment. *Ecology*, **79**(5), 1822-1825.
- Nadrowski K., Wirth C. & Scherer-Lorenzen M., 2010. Is forest diversity driving ecosystem function and service? *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, **2**(1), 75-79.
- Nasi R. et al., 2009. Un aperçu des stocks de carbone et leurs variations dans les forêts du bassin du Congo. In : de Wasseige C. et al. (éds). *Les forêts du bassin du Congo : état des forêts 2008*. Luxembourg : Office des publications de l'Union Européenne.
- Ngo K.M. et al., 2013. Carbon stocks in primary and secondary tropical forests in Singapore. *For. Ecol. Manage.*, **296**(0), 81-89.
- Pan Y. et al., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, **333**(6045), 988-993.
- Peh K.S.H., 2009. *The relationship between species diversity and ecosystem function in low- and high-diversity tropical African forests*. Ph.D. thesis: University of Leeds, United Kingdom.
- Peh K.S.H., Lewis S.L. & Lloyd J., 2011. Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *J. Ecol.*, **99**(4), 891-898.
- Peh K.S.H. et al., 2012. Investigating diversity dependence of tropical forest litter decomposition: experiments and observations from Central Africa. *J. Veg. Sci.*, **23**(2), 223-235.
- Poorter L. & Bongers F., 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, **87**(7), 1733-1743.
- Raich J.W. & Nadelhoffer K.J., 1989. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, **70**(5), 1346-1354.
- Rawls W.J. et al., 2003. Effect of soil organic carbon on soil water retention. *Geoderma*, **116**(1-2), 61-76.
- Ruiz-Jaen M.C. & Potvin C., 2011. Can we predict carbon stocks in tropical ecosystems from tree diversity? Comparing species and functional diversity in a plantation and a natural forest. *New Phytol.*, **189**(4), 978-987.
- Runge F. & Runge J., 1997. Opal phytoliths in East African plants and soils. In: Pinilla A., Juan-Tresserras J. & Machado J. (eds). *The state-of-the art of phytoliths in soils and plants. First European Meeting on Phytolith Research*, 4. Centro de Ciencias Medioambientales, CSIC, Madrid.
- Saiz G. et al., 2012. Variation in soil carbon stocks and their determinants across a precipitation gradient in West Africa. *Glob. Change Biol.*, **18**(5), 1670-1683.
- Schmidt M.W.I. et al., 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, **478**(7367), 49-56.
- Schulp C.J.E., Nabuurs G.J., Verburg P.H. & de Waal R.W., 2008. Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *For. Ecol. Manage.*, **256**(3), 482-490.
- Shen Y. et al., 2016. Tree aboveground carbon storage correlates with environmental gradients and functional diversity in a tropical forest. *Sci. Rep.*, **6**(1), 25304.
- Silver W.L. et al., 2000. Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems*, **3**(2), 193-209.
- Sotta E.D. et al., 2004. Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Glob. Change Biol.*, **10**(5), 601-617.
- Sullivan M.J.P. et al., 2017. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome. *Sci. Rep.*, **7**, 39102.
- Torn M.S. et al., 1997. Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature*, **389**(6647), 170-173.

- Torti S.D. & Coley P.D., 1999. Tropical monodominance: a preliminary test of the ectomycorrhizal hypothesis. *Biotropica*, **31**(2), 220-228.
- Torti S.D., Coley P.D. & Kursar T.A., 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *Am. Nat.*, **157**(2), 141-153.
- van Delft B. et al., 2006. *Field guide humus forms. Description and classification of humus forms for ecological applications*. Wageningen, The Netherlands: Alterra.
- Van Ranst E., Baert G., Ngongo M. & Mafuka P., 2010. *Carte pédologique de Yangambi, planchette 2: Yangambi, échelle 1:50.000*. Belgique ; Lubumbashi ; Kinshasa, RD Congo : UGent ; Hogent ; UNILU ; UNIKIN.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B.D. & Gundersen P., 2013. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *For. Ecol. Manage.*, **309**, 4-18.
- von Lütow M. et al., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review. *Eur. J. Soil Sci.*, **57**(4), 426-445.
- Waring B., 2012. A meta-analysis of climatic and chemical controls on leaf litter decay rates in tropical forests. *Ecosystems*, **15**(6), 999-1009.
- WRB, 2014. *World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. World Soil Resources Reports No. 106. Roma: FAO.
- Wright I.J. et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**(6985), 821-827.
- Wright S.J. et al., 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, **91**(12), 3664-3674.
- Zanne A.E. et al., 2009. *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum*. Dryad Digital Repository. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>

Chapitre 14

Conservation, recherche forestière et développement à la réserve de biosphère de Yangambi

Benjamin TOIRAMBE, Corneille EWANGO & Hans BEECKMAN

Les réserves de biosphère de l'Unesco sont promues à l'échelle internationale en tant qu'observatoires pour la recherche sur les changements climatiques. La structure typique d'une telle réserve offre des possibilités attrayantes pour la recherche scientifique dans ce domaine. La zone centrale est particulièrement appropriée pour surveiller la croissance, la régénération et la mortalité des arbres, phénomènes fortement liés à la dynamique du flux de carbone des écosystèmes forestiers et, après mise à l'échelle, au cycle mondial du carbone. La zone tampon qui entoure la zone centrale est utilisée pour des expériences scientifiques et pour la formation de cadres, tandis que la zone extérieure, ou zone de transition, offre un contexte adapté à l'éducation environnementale et aux projets de développement, toujours dans le domaine du changement climatique. La réserve de biosphère de Yangambi offre des occasions exceptionnelles d'explorer le rôle du bassin du Congo dans le climat mondial. La végétation est typique des forêts tropicales humides avec une grande diversité de types de formation, y compris des forêts semi-caducifoliées intactes, des peuplements d'espèces grégaires, en particulier le long des nombreuses rivières, et différentes forêts dégradées. À côté de la végétation naturelle, il existe des parcelles expérimentales uniques permettant des tests de traitements sylvicoles à long terme de différentes espèces. Malheureusement, la pression humaine sur la faune y est très forte et de nombreuses espèces ont déjà disparu de la réserve. D'importants projets de développement sont en cours pour améliorer la situation de la population locale dans la zone de transition de la réserve. Des projets de recherche forestière visent à analyser la réponse et la résilience de la végétation dans un contexte de changements climatiques globaux.

Conservation, forest research and development at the Biosphere Reserve of Yangambi

UNESCO Biosphere Reserves are internationally promoted as observatories for research on climate change. The typical structure of such a Reserve offers appealing opportunities for investigations in this domain. The core area is particularly appropriate for monitoring growth, regeneration and mortality of trees, which are strongly linked to forest carbon dynamics and, after upscaling, to the global carbon cycle. The buffer area which surrounds the core is used for experiments and for training, while the outer zone, the transition area, enables environmental education and development projects in the domain of climate change. The Yangambi Biosphere Reserve offers exceptional opportunities to explore the role of the Congo Basin in the global

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomic-Gembloux.

climate. The vegetation is a typical lowland dense tropical moist forest with a high diversity of vegetation types, including intact semi-deciduous forests, stands of gregarious species especially along the many rivers and different degrees of degraded forests. Apart from the natural vegetation, there are unique experimental plots allowing experiments of long-term silvicultural treatments of different species. Unfortunately, the human pressure on the fauna is very strong and many species have already disappeared from the Reserve. Development projects are going on to improve the fate of the local population in the transition zone of the Reserve. Forest research projects aim at analysing the response and resilience of the vegetation in a context of global climate change.

1. Historique

Instituée par l'arrêté royal belge du 22 décembre 1933 portant sa création, la concession de Yangambi fut intégrée au domaine de l'État et sa gestion fut confiée à l'Institut national pour l'Étude agronomique au Congo belge (INEAC, actuel Institut national pour l'Étude et la Recherche agronomiques – INERA). À cette époque, ses limites fixent sa superficie à 629 700 ha. En partie à cheval sur le fleuve Congo, cette concession s'étendait au nord jusqu'à la source de l'affluent Lobilo, à l'est jusqu'à Yakusu, au sud longeait les affluents Romée, Lobayé et Lomami et à l'ouest jusqu'au-delà de la rivière Lifindo (Beguin, 1962).

Dès 1936, l'ingénieur Gilbert, chef de la Division forestière à l'INEAC, fait procéder à l'étude de la concession de Yangambi et sa région en vue de rassembler des données générales sur sa géologie, son agrologie, sa climatologie et sa flore. En collaboration avec leurs collègues botanistes, les forestiers délimitent une zone de 225 ha, nommée «Réserve de l'entre-Congo-Lindi-Aruwini» au sein de laquelle un *arboretum* est notamment créé. Cette petite réserve revêt un caractère scientifique, elle servira par la suite à de nombreuses expérimentations incluant de la dendrométrie, de la sylviculture, etc. La flore et son évolution y seront spécifiquement étudiées, dont la germination et la morphologie des plantules et l'effet des hormones sur leur développement, la dissémination des graines, ou la systématique. Sur le plan sylvicole, les effets d'empoisonnements et de l'anhélation sur les essences forestières sont analysés. Enfin, de multiples études sont réalisées dans cette réserve concernant, entre autres, la carbonisation, la technologie et l'anatomie du bois, ou encore l'usage médicinal et alimentaire des plantes.

L'ensemble de la concession de Yangambi fut officiellement institué comme réserve forestière naturelle par l'ordonnance n° 33/128 du 23 novembre 1939 du gouverneur général. À cette occasion, sa superficie a été réduite à quelque 230 000 ha.

Après la décolonisation et conformément à l'ordonnance n° 77-022 du 23 février 1977, la gestion des réserves de forêts et autres domaines de chasse fut confiée à l'actuel ministère de l'Environnement, Conservation de la Nature et Tourisme. Ce dernier hérite donc de la gestion de la réserve de Yangambi. En mai 1979, l'Unesco reconnaît les réserves de Luki et Yangambi comme faisant partie du réseau mondial des réserves de biosphère.

La réserve de biosphère de Yangambi (RBY) est située dans le district de la Tshopo à l'ouest de la ville de Kisangani (nord-est de la République démocratique du Congo). Administrativement, elle s'étend sur les territoires d'Isangi (collectivité-secteur [le pouvoir

politique s'acquiert par le mode d'élection des dirigeants] de Turumbu et collectivité-chefferie [le pouvoir politique se lègue à un individu par hérédité] de Yalihila) et de Banalia (collectivité – secteur de Bamanga) entre 24°16' et 25°08' E et 00°38' et 01°10' N (Figure 1). La plus grande partie de la réserve se trouve dans le secteur du Turumbu. L'altitude y varie entre 400 et 500 m. Elle est traversée par un réseau hydrographique dense dont la rivière Lobilo forme le principal bassin avec ses multiples affluents qui, ensemble, se jettent dans le fleuve Congo.

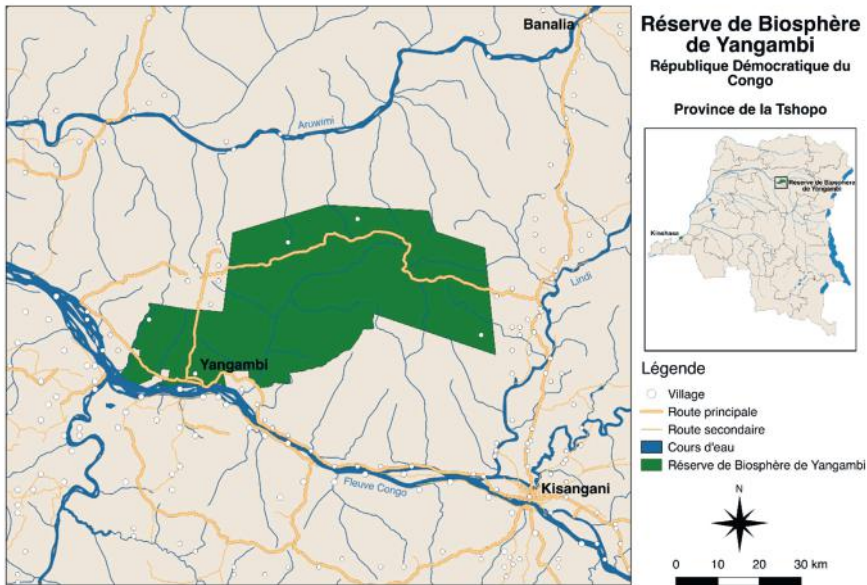


Figure 1. Étendue actuelle de la réserve de biosphère de Yangambi (consensus). Carte réalisée par R&SD Technology pour le projet FORETS (FORMATION, RECHERCHE, ENVIRONNEMENT dans le TSHOPO).

2. Végétation

La végétation de la réserve de biosphère de Yangambi fait partie du centre régional d'endémisme guinéo-congolais (White, 1986). Selon Toirambe et al. (2011) la RBY est caractérisée par une très grande diversité de formations végétales, diversité qui s'explique à la fois par le milieu physique (présence de plusieurs rivières notamment) et par une influence de l'homme qui a remanié les habitats à différentes époques. Ces formations occupent une superficie évaluée à environ 249 154 ha et se répartissent comme suit :

- une première grande formation forestière est constituée de forêts secondaires adultes ; cette formation couvre une superficie évaluée à 103 576 ha (41,6% de la superficie totale de la réserve) et se caractérise par un cortège de grands arbres héliophiles (*Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben, *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., *Pentaclethra macrophylla* Benth., *Sterculia bequaertii* De Wild., *Ricinodendron heudelotii* (Baill.) Pierre ex Heckel, *Canarium schweinfurthii* Engl., *Irvingia grandifolia* (Engl.) Engl., *Albizia ealaensis*

- De Wild., etc.) accompagnés de quelques espèces sciaphiles de la forêt dense humide (*Beilschmiedia corbisieri* (Robyns) Robyns & Wilczek, *Chrysophyllum africanum* De Wild., *Hannoa klaineana* Pierre ex Engl., *Chrysophyllum lacourtianum* De Wild., *Guarea* sp., etc.); elle comprend également les différentes parcelles expérimentales sylvoles installées dans les années 1930 et 1940 (expérimentations abandonnées par la suite);
- une deuxième formation forestière comprend des forêts denses semi-caducifoliées caractérisées par la présence d'espèces perdant leurs feuilles durant la saison sèche en association avec des espèces de la forêt dense sempervirente; cette deuxième formation couvre une superficie évaluée à 40 803 ha (16,4%) et présente une grande hétérogénéité dans sa composition floristique; ces forêts sont constituées par des espèces héliophiles et/ou semi-héliophiles dont les plus caractéristiques sont *Scorodophloeus zenkeri* Harms, *Prioria oxyphylla* (Harms) Breteler, *P. balsamifera* (Vermoesen) Breteler, *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen, *Cola griseiflora* De Wild., etc.;
 - une troisième formation forestière est constituée de forêts secondaires jeunes couvrant une superficie d'environ 31 480 ha (12,6%); ces forêts incluent des formations dégradées essentiellement par des actions d'origine anthropique; elles se rencontrent le long des axes routiers et à la périphérie des villages; la présence des parasoleraies, en mélange avec des espèces à croissance rapide, notamment *Piptadeniastrum africanum* (Hook.f.) Brenan, *Trema orientalis* (L.) Blume, *Myrianthus arboreus* P.Beauv., etc., caractérise cette formation;
 - les forêts denses sempervirentes constituent la quatrième formation forestière qui s'étend sur une superficie évaluée à 28 292 ha (11,4%); elles sont localisées sur les versants des rivières et se caractérisent par des peuplements d'espèces grégaires dont les plus représentatives sont *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard et *Brachystegia laurentii* (De Wild.) Louis ex Hoyle qui y occupent près de la moitié de la surface terrière totale;
 - la cinquième formation végétale est celle composée d'une mosaïque de cultures, de parcelles d'expérimentation agricoles et d'habitations et autres éléments urbanisés; elle forme un complexe de 24 971 ha (10,0%) nettement marqué par des activités humaines récentes; plus de la moitié de cette superficie est concernée par de l'agriculture itinérante sur brûlis et des habitations du personnel de l'INERA;
 - la sixième formation végétale est constituée d'une mosaïque de jachères arbustives et herbacées couvrant quelques 10 542 ha (4,2%); c'est un complexe trouvant son origine dans des perturbations essentiellement anthropiques plus ou moins récentes; cette formation se caractérise par la présence d'espèces héliophiles strictes colonisatrices (*Vernonia conferta* Benth., *Macaranga spinosa* Müll.Arg., *Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir., etc.) avec un sous-bois très dense constitué surtout par des Poaceae de grande taille, des Zingiberaceae et des Marantaceae; cette formation est essentiellement présente à l'est et au nord de la réserve;
 - les forêts marécageuses constituent la septième formation végétale; elles se retrouvent le long des cours d'eau et au niveau de bas-fonds mal drainés; elles sont relativement peu abondantes, avec une superficie évaluée à 9 490 ha (3,8%); ces forêts hydromorphes sont caractérisées par des formations végétales diversifiées (*Rhynchospora corymbosa* (L.) Britton, *Echinochloa pyramidalis* (Lam.) Hitchc. & Chase, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Alchornea cordifolia* (Schumach. & Thonn.) Müll.Arg., *Ipomoea reptans* Poir., *Vossia cuspidata* (Roxb.) Griff., *Leersia hexandra* Sw., etc.) comme des peuplements très largement dominés par *G. dewevrei* ou *B. laurentii*.

En plus de ces formations végétales, la réserve de biosphère de Yangambi comprend des parcelles sylvicoles composées d'un *arboretum* et des enrichissements forestiers installés de 1938 à 1963 sur le plateau de Lusambila (Figure 2). Avec une superficie évaluée à 217 ha, l'*arboretum* et les enrichissements forestiers de Yangambi sont subdivisés en blocs dont la composition est décrite dans le tableau 1. Au total, 95 espèces ont été soumises aux différents types de traitements sylvicoles et suivies pour une durée variable (Tableau 2).

Enfin, le bloc d'aménagement de Lusambila, d'une superficie à l'époque de 247 ha, a été installé de 1947 à 1954 avec pour objectifs de : i) homogénéiser la forêt avec les essences considérées précieuses (*P. elata*, *Entandrophragma* sp., *Erythrophleum suaveolens*, *Guarea* sp., etc.); ii) privilégier les éclaircies (notamment par empoisonnement) autour des arbres-mères; et iii) analyser l'efficacité de la dissémination.

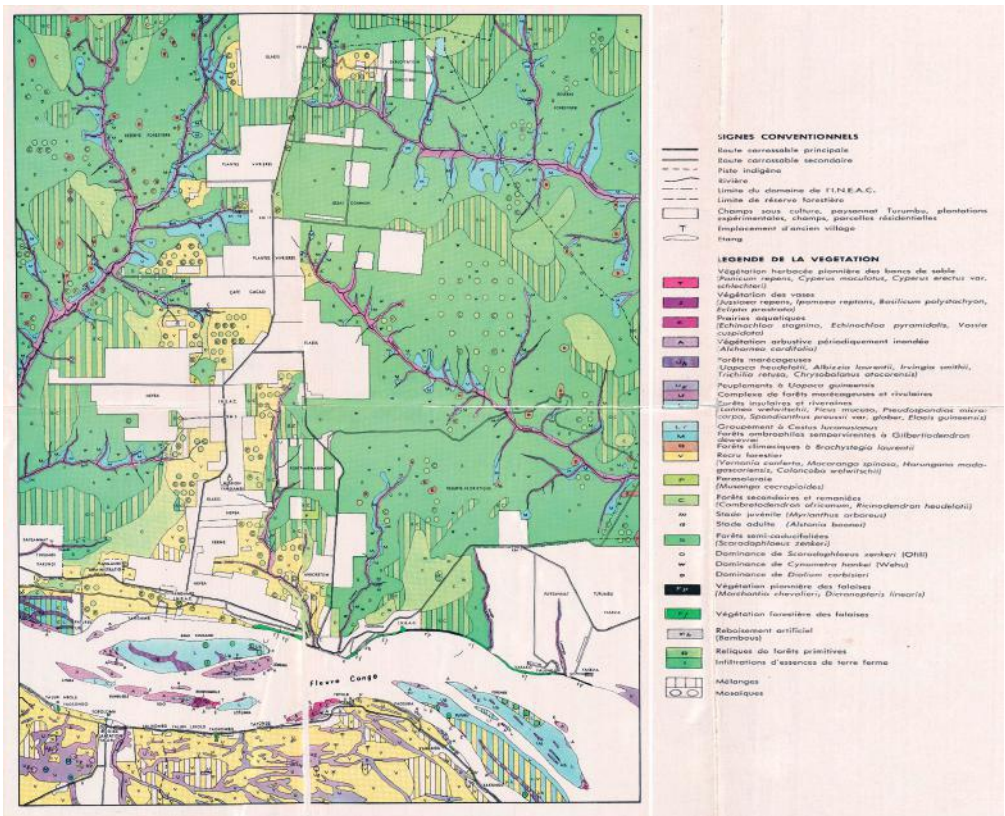


Figure 2. Planchette 2 de la végétation de la réserve de Yangambi avec des parcelles sylvicoles (source : Gilson et al., 1956).

Tableau 1. Parcelles sylvicoles de Yangambi.

Blocs	Méthode sylvicole	Dimensions des parcelles (m)	Superficie totale (ha)	Écartements utilisés (m)	Essences plantées à l'origine
<i>Arboretum</i>	Blanc-étoce	60 × 60	50,04	3 × 2, 2 × 2	<i>Pericopsis elata</i> , <i>Terminalia superba</i> , <i>Prioria balsamifera</i> , <i>Austranella congolensis</i> , <i>Symphonia globuifera</i> , <i>Pinus</i> sp., <i>Funtumia</i> sp., <i>Khaya antholtheca</i> , <i>Eucalyptus</i> sp., <i>Milletia laurentii</i> , <i>Cleistopholis glauca</i> , <i>Sarcocephalus diderichii</i> , <i>Sterculia</i> sp., <i>Albizia</i> sp., <i>Pachyelasma tessmannii</i> , <i>Bambusa</i> sp., etc.
Parcelles d'observation I	Martineau	50 × 50, 50 × 6	51,30	2 × 2, 2 × 4	<i>Pericopsis elata</i> , <i>Austranella congolensis</i> , <i>Drypetes litzea</i> , <i>Gilbertiodendron devevevri</i> , <i>Prioria balsamifera</i> , <i>Hylodendron gabunensis</i> , etc.
Parcelles d'observation II	Martineau	50 × 50, 50 × 6	28,60	2 × 2, 2 × 4	<i>Terminalia superba</i> , <i>Entandrophragma utile</i> , <i>Canarium schweinfurthii</i> , <i>Pericopsis elata</i> , <i>Milletia laurentii</i> , etc.
Parcelles à enrichissements divers	Enrichissement par layonnage	100 × 100	63,00	2 × 10, 2 × 20	<i>Gilbertiodendron devevevri</i> , <i>Milletia laurentii</i> , <i>Entandrophragma angolense</i> , <i>Entandrophragma cylindricum</i> , <i>Prioria balsamifera</i> , <i>Milicia excelsa</i> , <i>Pterocarpus soyauxii</i> , <i>Mammea africana</i> , <i>Beilschmiedia congolana</i> , <i>Brachystegia laurentii</i> , etc.
Bloc Ole (d'alformosia)	Placeaux denses avec deux séries : A1, B1 & C1 ; A2, B2 & C2	605 × 200	24,20	4 × 20, 2 × 20	<i>Pericopsis elata</i>

Tableau 2. Suivi des traitements sylvicoles soumis à différentes espèces à Yangambi. Nb = nombre, sp. = espèces. (+) : 5 ans = 2006-2011, 7 ans = 1978-1985, 25 ans = 1938-1963; (*): 1 = 2-4 m × 1-4 m, 2 = 5-9 m × 1-5 m, 3 = 10-15 m × 2,5-15 m.

Traitement sylvicole	Nb d'années de suivi ⁺	Type d'écartement*	Nb d'écartements différents	Nombre de parcelles (60 × 60 m)	Nb d'individus introduits	Nb sp.	Nb d'individus en 2012	Réussite moyenne (%)	Mortalité moyenne (%)
Blanc étoc	7	1	3	2	1 351	3	92	8,76	91,24
	25	1	46	30	20 437	33	1 111	6,03	93,97
Sous-total	7-25	1	49	31	21 788	34	1 203	6,20	93,80
	5	2	2	2	550	1	530	96,36	3,64
	7	2	9	9	1 889	3	508	39,76	64,66
	25	2	107	64	23 543	65	2 320	14,04	85,96
Sous-total	5-25	2	118	71	25 982	66	3 358	17,21	82,94
	5	3	5	3	539	3	317	53,42	46,58
	25	3	5	5	98	4	43	31,25	68,75
Sous-total	5-25	3	10	8	637	7	360	42,34	57,66
Total général			177	97	48 407	86	4 921	15,57	84,52
Enrichissement	25	2	11	9	4 025	11	1 174	31,26	68,74
	25	3	37	37	5 035	7	1 429	32,00	68,00
Total général			46	46	9 060	12	2 603	31,83	68,17
Observations anciennes	12	2	115	84	38 306	78	3 042	8,48	91,52
	12	3	11	9	1 113	9	63	5,30	94,70
Total général	12		126	92	39 419	83	3 105	8,20	91,80
<i>Pericopsis elata</i>	68	3	6	6	4 500	1	1 242	27,60	72,40

3. Faune

Une estimation de la diversité de la faune chassée par l'homme a été réalisée au niveau de six villages riverains (Weko, Lokeli, Yalibutu, Yalongosa, Bakobi et Bangbanye) de la RBY. Cette étude a révélé que 44 espèces de mammifères, réparties en 9 ordres et 23 familles font parties des cibles des chasseurs. Quant aux oiseaux et aux reptiles ils sont, à titre indicatif, représentés chacun par une dizaine d'espèces. Cette étude n'est néanmoins pas exhaustive (Toirambe et al., 2010). Malheureusement, cette faune fait l'objet d'une forte pression par les chasseurs autochtones et allochtones qui alimentent en gibiers les grands centres urbains, notamment Kisangani et l'est de la République démocratique du Congo (Bunia, Béni et Butembo). Ainsi, l'étude de Toirambe et al. (2010) a mis en évidence la disparition de trois espèces emblématiques de la réserve que sont *Loxodonta cyclotis* Matschie, 1900, *Syncerus caffer nanus* Sparrman, 1779 et *Afropavo congensis* Chapin, 1936. La réserve contient des espèces de haute valeur biologique : plusieurs espèces-phares et celles totalement ou partiellement protégées par la législation de la République démocratique du Congo ou figurant sur la liste rouge de l'UICN en catégories «vulnérable» et «en danger», ou encore se trouvant sur les annexes 1 et 2 de CITES. Actuellement, la réserve ne faisant dans les faits l'objet d'aucune gestion raisonnée, nombre de ces espèces sont gravement menacées, ont tout simplement disparu ou ne sont plus observables qu'à bonne distance de toute activité humaine.

4. Problématique de développement

L'évaluation des aspects socio-économiques par WWF (Toraimbe et al., 2010) a mis en évidence que le développement des villages (au mieux, l'amélioration des conditions de vie des populations) autour et dans la RBY se focalise principalement sur l'agriculture. Il s'avère malheureusement que les terres fertiles se raréfient autour des villages et les populations locales sont obligées, soit d'écourter la période de jachère (trois à six ans pour la plupart de cas) dont le rendement agricole attendu est généralement très faible, soit de franchir de grandes distances à la recherche de bonnes terres dont les espaces visés sont les zones tampon et centrale de la réserve (spoliation de la réserve). De cette situation, il est préconisé de réfléchir à un programme visant l'amélioration naturelle des jachères en vue de sédentariser les agriculteurs et d'augmenter la production agricole. Ce qui permettrait de répondre aux besoins des populations à démographie croissante.

Ainsi, l'utilisation judicieuse de techniques agroforestières suivies d'un encadrement soutenu telles que les «jachères améliorées» (essentiellement à base de légumineuses locales) ainsi que l'usage de semences améliorées, pourraient constituer des pistes de solutions à ce problème. En appuyant cette vision, le projet DMP/WWF avait mis en place, dans les villages riverains de la réserve, huit comités locaux de développement avec mission, entre autres, d'assurer la participation des habitants des villages aux actions de développement; de diffuser les informations et d'améliorer les connaissances au niveau des villages; de rassembler les problèmes posés par les

différents groupes et d'aider à la recherche de solutions concertées; de chercher et réunir des ressources pour la réalisation des actions retenues et planifiées; ou encore, de dynamiser les forces vives du village vers le développement durable.

5. Recherche forestière

La réserve de biosphère de Yangambi est le premier site de la République démocratique du Congo reconnu historiquement pour ses résultats découlant de plusieurs années de recherche forestière et botanique, surtout avant l'indépendance du pays. Les thèmes de recherche publiés dans la « Série scientifique » de l'INEAC ont généralement été axés sur la connaissance des sols tropicaux ainsi que sur l'étude des maladies de végétaux (plus de 20% d'articles consacrés à l'étude des sols). En ce qui concerne la végétation, il y a lieu de citer :

- les quatre planchettes de cartes de végétation d'une partie de la réserve, élaborées par Evrard et al. (1954-57), dont les différents types de végétation identifiés sont : i) végétation herbacée pionnière des bancs de sable; ii) végétation des vases; iii) prairies aquatiques; iv) végétation arbustive périodiquement inondée; v) forêts marécageuses; vi) forêts insulaires et riveraines; vii) recrus forestiers; viii) forêts secondaires jeunes à *Musanga cecropioides* R.Br ex Tedlie; ix) forêts secondaires et remaniées; x) forêts ombrophiles sempervirentes; xi) forêts semi-caducifoliées; xii) végétation pionnière des falaises; et xiii) végétation forestière des falaises;
- la productivité primaire nette étudiée sur des formations secondaires de 18, 8, 5 et 2 ans où la masse végétale totale exprimée en tonnes de matière sèche par hectare augmente avec l'âge : de 19 t dans la formation de 2 ans, elle passe à 112 t à 5 ans, 152 t à 8 ans, pour atteindre 175 t à 18 ans (Bartholomew et al., 1953);
- la régénération naturelle en forêt équatoriale dans la région de Yangambi, cas d'*Afrosia elata* Harms (Pieters, 1963);
- la flore de Yangambi compilée par Ayobangira en 1976, comprenant environ 2098 espèces réparties en 732 genres et 132 familles, parmi lesquelles 825 espèces d'arbres et arbustes, 535 espèces de lianes, 657 espèces des plantes herbacées, 59 espèces de ptéridophytes et 22 espèces de bryophytes.

De plus, des études biologiques sur les forêts ont été entreprises par la Division forestière de l'INEAC dans les années 30 à 60. Elles avaient pour objectif principal de mener des recherches sur l'amélioration de la connaissance des principales formations forestières et d'élaborer une politique forestière nationale. L'objectif final de cette dernière fut l'établissement des bases de la sylviculture tropicale et l'élaboration d'une doctrine forestière en République démocratique du Congo. Ces études furent focalisées sur : i) des connaissances individuelles des essences forestières; ii) des connaissances de diverses formations végétales intéressant les forestiers, notamment leur composition, leur évolution, leur dynamisme et leur milieu écologique (installation des dispositifs permanents); et iii) des connaissances et des mises au point de différents traitements à appliquer aux forêts naturelles (installation de plus de 60 parcelles expérimentales sylvicoles).

En outre, la recherche botanique visait la reconnaissance taxonomique de la flore et rassemblait des *exsiccata* en collections gardées aujourd'hui dans les *herbaria* de Yangambi et de Kinshasa en République démocratique du Congo et de Meise en Belgique. Cependant, la plupart de ces projets de recherche ont été soit abandonnés, soit les résultats obtenus pour certains d'entre eux n'ont pas été capitalisés. Les différentes parcelles permanentes et expérimentales sylvicoles mises en place dans ces décennies n'ont jamais été valorisées ou dupliquées dans d'autres sites.

6. Quelques études récentes réalisées à la réserve de biosphère de Yangambi

- Bisiaux F., 2018. *Rapport d'étude foncière sur la réserve de Biosphère de Yangambi*. Rapport de mission, Projet FORETS.
- Bustillo Vazquez E. & Raets L., 2018. *Évaluation du potentiel énergétique de la biomasse aérienne ligneuse des anciennes plantations de l'INERA Yangambi*. Rapport de missions, Projet FORETS.
- Consortium MWH, 2017. *Identification des opportunités d'utilisation des sources d'énergie adaptées au milieu rural situé en périphérie de la réserve de biosphère de Yangambi et du Parc national de la Garamba*. Rapport de missions, Projet FORETS.
- de Reuck D., 2018. *Étude de faisabilité pour le développement et la promotion de l'hévéaculture à Yangambi*. Rapport de mission, Projet FORETS.
- Ebuy Alipade J. et al., 2011. Biomass equation for predicting tree aboveground biomass at Yangambi, DRC. *J. Trop. For. Sci.*, **23**, 125-132.
- Ferrari S., Hatakiwe H. & Essiane E., 2018. *Analyse de la chaîne de valeur du bois d'œuvre issu de l'exploitation forestière artisanale pratiquée dans le paysage de Yangambi*. Rapport de mission, Projet FORETS.
- Kearsley E., 2015. *Carbon storage and functional diversity of tropical rainforest in the Congo Basin*. Ph.D. thesis: Ghent University, Belgium.
- Kearsley E. et al., 2013. Conventional tree height-diameter relationships significantly overestimate aboveground carbon stocks in the Central Congo Basin. *Nature Com.*, **4**, 2 269.
- Smith Dumont E., Rosenstock T., Bonhomme S. & Degrande A., 2018. *Intensification agro-écologique et agroforesterie pour une gestion plus durable de l'interface Ferme-Forêts autour de la Réserve de Biosphère de Yangambi*. Rapport de mission, Projet FORETS.
- van Vliet N., Muhindo J. & Kambale Nyumu J., 2018. *Diagnostic des filières viande de brousse/poisson/chenilles à Yangambi*. Rapport de mission, Projet FORETS.
- Verbeeck H. et al., 2014. Functional leaf trait diversity of ten tree species in Congolese secondary tropical forest. *J. Trop. For. Sci.*, **26**, 409-419.

Bibliographie

- Bartholomew W.V., Meyer I. & Laudelot H., 1953. Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region. *INEAC Ser. Sc.*, **57**, 1-27.
- Beguín H., 1962. À propos de la population de la région de Yangambi. *Bull. Acad. Roy. Sci. O.-M.*, nouvelle série, 928-943.
- Evrard C., Liben L. & Gutzwiller R., 1954-57. *Cartes de la végétation du Congo belge et du Rwanda-Urundi. B planchettes 1, 2, 3 et 4*. Bruxelles : Publ. INEAC.

- Gilson P., Van Wambeke A. & Gutzwiller R., 1956. *Carte des sols et de la végétation du Congo belge et du Ruanda-Urundi. 6 : Yangambi. Planchette 2 : Yangambi A et B, avec notice explicative.* Bruxelles : Publ. INEAC.
- Pieters A., 1963. *Studie van de natuurlijke verjonging in het Evenaarswoud van de streek van Yangambi.* Ph.D. thesis: Ugent, Belgium.
- Toirambe B. et al., 2010. *Projet d'appui au développement d'un modèle participatif pour l'exploitation durable des ressources naturelles par les populations des zones forestières périphériques dans les forêts tropicales humides du bassin du Congo – Rapport de l'évaluation de départ de la situation de la Réserve de Biosphère de Yangambi.* Kinshasa : WWF-RDC.
- Toirambe B., Adebu B. & Nsenga L., 2011. *Projet d'appui au développement d'un modèle participatif pour l'exploitation durable des ressources naturelles par les populations des zones forestières périphériques dans les forêts tropicales humides du bassin du Congo – Plan d'aménagement de la réserve de biosphère de Yangambi.* Kinshasa : WWF-RDC.
- White F., 1986. *La végétation de l'Afrique. Mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique.* Unesco/AETFAT/UNSO. Rech. sur les Ress. Nat., Orstom/Unesco, 384 p.

Chapitre 15

Structure de population de sept espèces de Rongeurs forestiers à Masako : influence saisonnière et effets de lisière

Léon IYONGO WAYA MONGO, Marc BOKETSHU ILONGA, Jean Calvin BOLA N'TIKALA
& Jan BOGAERT

Nous avons examiné la structure des populations de sept espèces de Rongeurs ainsi que les similarités entre la zone de lisière et les habitats qu'elle sépare (jachère de cinq ans et forêt secondaire adulte) dans la réserve forestière de Masako au nord-est de la République démocratique du Congo. Les captures ont été faites durant 38 mois entre novembre 2007 et décembre 2011. Pour une moyenne de 21 960 nuits-pièges, nous avons capturé 3 318 Rongeurs regroupés en cinq familles et 25 espèces. La structure des populations de sept espèces dominantes (*Deomys ferrugineus* Thomas, 1888, *Hybomys* cf. *lunaris*, *Hylomyscus stella* [Thomas, 1911], *Lophuromys dudui* Verheyen et al. 2002, *Praomys* cf. *jacksoni*, *Praomys jacksoni* [de Winton, 1897] et *Stochomys longicaudatus* [Tullberg, 1893]) a été étudiée. Dans les trois habitats, la structure des populations est stable et typique des Rongeurs forestiers d'Afrique. On remarque la présence constante des individus de tous les âges durant toutes les périodes. Cette structure normale et stable démontre que chaque habitat héberge une petite métapopulation qui lui serait inféodée. L'étude a montré que les effets de lisière n'affectent pas la structure des populations mais ils influent sur les effectifs des individus de chaque classe d'âge.

Population structure of seven forest rodent species in Masako: seasonality and edge effects

We examined the population structure of seven species of rodents and the similarities between the edge zone and the two habitats it separates (fallow of about five years and an old secondary forest) in the Masako Forest Reserve in the northeastern part of the Democratic Republic of the Congo. Captures were made during 38 months between November 2007 and December 2011. For an average of 21,960 trap nights we captured 3,318 rodents grouped into five families and 25 species. The population structure of the seven most abundant species (*Deomys ferrugineus* Thomas, 1888, *Hybomys* cf. *lunaris*, *Hylomyscus stella* [Thomas, 1911], *Lophuromys dudui* Verheyen et al., 2002, *Praomys* cf. *jacksoni*, *Praomys jacksoni* [de Winton, 1897] et *Stochomys longicaudatus* [Tullberg, 1893]) was studied. In all three habitats, the population structure was stable and typical for forest rodents in Africa. The constant presence of individuals of all ages was observed during all periods. This normal and stable structure denotes that each habitat has a small proper metapopulation. The study showed that edge effects did not affect

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomic-Gembloux.

population structure, but rather affected the number of individuals in each age class. Adjacent habitats are much more similar between them on the basis of species presence and abundance. This shows the special and distinct nature of the edge zone as an ecotone compared to the areas it separates.

1. Introduction

Les conditions d'habitat comptent parmi les plus importants facteurs écologiques responsables de la distribution des communautés animales et des populations d'espèces dans les écosystèmes forestiers (Alohou et al., 2016; Graf, 2016). Elles déterminent efficacement la dynamique des populations des espèces (Magura, 2002; Thirion et al., 2014). On sait que l'étude de la structure et de la dynamique des populations de vertébrés sauvages a fait de grands progrès au cours des dernières décennies. Traditionnellement entreprise d'abord dans un but de protection et de mise en valeur d'animaux d'intérêt économique, elle a rapidement dépassé ce stade et est devenue une branche importante de l'écologie (Tsakem et al., 2015).

La présente étude vise à comprendre la distribution des Rongeurs au sein de différents habitats dans la réserve forestière de Masako. Elle repose sur l'étude des relations entre les caractéristiques locales des habitats (type d'habitat, âge, régime de perturbation, etc.), la distribution des abondances des Rongeurs et la structure de leurs populations (classes d'âges). Toutefois, entre ces habitats adjacents relativement homogènes, se trouvent des écotones (lisières) qui méritent une attention scientifique particulière pour l'étude et la conservation de la biodiversité. Elles représentent des obstacles pour certaines populations et des couloirs pour d'autres, des habitats particulièrement favorables à certaines espèces et inhospitaliers pour d'autres (Alohou et al., 2016; Graf, 2016; Jiagho et al., 2016). Créées par la fragmentation des forêts, les lisières peuvent affecter négativement les organismes indigènes à l'intérieur des fragments de taille réduite. Elles provoquent des changements dans les conditions abiotiques et biotiques de ces fragments forestiers. En conséquence, il peut en résulter une réduction ou une extinction de certaines espèces forestières strictes (Alignier, 2010; Alohou et al., 2016). Ainsi, le but de cette étude est d'examiner les effets de lisière sur le peuplement de Rongeurs dans la réserve de Masako. Ces derniers sont des sujets favorables pour des études écologiques car ils sont abondants, leur écologie et leur systématique sont bien connues (Bâ, 2002; Iyongo, 2013) et ils sont sensibles aux modifications de leur habitat (Iyongo et al., 2012; Angoyo et al., 2017).

2. Matériel et méthodes

La présente étude a été conduite dans la réserve forestière de Masako (0°36'N et 25°13'E), située à 15 km de la ville de Kisangani au nord-est de la République démocratique du Congo et d'une superficie de 2 105 ha (Iyongo, 2013). Trois grilles de piégeage (1 ha/grille) ont été installées dans une jachère âgée d'au moins cinq ans après la culture, une forêt secondaire adulte et leur zone de contact (appelée lisière). Une distance de

300 m était chaque fois maintenue entre deux grilles voisines avec l'idée d'échantillonner dans des populations différentes (Figure 1). Ce dispositif exploite à la fois la zone de lisière et les habitats qu'elle sépare, ce qui le différencie d'autres études sur les Rongeurs consacrées exclusivement aux habitats homogènes évitant les zones de lisière (Amundala, 2013; Angoyo et al., 2017). Le choix de cette forêt secondaire et de ce type de jachère a été motivé par la présence d'une zone de transition (lisière) entre ces deux habitats, offrant des conditions idéales pour des études écologiques spatiales de plus longue durée.

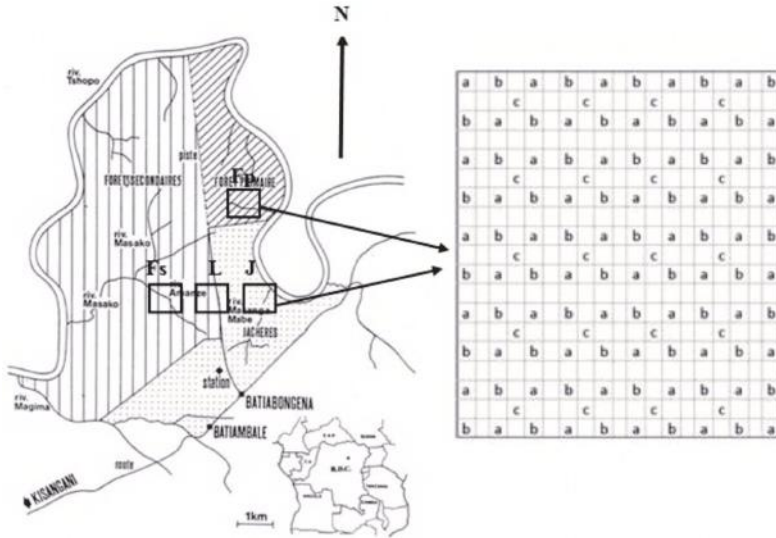


Figure 1. Dispositifs d'échantillonnage à Masako (Kisangani, République démocratique du Congo) (4 grilles; 1 ha/grille; 100 à 200 pièges/grille avec orientation N-S; 5 à 10 m de distance entre les pièges) et d'implantation des trois types de pièges (Sherman (a), Lucifer (b) et pièges traditionnels (c)) dans une grille. Fp : forêt à *G. dewevrei*; Fs : forêt secondaire; L : lisière jachère/ forêt secondaire; j : jachère (Iyongo et al., 2012).

La végétation de Masako est principalement composée des forêts primaires à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard (Fabaceae, Caesalpinioideae), des forêts secondaires et des jachères (Iyongo et al., 2012). Les forêts secondaires sont dominées par *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb., *Zanthoxylon gillettii* (De Wild.) Waterm., *Cynometra hankei* Harms, *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben, *Funtumia elastica* (Preuss) Stapf et *Uapaca guineensis* Müll.Arg. Les jachères sont caractérisées par des associations à *Aframomum laurentii* (De Wild. & T.Durand) K.Schum. et *Costus lucanusianus* J. Braun & K. Schum. et celle à *Triumfetta cordifolia* A.Rich et *Selaginella myosurus* Alston (Iyongo, 2013). La forêt secondaire étudiée est principalement caractérisée par les espèces *P. macrocarpus*, *Trichilia gilgiana* Harms, *Hannoa klaineana* Pierre ex Engl., *Entandrophragma angolense* (Welw.) C.DC., *U. guineensis*, *Funtumia africana* (Benth.) Stapf, *Dichostemma glaucescens* Pierre, *P. angolensis*, *Staudtia kamerunensis* Warb., *Trilepisium madagascariense* DC., *Entandrophragma cylindricum* Sprague, *Coelocaryon botryoides* Vermeesen et *Ricinodendron heudelotii* (Baill.) Pierre ex Heckel. Dans la jachère, les espèces fréquemment présentes sont *Elaeis guineensis* Jacq., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Alchornea cordifolia* (Schumach. & Thonn.)

Müll.Arg., *Rawolfia vomitoria* Afzel., *Manihot esculenta* Crantz, *T. cordifolia*, *Caloncoba welwitschii* (Oliv.) Gilg, *C. lucanusianus*, *Palisota ambigua* C.B.Clarke, *Ananas comosus* (L.) Merrill, *Aframomum sanguineum* (K.Schum) K.Schum, *Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir., et *Macaranga monandra* Müll.Arg. La végétation de la zone de lisière est dominée par *Musanga cecropioides* R.Br. ex Tedlie, *D. glaucescens*, *P. macrocarpus*, *P. angolensis*, *U. guineensis*, *Macaranga spinosa* Müll.Arg., *T. gilgiana*, *H. klaineana* et *C. botryoides* (Iyongo, 2013).

Les pièges furent déployés, selon le cas, à 100, 120 ou 200 par grille observant une maille de 5 à 10 m. La pulpe de noix de palme (*E. guineensis*) a été utilisée comme principal appât. Elle a été associée durant une seule période (1 an) au manioc cru (*M. esculenta*). Trois types de pièges ont été utilisés : les clapettes de marque Lucifer, les Sherman de marque *Life folding traps* et les pièges dits « traditionnels » fabriqués à l'aide de sticks et de ficelles.

Les Rongeurs furent capturés durant cinq périodes de durées et d'efforts variables : i) de novembre 2007 à janvier 2008, 600 clapettes ont été utilisées totalisant 18 000 nuits-pièges ; ii) de novembre 2008 à janvier 2009, 360 pièges déployés faisant 5 400 nuits-pièges ; iii) de mai à décembre 2009, 360 pièges utilisés totalisant 14 400 nuits-pièges ; iv) en 2010 et v) en 2011, 300 pièges furent déployés pour totaliser 36 000 nuits-pièges chaque année.

Les individus capturés avaient, chacun, reçu un numéro auquel étaient référées toutes ses coordonnées écologiques (habitat, grille de capture, station de piège qui l'a attrapé, etc.). Ils ont été identifiés sur base de la combinaison des données morphométriques externes mesurées à l'aide d'un pied à coulisse et des analyses phylogénétiques des séquences de l'ADN (Cyt b) (Terryn et al., 2007 ; Iyongo et al., 2012 ; Baziz, 2015) effectuées au Département des Vertébrés de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

Les animaux étaient groupés sur base des poids et des caractères reproducteurs des individus (Amundala et al., 2005 ; Iyongo, 2013 ; Evrard et al., 2017) de la manière suivante :

- juvéniles : les femelles avec un vagin non perforé et tétines invisibles ; les mâles ayant des testicules abdominaux et non développés ;
- subadultes : les femelles avec des petits mamelons visibles mais un vagin non perforé ; les mâles ayant des testicules non scrotaux (développés en interne, non visibles de l'extérieur) ;
- adultes : femelles avec de grands mamelons et/ou un vagin perforé ; les mâles avec des testicules scrotaux, visibles de l'extérieur.

Le tableau 1 présente les trois classes de poids pour les sept espèces abondantes.

Tableau 1. Classes de poids (g) de sept espèces capturées durant cinq périodes comprises entre novembre 2007 et décembre 2011 dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo).

Espèce	Juveniles	Subadultes	Adultes
<i>Deomys ferrugineus</i>	< 41	41-70	> 70
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	< 31	31-50	> 50
<i>Hylomyscus stella</i>	< 11	11-20	> 20
<i>Lophuromys dudui</i>	< 41	41-70	> 70
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	< 21	21-40	> 40
<i>Praomys jacksoni</i>	< 21	21-40	> 40
<i>Stochomys longicaudatus</i>	< 61	61-100	> 100

Les données recueillies ont aidé à : i) déterminer les structures des populations (classes d'âges) des espèces abondantes dans les trois habitats ; et ii) déterminer le degré de similarité de la lisière et ses habitats adjacents à l'aide du coefficient de Steinhaus (S_{17} , Éq. 1) calculé sur base des abondances des espèces :

$$S_{17} = \frac{2W}{(A + B)} \quad (1)$$

où W est la somme des minima ; A est le nombre total d'individus dans le premier habitat et B, le nombre total d'individus dans le second habitat.

Le test U a permis de comparer la moyenne des individus de chaque classe d'âges dans la lisière avec celle des individus de la classe correspondante de chaque habitat adjacent. Il est la meilleure alternative au test *t* si celui-ci ne peut être réalisé. Il a été appliqué dans le but de détecter les différences d'abondances de chaque classe d'âge dans la lisière par comparaison avec ses milieux adjacents. Ces différences pourraient dénoter l'existence de l'effet de lisière.

3. Résultats

Un total de 3 318 individus regroupés en 25 espèces et cinq familles a été capturé dans l'ensemble des habitats pour une moyenne de 21 960 nuits-pièges soit 7 320 nuits-pièges/habitat. Les Nesomyidae ont été les plus représentés (18 espèces), suivis des Sciuridae (3 espèces), Gliridae (2 espèces) ; les Thryonomyidae et Anomaluridae comptent 1 seule espèce (Tableau 2).

Tableau 2. Espèces et familles de Rongeurs capturés entre novembre 2007 et décembre 2011 dans trois habitats (jachère, lisière jachère/forêt secondaire et forêt secondaire) de la réserve de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo).

Famille	Espèces rencontrées
Nesomyidae	<i>Praomys jacksoni</i> , <i>P. cf. jacksoni</i> (sp.), <i>P. misonnei</i> , <i>P. mutoni</i> , <i>Hybomys cf. lunaris</i> (sp.), <i>Deomys ferrugineus</i> , <i>Hylomyscus stella</i> , <i>H. aeta</i> , <i>H. parvus</i> , <i>Lemniscomys striatus</i> , <i>Lophuromys dudui</i> , <i>Nannomys cf. grala</i> (sp.), <i>Grammomys kuru</i> , <i>Mastomys natalensis</i> , <i>Oenomys hypoxanthus</i> , <i>Malacomys longipes</i> , <i>Stochomys longicaudatus</i> , <i>Cricetomys emini</i> .
Sciuridae	<i>Funisciurus anerythrus</i> , <i>F. pyrropus</i> , <i>Paraxerus boehmi</i>
Gliridae	<i>Graphiurus lorrainus</i> , <i>G. surdus</i>
Anomaluridae	<i>Anomalurus derbianus</i>
Thryonomyidae	<i>Thryonomys swinderianus</i>

3.1. Abondances saisonnières de sept espèces

Les effectifs d'individus de sept espèces étudiées (*Praomys jacksoni* [de Winton, 1897], *P. cf. jacksoni* sp., *H. cf. lunaris* sp., *Deomys ferrugineus* Thomas, 1888, *Lophuromys dudui* Verheyen et al., 2002, *Hylomyscus stella* [Thomas, 1911] et *Stochomys longicaudatus* [Tullberg, 1893]), en fonction des saisons, sont fournis dans le tableau 3.

Tableau 3. Effectifs par saison des espèces les plus représentées durant 38 mois de capture à Masako (Kisangani, République démocratique du Congo). S.S. = Saison sèche (mi-juin à mi-septembre et mi-décembre à mi-mars); S.P. = Saison pluvieuse (mi-mars à mi-juin et mi-septembre à mi-décembre).

	Jachère		Lisière		Forêt secondaire	
	S.S.	S.P.	S.S.	S.P.	S.S.	S.P.
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	78	132	32	54	101	159
<i>Praomys jacksoni</i>	118	144	61	71	142	173
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	119	138	65	77	101	117
<i>Deomys ferrugineus</i>	52	57	64	73	86	95
<i>Lophuromys dudui</i>	67	79	42	50	19	28
<i>Hylomyscus stella</i>	76	69	59	72	49	63
<i>Stochomys longicaudatus</i>	14	56	12	44	16	41

La comparaison des effectifs de *P. cf. jacksoni* montre une variation significative entre la lisière et ses milieux adjacents durant les deux saisons ($U = 0,0$; $p < 0,01$). À l'inverse, il n'y a pas de différence significative de ces effectifs durant la saison sèche ($U = 8,0$ et $p > 0,05$) et la saison pluvieuse ($U = 7,0$ et $p > 0,05$) entre la jachère et la forêt secondaire.

Chez *P. jacksoni*, le nombre d'individus varie significativement durant les deux saisons aussi bien entre la lisière et la jachère ($U = 2,5$ et $p < 0,05$; $U = 2,0$ et $p < 0,05$); qu'entre la lisière et la forêt secondaire ($U = 1,0$ et $p < 0,01$; $U = 1,0$ et $p < 0,01$). Par contre, ces effectifs restent similaires entre la jachère et la forêt secondaire d'une saison à l'autre ($U = 9,0$ et $p > 0,05$; $U = 8,0$ et $p > 0,05$). Des résultats similaires sont

également obtenus chez *H. cf. lunaris* pour toutes les saisons entre la lisière et la jachère ($U = 3,0$ et $p < 0,05$; $U = 2,5$ et $p < 0,05$) et entre la lisière et la forêt secondaire ($U = 3,0$ et $p < 0,05$; $U = 3,0$ et $p < 0,05$). Les effectifs dans la jachère et la forêt secondaire demeurent cependant statistiquement similaires durant la saison sèche ($U = 7,0$ et $p > 0,05$) et la saison pluvieuse ($U = 8,0$ et $p > 0,05$). Chez *D. ferrugineus*, les effectifs varient significativement durant toutes les saisons uniquement entre la jachère et la forêt secondaire ($U = 2,0$ et $p < 0,05$; $U = 3,0$ et $p < 0,05$).

Chez *L. dudui*, les abondances varient d'un habitat à l'autre aussi bien durant la saison sèche que pluvieuse. L'effectif dans la lisière est significativement différent de celui de la jachère ($U = 3,0$; $p < 0,05$) et de la forêt secondaire ($U = 3,0$ et $p < 0,05$ [saison sèche]; $U = 2,5$ et $p < 0,05$ [saison pluvieuse]). De même, les effectifs de la jachère et la forêt secondaire sont significativement différents en saison sèche et pluvieuse ($p < 0,01$).

Par contre chez *H. stella* et *S. longicaudatus*, les effectifs ne varient pas significativement entre les trois habitats en fonction des saisons ($p > 0,05$). On note chez *S. longicaudatus* une forte variation des abondances à l'intérieur de chaque habitat d'une saison à l'autre ($p < 0,01$).

3.2. Structure des populations

Dans cette étude, un aspect de la structure des populations de sept espèces dominantes de la collection a été examiné : la composition des classes d'âge. Les effectifs des différentes classes d'âges sont consignés dans le tableau 4.

Tableau 4. Effectifs par classe d'âges des individus capturés durant cinq périodes entre novembre 2007 et décembre 2011 dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo). Trois classes présentes : Juv. = juvéniles; Sad. = subadultes; Ad. = adultes durant toutes les périodes de capture. Période 1 : novembre 2007 à janvier 2008; Période 2 : novembre 2008 à janvier 2009; Période 3 : mai à décembre 2009; Période 4 : janvier à décembre 2010; Période 5 : janvier à décembre 2011.

Espèce	Période 1			Période 2			Période 3			Période 4			Période 5		
	Juv.	Sad.	Ad.	Juv.	Sad.	Ad.	Juv.	Sad.	Ad.	Juv.	Sad.	Ad.	Juv.	Sad.	Ad.
<i>Deomys ferrugineus</i>	11	40	15	5	16	7	9	38	19	22	84	40	20	76	29
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	22	52	36	12	29	20	32	77	53	24	80	54	28	66	46
<i>Hyalomyscus stella</i>	5	30	15	2	9	5	3	19	13	14	91	51	13	76	45
<i>Lophuromys dudui</i>	9	12	24	5	7	14	14	21	36	16	23	39	17	21	29
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	31	108	44	15	60	28	11	39	17	18	67	28	18	49	23
<i>Praomys jacksoni</i>	14	66	22	8	34	11	20	93	31	31	131	46	29	143	52
<i>Stochomys longicaudatus</i>	6	12	1	2	11	5	14	29	6	10	31	6	13	29	8

On note du tableau 4 que les subadultes forment la catégorie la plus représentée chez la majorité des espèces durant toutes les périodes. À chaque période de capture, ils représentent entre 57,1% et 60,8% de la population chez *D. ferrugineus*; 47,1 à 50,6% chez *H. cf. lunaris*; 54,3 à 60,0% chez *H. stella*; 54,4 à 59,3% chez *P. cf. jacksoni*; 63,0 à 64,7% chez *P. jacksoni*; 58,0 à 63,2% chez *S. longicaudatus*. À l'inverse, chez *L. dudui*, ce sont les adultes qui forment la classe la plus représentée allant de 43,3 à 53,9% de la population durant chaque période de capture.

En ordre d'importance numérique, les adultes constituent, à chaque période, la deuxième catégorie. Ils représentent entre 22,7% à 28,8% de la population chez *D. ferrugineus*; 32,7 à 34,2% chez *H. cf. lunaris*; 30,0 à 33,6% chez *H. stella*; 24,1 à 27,2% chez *P. cf. jacksoni*; 20,8 à 23,2% chez *P. jacksoni*.

Chez *S. longicaudatus*, les adultes n'ont constitué la deuxième catégorie majoritaire qu'à la deuxième période de capture où ils représentent 27,8% de la population. Inversement, pour les autres périodes, ce sont les juvéniles qui occupent la deuxième position avec des proportions allant de 21,3 à 31,6% de la population.

Chez les autres espèces, les juvéniles constituent la frange la moins représentée des populations. Ils représentent des proportions allant de 13,6 à 17,9% chez *D. ferrugineus*; 15,2 à 20,0% chez *H. cf. lunaris*; 8,6 à 12,5% chez *H. stella*; 19,2 à 25,4% chez *L. dudui*; 14,6 à 20,0% chez *P. cf. jacksoni*; 13,0 à 15,0% chez *P. jacksoni*.

Le regroupement des individus de différentes périodes de capture par espèce a permis de construire les tendances générales des structures des populations de *P. cf. jacksoni* sp., *P. jacksoni*, *H. cf. lunaris* sp. et *L. dudui*, *H. stella*, *D. ferrugineus* et *S. longicaudatus* représentées dans le tableau 5.

Tableau 5. Structure des populations (individus) de *P. cf. jacksoni*, *P. jacksoni*, *H. cf. lunaris*, *L. dudui*, *H. stella*, *D. ferrugineus* et *S. longicaudatus* dans la lisière et ses habitats adjacents (réserve forestière de Masako, République démocratique du Congo). (Juv. = juvéniles; Sad. = subadultes; Ad. = adultes).

	Jachère			Lisière			Forêt secondaire		
	Juv.	Sad.	Ad.	Juv.	Sad.	Ad.	Juv.	Sad.	Ad.
<i>Praomys cf. jacksoni</i>	25 (0,1%)	137 (65,2%)	48 (22,9%)	13 (15,1%)	49 (57,0%)	24 (27,9%)	63 (24,2%)	137 (52,7%)	60 (23,1%)
<i>Praomys jacksoni</i>	26 (9,9%)	174 (66,4%)	62 (23,7%)	23 (17,4%)	88 (66,7%)	21 (15,9%)	49 (15,5%)	201 (63,8%)	65 (20,6%)
<i>Hybomys cf. lunaris</i>	50 (19,4%)	123 (47,9%)	84 (32,7%)	25 (17,6%)	75 (52,8%)	42 (29,6%)	46 (21,1%)	104 (47,7%)	68 (31,2%)
<i>Lophuromys dudui</i>	28 (19,2%)	40 (27,4%)	74 (50,7%)	18 (19,6%)	21 (22,8%)	53 (57,6%)	11 (23,4%)	19 (40,4%)	17 (36,2%)
<i>Hylomyscus stella</i>	12 (8,3%)	88 (60,7%)	33 (22,8%)	11 (8,4%)	71 (54,2%)	49 (37,4%)	13 (11,6%)	65 (58,0%)	34 (30,4%)
<i>Deomys ferrugineus</i>	16 (14,7%)	71 (65,1%)	22 (20,2%)	10 (7,3%)	115 (83,9%)	12 (8,7%)	30 (16,6%)	110 (60,8%)	41 (22,6%)
<i>Stochomys longicaudatus</i>	15 (21,4%)	33 (47,1%)	22 (31,4%)	14 (25,0%)	30 (53,6%)	12 (21,4%)	13 (22,8%)	23 (40,3%)	21 (36,8%)

On remarque au tableau 5 la présence de toutes les classes d'âge dans les trois habitats pour toutes les espèces. Les subadultes forment généralement la catégorie majeure dans tous les habitats sauf chez *L. dudui* dans la jachère et la lisière où les adultes sont dominants. Les juvéniles forment, en général, le groupe le moins représenté chez toutes les espèces et dans tous les habitats.

La comparaison des effectifs de juvéniles pour *P. cf. jacksoni* montre que la taille de cette classe varie significativement entre la lisière et la jachère ($U = 0,0$; $p < 0,01$) et entre la lisière et la forêt secondaire ($U = 0,0$; $p < 0,01$). Chez les subadultes de cette espèce, une variation significative des effectifs est enregistrée entre la lisière et la jachère ($U = 1,0$; $p < 0,05$) et entre la lisière et la forêt secondaire ($U = 0,0$; $p < 0,01$). De même, chez les adultes, la taille diffère significativement entre la lisière et la jachère ($U = 1,0$; $p < 0,05$) et entre la lisière et la forêt secondaire ($U = 0,0$; $p < 0,01$). À l'inverse, il n'y a pas de différence significative des effectifs de ces trois catégories entre la jachère et la forêt secondaire ($U = 9,0$ et $p > 0,05$; $U = 7,0$ et $p > 0,05$; $U = 7,0$ et $p > 0,05$).

Chez *P. jacksoni*, la comparaison de trois classes d'âges entre les habitats traduit des différences significatives des effectifs de la lisière avec ceux de la jachère ($U = 2,5$ et $p < 0,05$; $U = 3,0$ et $p < 0,05$; $U = 2,0$ et $p < 0,05$) et la forêt secondaire ($U = 3,0$ et $p < 0,05$; $U = 1,0$ et $p < 0,01$; $U = 3,0$ et $p < 0,05$). Par contre, ces classes ne diffèrent pas entre les habitats adjacents ($U = 9,0$ et $p > 0,05$; $U = 9,0$ et $p > 0,05$; $U = 10,0$ et $p > 0,05$).

Chez *H. cf. lunaris*, les trois classes d'âges traduisent des différences significatives de leurs effectifs entre la lisière et la jachère ($U = 3,0$ et $p < 0,05$ [juvéniles]; $U = 2,5$ et $p < 0,05$ [subadultes]; $U = 3,0$ et $p < 0,05$ [adultes]). En comparant la lisière et la forêt secondaire, les différences sont détectées uniquement chez les subadultes ($U = 3,0$ et $p < 0,05$). Les proportions des trois classes dans les milieux adjacents demeurent cependant similaires ($U = 7,0$ et $p > 0,05$ [juvéniles]; $U = 8,0$ et $p > 0,05$ [subadultes]; $U = 7,0$ et $p > 0,05$ [adultes]).

Chez *L. dudui*, les juvéniles ne montrent une différence significative qu'entre la jachère et la forêt secondaire ($U = 3,0$ et $p < 0,05$) mais pas entre la lisière et les habitats adjacents ($U = 6,0$ et $p > 0,05$). Dans la classe des subadultes, les différences sont détectées entre les deux habitats adjacents ($U = 1,0$ et $p < 0,01$) mais aussi, entre la lisière et la forêt secondaire ($U = 3,0$ et $p < 0,05$). Pour cette classe, la jachère et la lisière ne diffèrent pas ($U = 7,0$ et $p > 0,05$). Enfin, chez les adultes, la forêt secondaire diffère significativement de la jachère ($U = 0,0$ et $p < 0,01$) et la lisière ($U = 3,0$ et $p < 0,05$). À l'inverse, la jachère et la lisière ne montrent pas de différence pour cette classe ($U = 4,5$ et $p > 0,05$).

Chez *H. stella*, les trois classes d'âge ne montrent pas de différence significative de leurs effectifs entre la lisière et la jachère ($U = 7,0$ et $p > 0,05$ [juvéniles]; $U = 10,0$ et $p > 0,05$ [subadultes]; $U = 8,0$ et $p > 0,05$ [adultes]); la lisière et la forêt secondaire ($U = 10,5$ et $p > 0,05$ [juvéniles]; $U = 10,0$ et $p > 0,05$ [subadultes]; $U = 8,0$ et $p > 0,05$ [adultes]); la jachère et la forêt secondaire ($U = 6,0$ et $p > 0,05$ [juvéniles]; $U = 10,0$ et $p > 0,05$ [subadultes]; $U = 12,5$ et $p > 0,05$ [adultes]).

Chez *D. ferrugineus*, on enregistre des différences significatives entre la jachère et la lisière dans la classe des subadultes ($U = 2,0$ et $p < 0,05$). La lisière et la forêt secondaire présentent également des différences dans la classe des juvéniles ($U = 3,0$ et $p < 0,05$).

Par contre, on ne détecte aucune différence entre les différentes classes d'âges des *S. longicaudatus* : lisière et jachère ($U = 8,0$ et $p > 0,05$; $U = 6,0$ et $p > 0,05$; $U = 4,0$ et $p > 0,05$); lisière et forêt secondaire ($U = 12,0$ et $p > 0,05$; $U = 12,5$ et $p > 0,05$; $U = 5,5$ et $p > 0,05$); jachère et forêt secondaire ($U = 8,0$ et $p > 0,05$; $U = 6,0$ et $p > 0,05$; $U = 7,0$ et $p > 0,05$).

3.3. Similarités entre habitats

Les similarités entre les trois habitats mesurées sur base des abondances de différentes espèces capturées sont données dans le tableau 6.

Tableau 6. Similarités entre habitats (déterminées au moyen du coefficient de Steinhaus) sur base des abondances de 25 espèces de Rongeurs capturés durant 38 mois (entre novembre 2007 et décembre 2011) dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo).

	Lisière	Forêt secondaire
Jachère	77	83
Lisière	100	72

Le coefficient de Steinhaus montre une démarcation entre les milieux adjacents (principaux types d'occupation du sol) et leur zone de transition sur la base du nombre d'espèces et de leurs effectifs dans chaque milieu. La plus forte similarité est obtenue entre les deux milieux adjacents (jachère et forêt secondaire) (83 %) qui se révèlent éloignés de leur zone de transition écologique. Celle-ci partage 77 % et 72 % respectivement avec la jachère et la forêt secondaire.

4. Discussion

4.1. Abondances saisonnières

Les diminutions des captures durant les périodes de juin à août et de décembre à février, correspondant à des saisons relativement sèches, ainsi que les augmentations enregistrées de mars à mai et de septembre à novembre, correspondant à des saisons relativement pluvieuses, sont une confirmation des influences saisonnières sur les abondances des Rongeurs déjà observées par d'autres études (Bâ, 2002; Bâ et al., 2013; Iyongo, 2013; Dajoz, 2017). Étant donné que plusieurs espèces sont frugivores, le lien entre la saison pluvieuse, la fructification des plantes et la forte reproduction des Rongeurs (augmentation des effectifs) a déjà été mis en évidence par plusieurs études (Iyongo et al., 2012; Garba & Dobigny, 2014). Ceci peut justifier les augmentations des effectifs observés d'une année à l'autre. Ainsi, les diminutions des effectifs notées durant les périodes sèches sont attribuables à l'absence de fructification et aux intenses activités champêtres (brûlis) et de ramassage des produits forestiers (Iyongo et al., 2012).

4.2. Structure d'âges

L'étude de la structure des populations de ces sept espèces de Rongeurs forestiers (*P. cf. jacksoni*, *P. jacksoni*, *H. cf. lunaris*, *D. ferrugineus*, *H. stella*, *L. dudui* et *S. longicaudatus*) sur base du poids corporel et de l'état sexuel des individus montre une structure stable dans les trois habitats. Celle-ci est caractérisée par la présence permanente des individus des trois classes d'âge durant toutes les périodes d'observation. La stabilité de cette structure des populations résulte de la reproduction continue des Rongeurs dans les conditions de l'écosystème forêt de basse altitude (Garba & Dobigny, 2014). En Afrique, certaines études ont également observé la présence, durant toute l'année, des individus de toutes les classes d'âge chez *P. jacksoni*, *Praomys tullbergi* (Thomas, 1894), *H. stella*, *Grammomys kuru* (Thomas & Wroughton, 1907) (*Thamnomys rutilans*), *Lophuromys sikapusi* (Temminck, 1853), *Lemniscomys striatus* (Linnaeus, 1758) et *Graphiurus* sp. (Happold, 1979 cité par Iyongo, 2013; Garba & Dobigny, 2014; Evrard et al., 2017). Ces résultats restent similaires à ceux de la présente étude et traduisent une structure typique des populations, à reproduction continue, où les jeunes se reproduisent dès la maturité sexuelle (Amundala et al., 2005; Evrard et al., 2017).

La reproduction continue des Rongeurs de Masako étant une conséquence de l'absence d'une véritable saison sèche aux alentours de Kisangani (Iyongo et al., 2012; Angoyo et al., 2017), la constance de la reproduction expliquerait alors la stabilité de la structure des populations constatée (Iyongo, 2013).

Dans la présente étude, six espèces montrent une structure similaire de leurs populations caractérisée, en plus de la présence permanente de toutes les classes d'âge, par une dominance des subadultes dans les trois habitats. Ce qui reste semblable à la structure de la population de *P. tullbergi* du Nigeria et *P. jacksoni* de l'Ouganda (Happold, 1979 cité par Iyongo, 2013), *H. stella* et *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 de l'Ouganda (Delany, 1971 cité par Iyongo, 2013). Nous pensons, comme ces chercheurs, que ce modèle de structure des populations, commun aux Rongeurs du Nigeria et de l'Ouganda, serait typique des Muridae forestiers de l'Afrique.

À l'inverse, nous avons noté chez *L. dudui* la dominance des adultes dans la jachère et la zone de lisière alors que les subadultes dominent en forêt secondaire. Nous n'avons pas noté la dominance des juvéniles durant une période déterminée. Nos observations diffèrent donc de celles d'autres études qui ont observé un changement significatif dans la composition des classes d'âge de Rongeurs en forêt primaire après la reproduction (nombre élevé de juvéniles) (Dieterlen, 1986 cité par Iyongo, 2013) et une entrée massive des individus immatures dans la population durant le mois d'avril en forêt tropicale du Gabon où la période de reproduction s'étend de janvier à mars (Duplantier, 1989 cité par Iyongo, 2013). La faible représentativité des juvéniles peut s'expliquer par : i) le court séjour des individus dans cette classe avant de passer à la classe supérieure; et ii) leur faible mobilité durant la période d'allaitement (Garba & Dobigny, 2014; Evrard et al., 2017).

Contrairement à la forêt tropicale, il est connu que la plupart des espèces de savane montrent des périodes de reproduction distinctes comme démontré par plusieurs études (Leirs et al., 1990; Bâ et al., 2013). La structure des populations de Rongeurs de savane

change donc considérablement au cours de l'année. La structure typique des populations obtenue chez les sept espèces étudiées, caractérisée par la présence constante des individus de tous les âges, est une preuve de l'existence dans ces habitats (lisière et milieux adjacents) des petites populations (métapopulations) distinctes (Cornelisse et al., 2013; Radchuk et al., 2013; Reynolds et al., 2013; Dajoz, 2017) composées des juvéniles, subadultes et adultes durant toutes les périodes. La présence permanente de ces trois classes dans chaque milieu peut ainsi témoigner d'une reproduction continue des individus de chaque métapopulation (Haby et al., 2013; Dajoz, 2017).

4.3. Effets de lisière

La grande similarité obtenue entre la jachère et la forêt secondaire (principales occupations du sol) peut être attribuée au nombre d'espèces communes et leurs effectifs similaires dans ces deux milieux. Ceci pourrait traduire une bonne adaptation physiologique des Rongeurs de Masako aux conditions écologiques de ces deux milieux (Gehlhausen et al., 2000; Iyongo, 2013). Certaines études ont déjà signalé que ces deux milieux sont des habitats de prédilection de la plupart de Rongeurs de Masako (Iyongo et al., 2012). La faible similarité observée entre la lisière et ses milieux adjacents traduit que la lisière est une entité écologique distincte (Alohou et al., 2016; Graf, 2016). Cette faible similarité peut être attribuée au déclin des effectifs des principales espèces des milieux adjacents au niveau de la lisière (Alignier, 2010) qui constituerait, dans ce cas, un piège écologique (Alohou et al., 2016; Dajoz, 2017).

La diminution significative des abondances des juvéniles, des subadultes et des adultes chez *P. cf. jacksoni* et *P. jacksoni* dans la lisière comparativement aux habitats qu'elle sépare peut témoigner d'une influence de la lisière sur chacune de ces classes d'âge (Dangerfield et al., 2003; Iyongo, 2013; Alohou et al., 2016). Nous pensons que la forte prédation (Ewers & Didham, 2006) et les effets de lisière comme piège écologique (Alohou et al., 2016; Dajoz, 2017) agissant sur chaque espèce affecteraient les individus de tous les âges.

5. Conclusions

La présente étude a permis de mettre en évidence les influences saisonnières ainsi que les effets de l'hétérogénéité d'habitats sur les abondances des Rongeurs à Masako. De même, elle a permis de cerner les influences de la lisière sur la structure des populations de sept espèces de Rongeurs forestiers. Cette structure reste stable, caractérisée par la présence régulière de trois classes d'âges : les juvéniles, qui représentent le groupe minoritaire de chaque population ; les subadultes, qui forment généralement le groupe majoritaire de la population de chaque espèce et les adultes qui constituent le groupe intermédiaire. La stabilité de cette structure résulte de la reproduction continue des Rongeurs dans les conditions de l'écosystème forêt de Masako.

Cette structure semble ne pas être directement affectée par les effets de lisière (trois classes toujours présentes). Ces derniers influent plutôt sur la taille (effectifs d'individus) de chaque classe d'âges pour la plupart des espèces. La diminution signifi-

cative des individus de *P. cf. jacksoni* sp. et *P. jacksoni* des trois classes d'âge dans la lisière comparativement aux habitats adjacents pourrait donc témoigner de cette influence de la lisière sur chacune de ces classes d'âges.

La plus grande similarité est observée entre la jachère et la forêt secondaire, les principales occupations du sol différentes écologiquement de la lisière, qui peut donc héberger une diversité et une abondance de Rongeurs autres que celles des milieux qu'elle sépare.

Bibliographie

- Alignier A., 2010. *Distribution des communautés végétales sous l'influence des lisières forestières dans des bois fragmentés*. Thèse de doctorat : Université de Toulouse, France.
- Alohou E.C., Ouinsavi C. & Sokpon N., 2016. Fragmentation des écosystèmes forestiers : définitions des concepts et évolution des méthodes d'évaluation. *IJIAS*, **17**(2), 474-486.
- Amundala D., 2013. *Écologie des populations des Rongeurs (Rodentia, Mammalia) dans une perspective de gestion des espèces nuisibles aux cultures dans la région de Kisangani (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Amundala D. et al., 2005. The population structure of four rodent species from a tropical region (Kisangani, D.R. Congo). *Belg. J. Zool.*, **135** (supplement), 127-131.
- Angoyo R.A. et al., 2017. Étude de la variation crâniométrique intraspécifique des populations de *Praomys jacksoni* De Winton, 1897 (Mammalia, Rodentia, Muridae) de trois milieux forestiers de Kisangani (Province de la Tshopo). *IJISR*, **30**(1), 14-26.
- Bâ K., 2002. *Systématique, écologie et dynamique de populations de petits rongeurs potentiellement réservoirs ou hôtes de virus au Sénégal*. Mémoire : IRD, Montpellier, France.
- Bâ K., Kane M., Gauthier P. & Granjon L., 2013. Ecology of typical west African Sudanian savannah rodent community. *Afr. J. Ecol.*, **51**, 447-455.
- Baziz K., 2015. *Organisation du génome et étude palynologique de quelques espèces algériennes du genre Astragalus L.* Thèse de doctorat : Université Constantine 1, Algérie.
- Cornelisse T.M., Bennett M.K., Deborah K. & Letourneau D.K., 2013. The implications of habitat management on the population viability of the endangered ohlone tiger beetle (*Cicindela ohlone*) metapopulation. *PLOS one*, **8**(8), 214-227.
- Dajoz R., 2017. *Précis d'écologie*. Paris : Dunod.
- Dangerfield J.M. et al., 2003. Patterns of invertebrate biodiversity across a natural edge. *Austr. Ecol.*, **28**, 227-236.
- Evrard Q., Hamez B. & Doucet J.L., 2017. Le rôle des rongeurs dans la dispersion des diaspores en milieu forestier (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **21**(1), 66-79.
- Ewers R.M. & Didham R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.*, **81**(1), 117-142.
- Garba M. & Dobigny G., 2014. Reproduction in urban commensal rodents: the case of *Mastomys natalensis* from Niamey, Niger. *Mammalia*, **78**(2), 185-189.
- Gehlhausen S.M., Schwartz M.W. & Augspurger C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, **147**, 21-35.
- Graf P., 2016. *Un nouveau taillis-sous-futaie à Belpau : synergie entre bois énergie et biodiversité*. Forum WSL Suisse romande, Suisse 3, Lausanne EPFL.
- Haby N.A. et al., 2013. Scale dependency of metapopulation models used to predict climate change impacts on small mammals. *Ecography*, **36**, 832-841.

- Iyongo W.M.L., 2013. *Effets de lisière sur la biodiversité des Rongeurs dans la réserve de Masako, un écosystème fragmenté (Kisangani, R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Iyongo W.M.L. et al., 2012. Anthropisation et effets de lisière : impacts sur la diversité des Rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo). *Trop. Conserv. Sci.*, **5**(3), 270-283.
- Jiagho E.R. et al., 2016. Diversité de la flore ligneuse à la périphérie du Parc national de Waza (Cameroun). *Vertigo*, **16**(1), 17-249.
- Leirs H., Stuyck J., Verhagen R. & Verheyen W., 1990. Seasonal variation in growth of *Mastomys natalensis* (Smith, 1834) in Morogoro, Tanzania. *Afr. J. Ecol.*, **28**, 325-341.
- Magura T., 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *For. Ecol. Manag.*, **114**, 227-232.
- Radchuk V. et al., 2013. Behind the scenes of population viability modeling: Predicting butterfly metapopulation under climate change. *Ecol. Model.*, **3**, 289-303.
- Reynolds L.K., Waycott M. & McGlathery K.J., 2013. Restoration recovers population structure and landscape genetic connectivity in a dispersal-limited ecosystem. *J. Ecol.*, **101**, 1288-1297.
- Terryn L. et al., 2007. *African Rodentia*. <http://projects.biodiversity.be/africanrodentia>
- Thirion J.M., Grillet P. & Geniez P., 2014. *Les amphibiens et les reptiles du centre-ouest de la France. Région Poitou-Charentes et départements limitrophes*. Mèze, France : Biotope.
- Tsakem S.C., Tchamba M. & Weladji R.B., 2015. Les gorilles du Parc national de Lobéké (Cameroun) : interactions avec les populations locales et implications pour la conservation. *IJBGS*, **7**(2), 125-139.

Chapitre 16

Analyse multiscalaire de la structure spatiale des trois espèces les plus abondantes dans la réserve forestière de Yoko

Sylvain KUMBA LUBEMBA, Marjolein VISSER, Charles DE CANNIÈRE & Jan BOGAERT

Identifier les modèles spatiaux des espèces dans une forêt tropicale dense et comprendre les processus spatiaux qui les sous-tendent apparaissent des étapes importantes pour l'aménagement de la forêt et la conservation de la biodiversité. Une parcelle d'échantillonnage de 25 ha a été délimitée dans la réserve forestière de Yoko. Un inventaire forestier a permis d'analyser la composition floristique et structurale du couvert végétal de la zone d'étude. Les trois espèces les plus abondantes et les plus représentatives du peuplement ont été retenues et ont fait l'objet de toutes les analyses. La fonction de Ripley a permis de décrire et quantifier, simultanément à plusieurs échelles, la structure spatiale des peuplements forestiers et de préciser l'interprétation en termes de structure agrégée, aléatoire et/ou régulière. Les résultats montrent que trois espèces sont les plus abondantes et les plus importantes du peuplement en terme de structure : *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, *Scorodophloeus zenkeri* Harms et *Uapaca guineensis* Müll.Arg. Un total de 169 espèces appartenant à 36 familles dont 114 genres ont été identifiées. La famille des Fabaceae, dont la majorité des espèces appartiennent à la sous-famille des Caesalpinioideae et dispersent leurs graines à de courtes distances à proximité de leurs parents, est apparue prépondérante. Les trois espèces ont montré une structure agrégée à toutes les échelles d'analyse. Les agrégats observés présentent un rayon d'environ 25 m de distance. Les structures observées dépendent de l'échelle d'analyse considérée. La fonction $L(r)$ a détecté une hétérogénéité des structures entre les espèces. Ceci suggère que la dispersion limitée, seule, était insuffisante pour expliquer l'agrégation des espèces. D'autres facteurs, tels que le sol, la topographie, les ectomycorrhizes, le *mast fruiting* et la perturbation anthropique ou naturelle, seraient vraisemblablement impliqués dans la structuration des espèces. La structure spatiale des espèces a été de ce fait considérée comme la résultante des facteurs biotiques et abiotiques.

Multiscalar analysis of the spatial pattern of three most abundant species in the Yoko forest Reserve

Identifying spatial patterns of species in a dense rainforest and understanding the spatial processes that underlie them appear to be crucial steps for forest management and biodiversity conservation. A sampling plot of 25 ha was delineated in the Yoko forest Reserve. Three of the most abundant and representative species of the population were analysed. A forest inventory permitted to analyse the floristic and structural composition of the vegetation cover of the

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomic-Gembloux.

study area. The Ripley function, allowing to describe and quantify simultaneously at several scales the spatial structure of forest stands and to specify the interpretation in terms of spatial pattern (aggregated, random or regular), was used. The results show that three species are found to be the most abundant and hence the most important of the stand: *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, *Scorodophloeus zenkeri* Harms and *Uapaca guineensis* Müll.Arg. A total of 169 species belonging to 36 families including 114 genera was identified. The Fabaceae family, of which the majority of species belongs to the subfamily of the Caesalpinioideae and which disperse their seeds at short distances close to their parent trees, appeared predominant. All three species showed an aggregated structure at all scales. The observed aggregates had a radius of about 25 m. The structures observed depend on the scale. The $L(r)$ function detected a heterogeneity of the structures between the species. This suggests that the limited dispersion on its own was insufficient to explain the aggregated pattern. Other factors, such as soil, topography, ectomycorrhizes, mast fruiting and anthropogenic or natural disturbances, are likely also to be involved in the pattern formation. The spatial structure of the species was therefore considered to be the result of biotic and abiotic factors.

1. Introduction

L'analyse des modèles spatiaux des espèces est devenue de plus en plus importante dans les recherches écologiques (Wiegand et al., 2009). Les modèles spatiaux des arbres, pouvant être agrégés, réguliers ou aléatoires, sont contrôlés par plusieurs mécanismes ou processus écologiques (McIntire & Fajardo, 2009; Wiegand et al., 2009). Les principaux comprennent la dispersion limitée (Hubbell, 2001), la compétition en ressources (He & Duncan, 2000), l'hétérogénéité de l'habitat (Harms et al., 2001), la ségrégation des niches (Pielou, 1960) et la prédation différentielle (Janzen, 1970; Connell, 1971). Ce type d'analyse vise à comprendre d'où proviennent les interactions entre les processus biologiques et permet d'en déduire des processus sous-jacents générant ces modèles (Illian et al., 2008). En outre, l'analyse de la structure spatiale peut fournir des informations fondamentales pour la compréhension de la présence des espèces dans un habitat forestier et de leur coexistence dans les communautés forestières (Wills et al., 2006).

Il existe plusieurs méthodes d'analyse de la structure spatiale d'un semis de points (ou des espèces) (Ripley, 1981; Diggle, 1983). Certaines techniques simples caractérisent sans beaucoup plus de détails les configurations spatiales dans le contexte des forêts tropicales hétérogènes et très complexes (McIntire & Fajardo, 2009). Par exemple, des études dans les forêts tropicales ont abordé une seule échelle de l'agrégation à chaque espèce (Condit et al., 2000; Plotkin et al., 2002; Seilder & Plotkin, 2006). D'autres études ont commencé à explorer d'autres modèles statistiques spatiaux afin d'évaluer l'agrégation des espèces à plusieurs échelles d'analyse (Picard, 1999; Goreaud, 2000; Goreaud & Pélissier, 2003).

Les fonctions de Ripley (1977) se situent parmi les méthodes d'analyse de la structure spatiale dépendantes de la distance. Elles exploitent simultanément plusieurs intervalles de distances ou échelles d'analyse (Goreaud, 2000; Goreaud & Pélissier, 2003). De ce fait, elles permettent de détecter des processus spatiaux agissant dans

l'écosystème forestier. Ces fonctions se démarquent des méthodes d'analyse à échelle unique (Clark & Evans, 1954) car elles analysent à plusieurs distances ou échelles la dispersion des points et peuvent illustrer l'évolution de l'agrégation d'un peuplement (Freeman & Ford, 2002). Beaucoup d'études ont avancé la structure agrégée des espèces comme étant le modèle le plus répandu dans les forêts tropicales (Chao et al., 2007). En République démocratique du Congo, plus précisément dans les forêts aux environs de Kisangani, quelques travaux ont révélé le même modèle en utilisant des méthodes d'analyse à échelle unique (Nshimba et al., 2008; Kumba et al., 2013). Dans la présente étude, nous avons choisi d'utiliser la fonction $K(r)$ de Ripley, qui permet d'analyser la structure spatiale d'un peuplement à plusieurs échelles de distances. Cette fonction repose sur l'analyse spatiale univariée, c'est-à-dire l'analyse de modèles d'arbres de la même espèce, et permet de tester l'hypothèse nulle d'une répartition aléatoire des points (processus de Poisson) à plusieurs distances d'analyse dans la parcelle d'étude. L'hypothèse nulle stipule que, dans un semis de points représentant les arbres, la répartition des points est complètement aléatoire et leurs positions sont indépendantes les unes des autres (Picard & Bar-Hen, 2002; Couteron et al., 2003).

Selon Goreaud (2000), l'analyse de la structure spatiale dépend de l'échelle d'observation ou de distance d'analyse à laquelle l'on se place. La réserve forestière de Yoko fait partie des forêts tropicales denses, complexes et hétérogènes. Et pour la majorité des espèces tropicales, la dispersion des graines est limitée dans l'espace (Nathan & Muller-Landau, 2000; Hu et al., 2006). En considérant d'une part les conditions d'hétérogénéité dans lesquelles se trouve cette forêt et, d'autre part, l'hypothèse de la dispersion limitée avancée pour les espèces de forêts tropicales, la structure spatiale agrégée devrait être attendue à de faibles distances d'analyse pour les espèces les plus abondantes structurant cette forêt. L'objectif poursuivi dans cette étude est double : i) utiliser la technique de Ripley pour caractériser la structure spatiale des individus ligneux d'une même espèce; et ii) étudier la variation de la structure spatiale et/ou de l'agrégation des espèces à différents intervalles de distances ou échelles d'analyse.

Dans ce document, nous avons vérifié si différentes structures spatiales des espèces peuvent se produire en fonction des distances d'analyse. Nous avons proposé des mécanismes pouvant expliquer les structures observées dans la parcelle d'étude. La caractérisation de la composition floristique et structurale des peuplements ligneux a été abordée avant l'analyse. Ceci devait permettre de déterminer les espèces les plus importantes dans le domaine d'étude afin de caractériser leurs configurations spatiales. Les informations obtenues au départ des modèles permettront de contribuer à la gestion et/ou à la conservation des espèces de cette réserve. Cette étude nous a permis non seulement d'améliorer nos connaissances des modèles spatiaux des espèces dominantes et de leur écologie, mais aussi de comprendre comment ces modèles contribuent au maintien de la diversité des arbres de cette forêt tropicale, plus particulièrement aux environs de Kisangani.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

L'étude a été menée dans la réserve forestière de Yoko ($0^{\circ}29'10''\text{N}$; $25^{\circ}28'91''\text{E}$) située à 32 km de la ville de Kisangani et sur la rive gauche du fleuve Congo, dans le territoire d'Ubundu, en Province orientale de la République démocratique du Congo (Figure 1). L'altitude moyenne de la région est de 435 m et le climat est de type Af selon la classification de Köppen (Nshimba et al., 2008). La température moyenne oscille autour de 25°C et les précipitations annuelles varient de 1 500 à 2 000 mm avec une moyenne de 1 750 mm. Tout au long de l'année, la région est marquée par une longue saison des pluies, interrompue par deux petites saisons sèches : la première allant de décembre à janvier et la seconde de juin à août (Nshimba et al., 2008). La végétation est une forêt dense humide semi-décidue (Aubreville, 1957; Lomba & Ndjéle Mianda-Bungi, 1998; Boyemba, 2011).

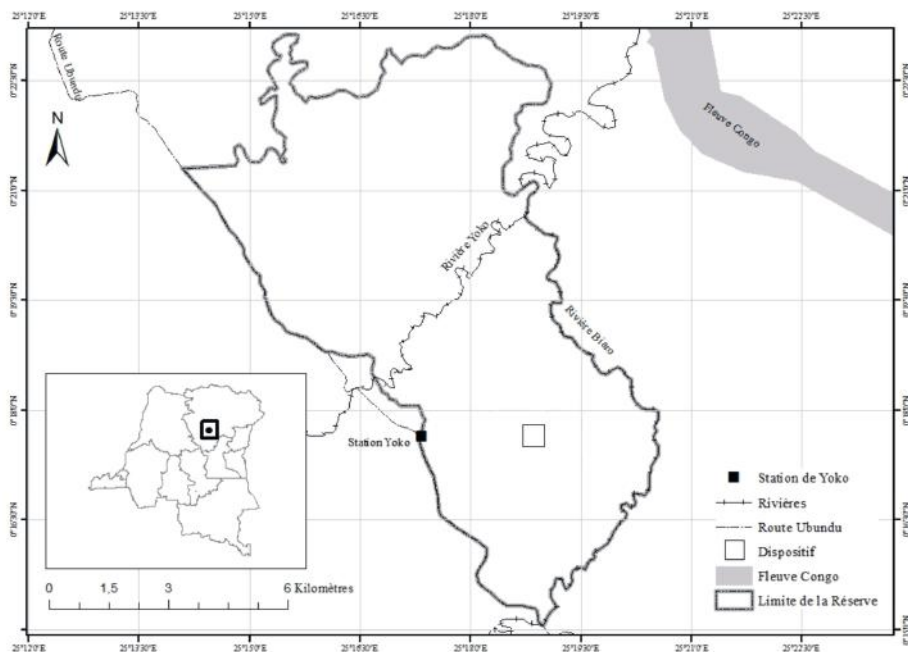


Figure 1. Localisation de la réserve forestière de Yoko située aux environs de Kisangani, territoire d'Ubundu, Province orientale en République démocratique du Congo et du dispositif d'étude dans la réserve.

2.2. Méthodes

2.2.1. Caractérisation de la composition floristique et structurale de la végétation

La caractérisation de la composition floristique et structurale de la zone d'étude a été réalisée afin de déterminer les espèces et les familles les plus importantes. Pour ce faire, une parcelle de 25 ha ($500\text{ m} \times 500\text{ m}$) a été établie dans la partie sud de la

réserve forestière de Yoko. Toutes les espèces ligneuses ont été identifiées, inventoriées et mesurées. Pour faciliter l'inventaire, la numérotation et les mesures des tiges, la parcelle a été subdivisée en placettes de 50 m×50 m. L'inventaire a été réalisé pour tous les individus ligneux dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) était ≥ 5 cm, les mesures étant effectuées à de 1,30 m du sol. Les positions des arbres (x, y) ont été mesurées à l'aide d'un appareil *distance lasermeter*.

Les variables suivantes ont été recherchées. Premièrement, la densité relative (Dr) a été calculée comme le rapport entre le nombre d'individus d'une espèce ou d'une famille et le nombre total d'individus dans l'échantillon. Deuxièmement, la fréquence relative (Fr) a été déterminée, donnée par le rapport entre la fréquence d'une espèce et la fréquence de toutes les espèces (somme des fréquences). La fréquence d'une espèce est définie comme le nombre de parcelles où l'espèce est présente. La dominance relative (Dor) a été estimée en divisant la surface terrière d'une espèce par la surface terrière totale. La somme de la densité relative, la fréquence relative et la dominance relative, toujours inférieure ou égale à 300 car les trois notions s'expriment traditionnellement en pourcentage, donne l'importance relative (IR) de l'espèce à l'étude.

Quelques indices de diversité ont également été étudiés pour une meilleure compréhension de la structure de la communauté végétale et de sa composition. Nous avons utilisé une combinaison d'indices afin de valoriser les points forts de chacun. Nous avons plus précisément calculé l'indice de Shannon (H), l'indice d'équitabilité de Pielou (E) et l'indice de diversité de Simpson (D_s) (Magurran, 2004; Frontier et al., 2008), donnés par les équations suivantes :

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \quad (1)$$

$$E = \frac{H}{H_{\max}} \quad (2)$$

$$D_s = \sum_{i=1}^s p_i^2 \quad (3)$$

où p_i représente l'abondance proportionnelle (ou pourcentage d'importance) de l'espèce, avec $p_i = n_i/N$, n_i le nombre d'individus d'une espèce dans l'échantillon, N le nombre total d'individus de toutes les espèces dans l'échantillon et S le nombre total d'espèces ou le nombre de composantes d'une catégorie donnée de trait biologique.

Ces indices sont largement utilisés pour mesurer la diversité biologique (Motz et al., 2010). Le type de diaspores a été déterminé suivant la classification de Dansereau & Lens (1957). Les analyses ont été complétées par le calcul de la surface terrière (G) et de la densité spécifique (D).

2.2.2. Analyse multiscalaire de la structure spatiale avec la fonction K de Ripley

La fonction $K(r)$ de Ripley (Ripley, 1977) est un outil pour décrire la structure spatiale des peuplements forestiers. Du fait qu'elle caractérise les interactions spatiales entre individus sur un grand nombre d'échelles et rend compte des variations locales de la structure spatiale, son choix se justifie pour cette étude (Goreaud, 2000; Ngo Bieng et al., 2006). Ripley (1977) définit la fonction $K(r)$ telle que $\gamma K(r)$ soit l'espérance du nombre de voisins à une distance inférieure ou égale à r d'un point quelconque du semis (γ représentant la densité du semis de points, et plus précisément la densité d'une population donnée dans un peuplement). La fonction caractérise la structure du voisinage moyen autour d'un point. Elle est utilisée pour un processus ponctuel homogène et isotrope de densité égale à 1. On peut ensuite comparer cette structure à celle de l'hypothèse nulle de processus aléatoire (distribution de Poisson). On utilise ainsi cette fonction pour tester si la structure du voisinage autour d'un point est aléatoire, agrégée ou régulière.

Pour un processus aléatoire qui sert d'hypothèse nulle (la répartition des points est complètement aléatoire et leurs positions sont indépendantes les unes des autres), l'espérance du nombre de voisins à une distance r d'un point quelconque est la densité multipliée par la surface d'un disque de rayon r autour d'un point donné. Pour un processus agrégé, les points ont en moyenne plus de voisins que sous l'hypothèse nulle et inversement pour un processus régulier, les points ont en moyenne moins de voisins. En d'autres termes, dans un cercle de rayon r autour d'un point donné, s'il y a plus de points que sous l'hypothèse nulle, on a une distribution agrégée; dans le cas contraire, on a une distribution régulière. Cependant, l'interprétation de la fonction $K(r)$ n'est pas évidente (Goreaud, 2000). Pour faciliter l'interprétation et stabiliser la variance (Stoyan & Penttinen, 2000), la fonction est modifiée. On utilise la fonction L (Besag, 1977; Ripley, 1977; Szymt, 2014) qui est une transformation de la fonction K de Ripley :

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r \quad (4)$$

Cette fonction facilite l'interprétation graphique; en effet, pour un processus de Poisson, à toutes les distances de r , $L(r) = 0$. Les processus agrégés ($L(r) > 0$) et réguliers ($L(r) < 0$) se situent respectivement au-dessus et en dessous de la courbe.

La fonction $L(r)$ prend en considération les points situés en bordure de la parcelle. Elle est normalisée et permet donc de comparer la structure des semis n'ayant pas le même nombre de points. L'intervalle de confiance correspondant à l'hypothèse nulle de structure aléatoire est construit selon la méthode de Monte Carlo en simulant un grand nombre de réalisations du processus de Poisson et en calculant à chaque fois les valeurs de $L(r)$, pour chaque distance r d'analyse (Goreaud, 2000; Landcaster & Downes, 2004). Ainsi, pour un r donné, les valeurs de $L(r)$ sont triées et les bornes de l'intervalle de confiance sont estimées avec un risque local de 1%. On parle ainsi d'agrégation ou de régularité significative selon le signe de $L(r)$ lorsque la fonction sortira de l'intervalle de confiance, avec un risque local de 1% de se tromper. Les ana-

lyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R où une interface a été programmée pour pouvoir calculer la fonction $L(r)$. Cette interface a été programmée avec la version 2.5.0 de R. Elle s'appuie, pour l'estimation des fonctions, sur le *package ads*.

3. Résultats

3.1. Composition floristique et structurale du peuplement ligneux

Au total, 169 espèces ont été identifiées dans le domaine d'étude. Elles correspondent à 114 genres, dont 36 familles. La famille des Fabaceae (Leguminosae) a été la plus représentée en genre et en espèces; elle était suivie par celle des Euphorbiaceae, des Meliaceae, des Mimosaceae, et des Annonaceae et des Rubiaceae partageant le même taux (Tableau 1). Trois espèces se sont révélées plus importantes quant à leurs densités et dominance relatives (Tableau 2). *Scorodophloeus zenkeri* Harms s'est montré l'espèce la plus importante; elle a été suivie de *Gibbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard puis de *Uapaca guineensis* Müll.Arg. De ce fait, elles ont été retenues pour l'analyse multiscalaire de leur structure spatiale. Pour l'ensemble de la communauté, la densité moyenne était de 356 tiges par hectare, et la surface terrière moyenne correspondait à 26,5 m².ha⁻¹. *Gibbertiodendron dewevrei* a donné le DHP moyen le plus élevé (41,12 cm). En revanche, *S. zenkeri* a dominé l'occupation du site par sa surface terrière moyenne (11,13 m².ha⁻¹). Pour ce qui est de la diversité dans le domaine d'étude, l'indice de Shannon, la régularité de Pielou et la diversité de Simpson ont donné respectivement des valeurs suivantes : H = 3,46; E = 0,77; D_s = 0,94.

Tableau 1. Dix premières familles les plus importantes dans le domaine d'étude réparties en fonction de leur nombre en genres et en espèces, taux en espèce et en genre pour chaque famille. Réserve forestière de Yoko.

Famille	Nombre de genres	%	Nombre d'espèces	%
Fabaceae	18	15,8	27	16,0
Euphorbiaceae	11	9,6	16	9,5
Meliaceae	6	5,3	12	7,1
Mimosaceae	6	5,3	9	5,3
Annonaceae	6	5,3	8	4,7
Rubiaceae	5	4,4	8	4,7
Moraceae	5	4,4	7	4,1
Sapotaceae	5	4,4	6	3,5
Myristicaceae	4	3,5	7	4,1
Apocynaceae	4	3,5	5	3,0

Tableau 2. Dix premières espèces les plus importantes dans le domaine d'étude. Densité spécifique (D), surface terrière (G), densité relative (Dr), dominance relative (Dor), fréquence relative (Fr) et importance relative (IR) pour chaque espèce. Réserve forestière de Yoko.

Espèce	D (individus.ha ⁻¹)	G (m ² .ha ⁻¹)	Dr (%)	Dor (%)	Fr (%)	IR (%)
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	97,48	11,13	27,70	51,78	3,24	82,72
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	66,08	8,62	18,25	40,10	2,33	60,68
<i>Uapaca guineensis</i>	30,08	1,24	8,27	5,78	2,20	16,25
<i>Glossera multinervis</i>	6,08	0,23	1,71	1,07	2,08	4,86
<i>Funtumia elastica</i>	2,72	0,28	1,12	1,31	2,20	4,63
<i>Cleistanthus mildbraedii</i>	8,96	0,31	2,52	1,46	0,39	4,37
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	5,28	0,09	1,48	0,40	2,08	3,96
<i>Pycnanthus angolensis</i>	4,48	0,15	1,26	0,69	1,69	3,64
<i>Annonidium manii</i>	6,24	0,14	1,75	0,66	0,26	2,67
<i>Dialium corbisieri</i>	4,80	0,12	0,09	0,04	2,08	2,21

Quant au type de dissémination des diaspores, les sarcochores ont occupé la première position (72,8%), leurs diaspores charnues pouvant être transportées vers de grandes distances par les animaux (zoochorie). *Uapaca guineensis* en fait partie. Les ballochores (11,2%) ont suivi en deuxième position avant les barochores (6,5%). Les ptérochores, les sclérochores et les pogonochores ont présenté respectivement 5,3, 2,4 et 1,2%. Les deux premières espèces les plus importantes de la zone d'étude, à savoir *G. dewevrei* et *S. zenkeri*, sont ballochores, elles éjectent seules (autochorie) leurs diaspores non loin de leurs parents.

3.2. Structure spatiale des espèces

L'analyse de la répartition spatiale des semis de points par la fonction $L(r)$ de Besag (1977) a donné des graphiques (Figure 2) dont la variation de la courbe pour chaque espèce est interprétée par rapport à l'enveloppe grise. Celle-ci représente l'intervalle de confiance sous l'hypothèse nulle d'une répartition aléatoire avec un risque local de 1% de se tromper.

La courbe $L(r)$ reste très au-dessus de l'intervalle de confiance pour *G. dewevrei*, (Figure 2a) quelle que soit la distance d'analyse, même pour les grandes distances ($L(r) > 0$), ce qui indique pour l'espèce une structure significativement agrégée à toutes les échelles ou distances d'analyse. La courbe atteint la valeur maximale à une distance d'environ 20 m. D'après Goreaud (2000), la distance à laquelle la fonction atteint sa valeur maximale correspond à la distance de l'ordre du rayon des agrégats. Ainsi, la structure du peuplement de *G. dewevrei* est formée des agrégats dont la taille est d'environ 20 m de rayon. La courbe à l'extérieur de la zone de confiance n'a montré aucune tendance à revenir dans l'enveloppe. Cette situation fait référence, d'après Goreaud (2000), à une structure hétérogène des semis de points, ce qui correspond effectivement à des densités locales variables à plusieurs endroits à l'échelle de la parcelle d'étude.

La figure 2b illustre, de même, la présence d'une structure significativement agrégée à toutes les échelles d'analyse pour *S. zenkeri*. Notons toutefois qu'avec *G. dewevrei*, la courbe commence légèrement à l'intérieur de l'enveloppe de confiance et en sort à partir d'une distance d'environ 5 m pour ne plus y revenir. Ceci indique une agrégation de l'espèce à partir de 5 m. La courbe atteint un pic à 25 m, ce qui correspond à la taille d'agrégats de l'ordre de 25 m de rayon. Cependant, la courbe reste en dehors de la zone de confiance jusqu'aux grandes distances d'analyse, reflétant en plus une structure très hétérogène. En effet, la fonction de Ripley n'est définie que lorsque le processus ponctuel sous-jacent à la structure spatiale observée est stationnaire, c'est-à-dire que sa loi de distribution est invariante par translation. Un processus ponctuel stationnaire produit des répartitions spatiales qui sont homogènes. En pratique, l'hétérogénéité de la répartition spatiale se traduit par une valeur de $L(r)$ qui ne revient pas dans l'enveloppe de confiance pour les grandes distances de r (Goreaud, 2000).

S'agissant d'*U. guineensis*, la courbe a pris la forme d'une cloche. Elle redescend et pénètre largement dans la zone de confiance à une distance d'environ 199 m au sein de la parcelle d'étude (Figure 2c). Le fait que la courbe donne des valeurs très positives en dehors de l'enveloppe de confiance signifie que l'espèce a une structure significativement agrégée jusqu'à 199 m de distance. La taille d'agrégats correspondant à la distance à laquelle la fonction atteint sa valeur maximale, cette espèce formerait des agrégats allant jusqu'à 25 m de rayon. Selon Goreaud (2000), une structure est homogène lorsque la courbe redescend dans l'intervalle de confiance. Ainsi, *U. guineensis* présente des agrégats d'environ 25 m de rayon et sa structure agrégée est homogène aux grandes distances d'analyse.

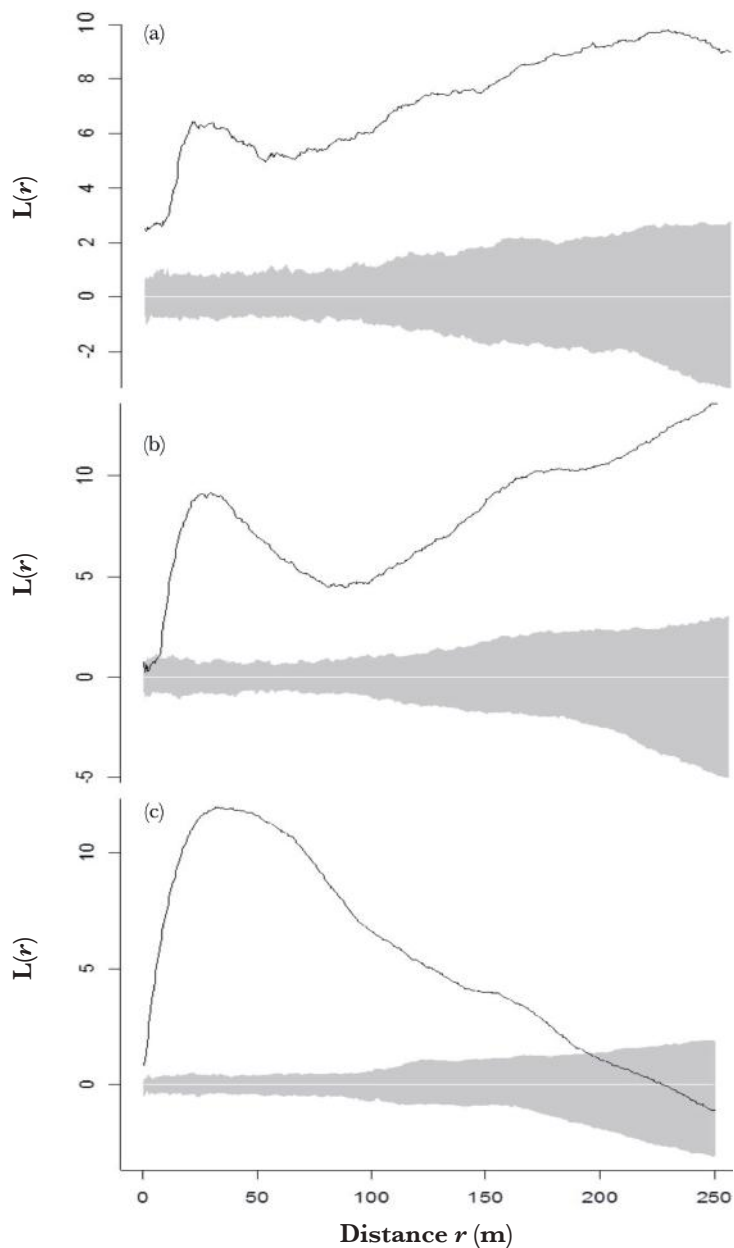


Figure 2. Fonctions $L(r)$ de Besag (1977) de la structure spatiale des espèces ligneuses étudiées au sein de la parcelle d'étude (25 ha) dans la réserve forestière de Yoko en République démocratique du Congo : (a) *G. dewevrei*; (b) *S. zenkeri*; et (c) *U. guineensis*. La zone grisée représente l'intervalle de confiance avec un risque d'erreur $\alpha = 1\%$ sous l'hypothèse nulle de répartition aléatoire du semis. $L(r)$ = fonction du nombre moyen de voisins de même type à une distance inférieure ou égale au rayon r défini autour d'un point quelconque du semis; r = rayon du cercle de comptage du nombre de voisin autour d'un individu quelconque.

4. Discussion

4.1. Prédominance des Fabaceae et mode de dispersion

La famille des Fabaceae a prédominé sur toutes les familles composant la flore ligneuse de la parcelle d'étude aussi bien en termes d'espèces que de genre ou de nombre total d'individus. Plusieurs travaux d'inventaire réalisés sur terre ferme dans la partie sud de cette forêt ont donné des résultats similaires (Picard & Gourlet-Fleury, 2008; Lomba, 2011). Ils ont en plus fait remarquer que la majorité des espèces qui dominent cette famille sont des légumineuses appartenant à la sous-famille des Caesalpinioideae. Cette prédominance des Fabaceae a également été signifiée dans d'autres études en forêts tropicales (Nebel et al., 2001; Doucet, 2003; Benvenuti-Ferreira & Coelho, 2009; Jayakumar et al., 2009; Masharabu, 2011; Gillet, 2013).

S'agissant du type de diaspores, une nette domination des sarcochores (> 70%) a été remarquée. Ceci montre par ailleurs le rôle primordial de la zoochorie sur la distribution des espèces dans les régions tropicales (Howe & Smallwood, 1982; Sabatier, 1983; Charles-Dominique, 2003; Doucet, 2003). La prépondérance des sarcochores sur d'autres types de diaspores avait déjà été confirmée par d'autres études dans la Cuvette centrale congolaise : Sonké (1998) dans la forêt de Dja au Cameroun, Yongo & de Foucault (2001) dans la forêt de Ngotto en République centrafricaine, Doucet (2003) dans les forêts de la région du Lopé au centre du Gabon, Senterre (2005) dans la réserve de Ndoté en Guinée équatoriale et la forêt de Dja au Cameroun, Gillet (2013) dans la région forestière de l'intervalle de la rivière Sangha en République démocratique du Congo.

4.2. Structure agrégée : configuration spatiale prépondérante en forêts tropicales

L'analyse multi-échelles a révélé dans l'ensemble une prédominance de la structure agrégée pour les espèces les plus abondantes de la réserve forestière de Yangambi. Pour chaque espèce étudiée, l'agrégation a varié de façon particulière et cela, suivant différentes distances d'analyse dans la parcelle d'étude. Cette prépondérance de la structure agrégée a été signalée dans la majorité des études de forêts tropicales (Kikdvize et al., 2005; Liu et al., 2013).

La majorité d'espèces structurant la forêt étudiée sont des Fabaceae autochres (*S. zenkeri* et *G. dewevrei*) de la sous-famille des Caesalpinioideae. Cette famille est reconnue comme étant caractérisée par des espèces ayant un comportement grégaire (Lebrun & Gilbert, 1954; Tchouto, 2004). Ces dernières ont un faible pouvoir de dissémination car leurs diaspores sont dispersées à de courtes distances et non loin des parents reproducteurs. La dissémination à faible distance provoque une concentration des graines aux abords des houppiers avec un potentiel de germination élevé (Jesel, 2005). Cette caractéristique renforce d'autant plus le phénomène d'agrégation des individus (Traissac, 2003). Pour ces deux espèces, l'agrégation doit de toute évidence être considérée comme un processus d'origine endogène, c'est-à-dire typiquement de dissémination groupée au pied de l'arbre mère (Gillet, 2013). La dispersion limitée est de ce fait considérée comme le principal facteur endogène induisant la structuration

spatiale des espèces en forêts tropicales (Collinet, 1997; Takahashi et al., 2003; Seidler & Plotkin, 2006; Muller-Landau et al., 2008). Pour Forget et al. (1999), le modèle de dispersion agrégée apparaît être une stratégie fréquente de régénération des espèces en forêts tropicales.

Contrairement aux deux Fabaceae autochores, *U. guineensis* est une Euphorbiaceae sarcochore dont les diaspores sont disséminées par les animaux (oiseaux, singes, gorilles, éléphants) (Lemmens et al., 2012). S'il ne faut considérer que le mode de dispersion de cette espèce, on s'attendrait à une structure aléatoire. Cependant, l'espèce a montré une agrégation significative à de faibles distances dans le domaine d'étude. Cela implique que le processus d'origine endogène est insuffisant pour expliquer la structure spatiale de l'espèce. L'installation de ses graines dans un tel contexte serait probablement facilitée par d'autres facteurs, apparemment exogènes. L'hypothèse que l'on pourrait avancer dans ce cas est celle d'une structure spatiale agrégée influencée par l'hétérogénéité du milieu d'étude. Les conditions de l'habitat, notamment édaphiques (les éléments nutritifs, le drainage et la texture du sol, la toposéquence, etc.), et les perturbations anthropiques ou naturelles (Sanchez et al., 2009) joueraient un rôle sur l'apparition de ces structures (Harms et al., 2001). Bien que nous n'ayons pas réalisé les analyses du sol, les effets des propriétés physico-chimiques du sol et de la topographie du milieu sont reconnus pour leur rôle clé dans la structuration spatiale des espèces en forêts tropicales (Swaine, 1996; Sollins, 1998; Valencia et al., 2004; Gunatilleke et al., 2006; John et al., 2007; Peh et al., 2011; Vleminckx et al., 2015).

Outre la dispersion limitée des espèces et l'hétérogénéité du milieu, d'autres chercheurs (Doucet, 2003; Selosse et al., 2006; McGuire, 2007) ont révélé l'importance des ectomycorhizes sur les racines des arbres pour expliquer l'agrégation de certaines espèces dans les sols pauvres et acides de forêts tropicales (Gartlan et al., 1986; Newbery et al., 1986; Doucet, 2003). En effet, en colonisant les sols, ces champignons interviennent dans le processus d'alimentation minérale grâce à leur association symbiotique avec les racines de plantes vasculaires. Cette particularité plus liée aux Caesalpinioideae, dont *G. dewevrei* et *S. zenkeri*, avait également été démontrée chez certaines Euphorbiaceae dont *U. guineensis* (Khasa et al., 1990 cité par Doucet, 2003; Lemmens et al., 2012). Gartlan et al. (1986), par exemple, ont démontré que de faibles concentrations en phosphore étaient fortement associées aux espèces de la sous-famille des Caesalpinioideae et qu'en symbiose avec des ectomycorhizes, ces dernières leur facilitaient l'accès aux nutriments.

Il faudrait de même signaler ici le phénomène dit de *masting* ou encore *mast fruiting* qui consiste en une importante fructification synchrone par une population d'une espèce donnée, et se produit à des intervalles supérieurs à un an (Henkel et al., 2005; Peh et al., 2011). Ce mécanisme supra-annuel donne lieu à une énorme quantité des graines, caractéristique de nombreuses espèces qui atteignent la monodominance en forêts tropicales (Torti et al., 2001). Les espèces des forêts tropicales africaines à floraison de type *masting* sont généralement associées à des ectomycorhizes, et appartiennent à la famille Caesalpinioideae. Elles mettent en place de grandes cohortes de semis (Djuikou et al., 2014). *Gilbertiodendron dewevrei* est un exemple typique de ce

phénomène, et illustratif de sa monodominance observée dans les forêts d'Ituri à l'est de la République démocratique du Congo (Torti et al., 2001 ; Makana et al., 2011).

Par ailleurs, il est important de relever le facteur lié aux perturbations qui pourrait aussi influencer sur la structure spatiale des espèces. En effet, il a été démontré que les configurations actuelles des forêts tropicales pourraient être le reflet d'anciennes perturbations d'origine naturelle (changements climatiques) ou anthropique (Gillet, 2013). Selon Maley (2003), l'aspect en mosaïque de nombreuses forêts actuelles en Afrique centrale, caractérisées par un mélange ou une juxtaposition de groupements d'espèces de type sempervirent et de type semi-caducifolié est probablement une conséquence à long terme des perturbations qui ont affecté le domaine forestier au cours des trois derniers millénaires, particulièrement une perturbation majeure qui a culminé vers 2500 cal yr BP. Cet aspect, longtemps négligé, devra s'adjoindre aux facteurs étayés ci-dessus pour interpréter les structures spatiales des espèces de forêts tropicales d'Afrique centrale.

4.3. Agrégation des espèces comme un indice d'hétérogénéité spatiale

À la lumière des résultats, il apparaît que les agrégats formés par des individus d'espèces sont de tailles différentes et, donc, présentent des densités différentes en termes de nombre d'individus. Cela se traduit par des allures différentes que montrent les courbes en dehors de la zone de confiance. La densité en agrégats dépendrait du type d'habitat où l'espèce est installée. Le pic d'agrégation correspond à la valeur maximale atteinte par la courbe, et suppose l'existence dans le domaine d'étude d'un noyau de forte densité en individus (Pélissier, 1995). La fonction $L(r)$ étant élevée aux petites distances, elle suppose la tendance à former des amas. La sinuosité de la courbe au-dessus de l'intervalle de confiance illustre la coexistence d'agrégats à forte et faible densités en individus dans le domaine d'étude. Cette situation suppose que des agrégats formés par les peuplements sont de tailles différentes dans la parcelle d'étude. Lorsqu'aux grandes distances d'analyse les courbes ne reviennent pas dans la zone de confiance, la fonction $L(r)$ traduit une hétérogénéité de la structure : les agrégats formés par l'espèce sont répartis de manière hétérogène. Sur le terrain, cette hétérogénéité pourrait s'exprimer par la différence en densités d'individus observées d'un bout à l'autre de la parcelle d'étude. En certains endroits de la parcelle, les agrégats sont denses, constitués d'un nombre élevé d'individus et dans d'autres endroits, les agrégats sont formés par un faible nombre d'individus. Selon Goreaud (2000), des valeurs significativement positives de la fonction de Ripley aux grandes distances, ou encore des différences de densité locale, constituent un indicateur de l'hétérogénéité de structure dans le milieu d'étude.

5. Conclusions

La fonction transformée de Ripley, $L(r)$ de Besag (1977), calculée à partir de la fonction de Ripley $K(r)$ a permis de décrire et de quantifier, simultanément à plusieurs échelles, la structure spatiale de peuplements forestiers, de préciser l'interprétation en termes de

structure agrégée, aléatoire et/ou régulière, puis de relier les résultats aux connaissances écologiques des espèces. L'analyse multiscalaire a révélé une prédominance de la structure agrégée pour les trois espèces dans le domaine d'étude. La fonction transformée de Ripley, couplée à l'écologie des espèces étudiées, a permis d'interpréter les structures observées à différentes distances d'analyse. Elle a en outre permis d'estimer la taille des agrégats et de détecter l'hétérogénéité de la structure à l'échelle de la zone d'étude. Le mode de dispersion des espèces, seul, apparaît cependant insuffisant pour expliquer cette hétérogénéité. D'autres facteurs seraient vraisemblablement impliqués dans les structures observées, comme la position des semis par rapport à la toposéquence de la zone d'étude, les propriétés physico-chimiques du sol, les ectomychorhizes, le *masting*, ainsi que les perturbations anthropiques ou naturelles. La structure spatiale des espèces étant la résultante de facteurs biotiques et abiotiques, d'autres études s'avèrent nécessaires pour identifier les facteurs potentiellement explicatifs de l'agrégation des espèces dans la forêt hétérogène de Yoko.

Bibliographie

- Aubréville A., 1957. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. *Bois For. Trop.*, **51**, 23-27.
- Benvenuti-Ferreira G. & Coelho G.C., 2009. Floristics and structure of the tree component in a seasonal forest remnant, Chiapetta, Rio grande do Sul state, Brazil. *R. Bras. Bioci.*, **7**, 344-353.
- Besag J., 1977. Contribution to the discussion of Dr Ripley's paper. *J. Royal Stat. Soc. B*, **39**, 193-195.
- Boyemba B.F., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Chao W.C. et al., 2007. Distribution patterns of tree species in the Lanjenchi lowland rain forest. *Taiwania*, **52**, 343-351.
- Charles-Dominique P., 2003. Le rôle de la faune sur la régénération forestière naturelle. *Rev. For. Fr. : Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, (Numéro spécial 2003), 195-205.
- Clark J.P. & Evans F.C., 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, **35**, 445-453.
- Collinet F., 1997. *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale. Forêt de Paracou, Guyane*. Thèse de Doctorat : Université Claude Bernard, Lyon, France.
- Condit R. et al., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414-1418.
- Connell J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Den Boer P.J. & Gradwell G. (eds). *Dynamics of populations*. Wageningen, The Netherlands: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- Couteron P. et al., 2003. Drawing ecological insights from management-oriented forest inventory in French Guiana. *For. Ecol. Manag.*, **172**, 89-108.
- Dansereau P. & Lens K., 1957. *The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance*. Canada : Institut Botanique de l'Université de Montréal.
- Diggle P.J., 1983. *Statistical analysis of spatial point patterns*. London: Academic Press.

- Djuikouo M.K. et al., 2014. Stand structure and species co-occurrence in mixed and mono-dominant Central African tropical forests. *J. Trop. Ecol.*, **30**, 447-455.
- Doucet J.L., 2003. *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thèse de doctorat : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique.
- Forget P.M., Mercier F. & Collinet F., 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, **15**, 301-313.
- Freeman E.A. & Ford E.D., 2002. Effects of data quality on analysis of ecological pattern using the K(d) statistical function. *Ecology*, **83**, 35-46.
- Frontier S. et al., 2008. *Écosystèmes, structures, fonctionnement, évolution*. 4^e édition. Paris : Dunod.
- Gartlan J.S., Newbery D.M., Thomas D.W. & Waterman P.G., 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun. *Vegetatio*, **65**, 131-148.
- 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, Belgique.
- Goreaud F., 2000. *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes*. Thèse de doctorat : ENGREF, Nancy, France.
- Goreaud F. & Pélissier R., 2003. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: population independence vs random labeling hypotheses. *J. Veg. Sci.*, **14**, 681-692.
- Gunatilleke C.V.S. et al., 2006. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *J. Trop. Ecol.*, **22**, 371-384.
- Harms K.E., Condit R., Hubbell S.P. & Foster R.B., 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *J. Ecol.*, **89**, 947-959.
- He & Duncan, 2000. Density-dependent effect on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *J. Ecol.*, **88**(4), 676-688.
- Henkel T.W., Mayor J.R. & Woolley L.P., 2005. Mast fruiting and seedling survival of the ectomycorrhizal, monodominant *Dicymbe corymbosa* (Caesalpiniaceae) in Guyana. *New Phytol.*, **167**, 543-556.
- Howe H.F. & Smallwood J.H., 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. System.*, **13**, 201-228.
- Hu X.S., He F. & Hubbell S.P., 2006. Neutral theory in macro-ecology and population genetics. *Oikos*, **113**, 548-556.
- Hubbell S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Oxford, United Kingdom: Princeton University Press.
- Illian J., Penttinen A., Stoyan H. & Stoyan D., 2008. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Chichester, United Kingdom: Wiley.
- Janzen D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, **104**, 501-528.
- Jayakumar S., Ramachandran A. & Heo J., 2009. Comparison of floristic diversity of evergreen forest inferred from different sampling approaches in the Eastern Ghats of Tamil Nadu, India. *Science*, **96**, 575-581.
- Jesel S., 2005. *Écologie et dynamique de la régénération de Dicorynia guineensis (Caesalpiniaceae) dans la forêt guyanaise*. Thèse de Doctorat : INRA-Paris-Grignon, France.

- John R. et al., 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **104**, 864-869.
- Kikvidze Z. et al., 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. *Ecology*, **86**, 1395-1400.
- Kumba S. et al., 2013. Structure spatiale de trois espèces les plus abondantes dans la Réserve Forestière de la Yoko, Ubundu, R.D. Congo. *Tropicultura*, **31**, 53-61.
- Landcaster J. & Downes B.J., 2004. Spatial point pattern analysis of available and exploited resources. *Ecography*, **27**, 94-102.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC*, série Sc. n° 63, Paris, France.
- Lemmens R.H.M.J., Louppe A. & Oteng-Amoako A.A., 2012. *Ressources végétales de l'Afrique tropicale*. Wageningen, Pays-Bas : Fondation PROTA/CTA.
- Liu J. et al., 2013. Exogenous and endogenous determinants of spatial aggregation patterns in Tibetan Plateau meadow vegetation. *J. Plant Ecol.*, **6**, 277-285.
- Lomba B.C., 2011. *Systèmes 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, République démocratique du Congo.
- Lomba B.L & Ndjele Mianda-Bungi L., 1998. Utilisation de la méthode de transect en vue de l'étude de la phytodiversité dans la Réserve de Yoko (Ubundu, R.D. Congo). *Ann. Fac. Sci.*, **11**, 35-46.
- Makana J.R. et al., 2011. Demography and biomass change in monodominant and mixed old-growth forest of the Congo. *J. Trop. Ecol.*, **27**, 447-461.
- Maley J., 2003. Synthèse sur l'histoire de la végétation et du climat en Afrique centrale au cours du Quaternaire récent. In : Froment A. & Guffroy J. (éds). *Peuplements anciens et actuels des forêts tropicales*. Paris : IRD.
- Magurran A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Science.
- Masharabu T., 2011. *Flore et végétation du Parc national de la Rwuburu au Burundi : diversité, structure et implications pour la conservation*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- McGuire K.L., 2007. Common ectomycorrhizal networks may maintain monodominance in a tropical rain forest. *Ecology*, **88**, 567-574.
- McIntire E.J.B. & Fajardo A., 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, **90**, 46-56.
- Motz K., Sterba H. & Pommerening A., 2010. Sampling measures of tree diversity. *For. Ecol. Manag.*, **260**, 1985-1996.
- Muller-Landau H.C. et al., 2008. Variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *J. Ecol.*, **96**, 653-667.
- Nathan R. & Muller-Landau H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.*, **15**, 278-284.
- Nebel G. et al., 2001. Structure and floristic composition of flood plain forests in the Peruvian Amazon: I. Overstorey. *For. Ecol. Manag.*, **150**, 27-57.
- Newbery D.M., Gartlan J.S., Mickey D.B. & Waterman P.G., 1986. The influence of the drainage and soil phosphorus on the vegetation of Douala-Edea Forest Reserve, Cameroon. *Vegetatio*, **65**, 149-162.
- Ngo Bieng M.A., Ginisty C., Goreaud F. & Perot T., 2006. First typology of Oak and Scots pine mixed stands in the Orléans forest (France), based on the canopy spatial structure. *J. Forestry Sci.*, **36**, 325-346.

- Nshimba S.M. et al., 2008. Étude de la distribution spatiale de deux espèces dominantes dans la forêt périodiquement inondée de l'île Mbiye à Kisangani, R.D. Congo. *Ann. Fac. Sci. Univ. Kis.*, **13**, 23-30.
- Peh K.S.H. et al., 2011. Soil does not explain monodominance in a Central African tropical forest. *PLoS ONE*, **6**, e16996. doi:10.1371/journal.pone.0016996.
- Pélissier R., 1995. *Relations entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente (Forêt d'Uppangala-Ghâts occidentaux de l'Inde)*. Thèse de doctorat : Université Claude Bernard, Lyon, France.
- Picard N., 1999. *Passage d'un modèle individuel à un modèle de distribution de la dynamique forestière. Application à une forêt dense tropicale humide de Guyane française*. Thèse de Doctorat : École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy, France.
- Picard N. & Bar-Hen A., 2002. La corrélation spatiale entre la surface terrière des arbres et leur accroissement est-elle un bon indicateur de la compétition ? *Ann. Sci. For.*, **59**, 41-51.
- Picard N. & Gourlet-Fleury S., 2008. *Manuel de référence pour l'installation de dispositifs permanents en forêt de production dans le bassin du Congo*. Yaoundé, Cameroun : Commission des Forêts d'Afrique centrale.
- Pielou E.C., 1960. A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations. *J. Ecol.*, **48**, 575-584.
- Plotkin J.B., Chave J.M. & Ashton P.S., 2002. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *Am. Nat.*, **160**, 629-644.
- Ripley B.D., 1977. Spectral analysis and the analysis of pattern in plant communities. *J. Ecol.*, **66**, 965-981.
- Ripley B.D., 1981. *Spatial statistics*. New York, NY, USA: Wiley J. & Sons.
- Sabatier D., 1983. *Fructification et dissémination en forêt Guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de Doctorat : Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Sanchez M., Moore M.M., Bakker J.D. & Parysow P.F., 2009. 108 years of change in spatial pattern following selective harvest of a *Pinus ponderosa* stand in northern Arizona, USA. *J. Veg. Sci.*, **20**, 1-12.
- Seidler T.G. & Plotkin J., 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, **4**, 2132-2137.
- Selosse M.A., Richard F., He X. & Simard S.W., 2006. Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses ? *Trends Ecol. Evol.*, **21**, 621-628.
- Senterre B., 2005. *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts d'Afrique tropicale*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Sollins P., 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, **79**, 23-39.
- Sonké B., 1998. *Études floristiques et structurales des forêts de la Réserve de Faune du Dja (Cameroun)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Stoyan D. & Penttinen A., 2000. Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Stat. Sci.*, **15**, 61-78.
- Swaine M.D., 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.*, **84**, 419-428.
- Szmyt J., 2014. Spatial statistics in ecological analysis: from indices to functions. *Silva Fenn.*, **48**, 1-31.
- Takahashi K. et al., 2003. Stand structure and dynamics during a 16-year period in a sub-boreal conifer-hardwood mixed forest, northern Japan. *For. Ecol. Manag.*, **174**(1-3), 39-50.

- Tchouto M.G.P., 2004. Plant diversity in a Central African rain forest: implication for biodiversity conservation in Cameroon. Ph.D. thesis: Wageningen University, The Netherlands.
- Torti S.D., Coley P.D. & Kursar T.A., 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *Am. Nat.*, **157**, 141-153.
- Traissac M.S., 2003. *Dynamique spatiale de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université Claude Bernard, Lyon, France.
- Valencia R. et al., 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *J. Ecol.*, **92**, 214-229.
- Vleminckx J. et al., 2015. Impact of finescale edaphic heterogeneity on tree species assembly in a Central African rainforest. *J. Veg. Sci.*, **26**, 134-144.
- Wiegand T., Martinez I. & Huth A., 2009. Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *Am. Nat.*, **174**, 106-140.
- Wills C. et al., 2006. Non-random processes maintain diversity in tropical forests. *Science*, **311**, 527-531.
- Yongo O. & de Foucault B., 2001. Analyse phytogéographique de la forêt de Ngotto (République centrafricaine). *Syst. Geogr. Plants*, **71**, 847-857.

Chapitre 17

Structure et diversité floristique des forêts de Kandangba

Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE, Joseph OMATOKO MUTANGALA, Jean-Léon KAMBALE
& Éric WASINGYA KATEMBO

Le faciès forestier de la partie nord-est de la République démocratique du Congo présente une structure et une diversité floristique très hétérogènes dans sa composition spécifique. La présente étude menée sur la végétation des strates arborescentes de Kandangba a pour objectif d'analyser la structure et la diversité floristique des forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard et des forêts mixtes. Les données ont été collectées dans les sous-unités d'échantillonnage au sein de 12 relevés d'un hectare chacun où tous les arbres et arbustes à DHP ≥ 10 cm ont été pris en compte. Les paramètres de structure et de diversité floristique ont été analysés afin de comparer les deux types forestiers et d'approfondir nos connaissances et notre compréhension à propos de leur écologie. Il a été constaté que ces forêts ont présenté une identité de densité, de surface terrière et dans la répartition des individus entre les classes de diamètre. Il a, par contre, été constaté que ces forêts ont présenté une disparité dans la diversité floristique.

Structure and floristic diversity of the Kandangba forests

The forest facies of the north-eastern part of the Democratic Republic of the Congo has a very heterogeneous structure and floristic diversity with regard to its specific composition. The present study on the arborescent layers of the vegetation of Kandangba aims to analyse the structure and floristic diversity of *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard monodominant and mixed forests. Data were collected in 12 plots of 1 ha each where all trees with DBH ≥ 10 cm were taken into account. The parameters of structure and floristic diversity were analysed to compare the two forest types and to deepen our knowledge and understanding of their ecology. These forests were found to have an identity with regard to their density, basal area and the distribution of the individuals between the considered diameter classes. On the other hand, it was found that these forests exhibited a disparity in terms of floristic diversity.

1. Introduction

L'aménagement et la gestion des forêts tropicales humides, généralement rendus complexes, sont liés à la méconnaissance de leur contenu et à une maîtrise insuffisante

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

des divers mécanismes écologiques s'établissant entre les espèces et leur environnement (Sonké, 1998; Blanc et al., 2003). Cependant, la connaissance de la valeur économique actuelle et de ses potentialités s'impose en vue de préserver celles-ci et d'en assurer l'utilisation rationnelle (Nshimba, 2005). D'où l'importance de la recherche associant la conservation de la diversité biologique au développement durable du pays. La cohabitation entre les forêts hétérogènes et les peuplements monodominants à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard permet d'aborder les différents aspects de la monodominance (Hart, 1985; Makana, 1999; Vande Weghe, 2004; Kouob, 2009; Peh, 2009; Peh et al., 2014; Lisingo, 2016). Par ailleurs, ces peuplements apparaissent comme la phase ultime de l'évolution forestière qui leur confère un caractère climacique (Lebrun & Gilbert, 1954; Barbier et al., 2017). Ils s'établissent sur des sites à l'édaphologie caractéristique, présentant une certaine individualité liée aux conditions environnementales en termes de structure et de diversité (Gérard, 1960; Kouob, 2009; Peh et al., 2014). Ils forment des entités distinctes au sein de forêts mixtes (Gérard, 1960; Peh, 2009).

S'il est admis que cette tendance de compression se confirme au niveau du maillon régénératif de ces peuplements (Katembo, 2013), les questions que l'on se pose sont les suivantes : i) existe-t-il une similitude des paramètres structuraux entre les forêts monodominantes à *G. dewevrei* et les forêts mixtes ?; et ii) les deux types forestiers constituent-ils une même communauté ? En vue d'apporter une contribution à ces impératifs de recherche sur les forêts tropicales, la présente étude a été initiée dans les forêts de Kandangba afin d'analyser la structure et la diversité floristique des forêts monodominantes à *G. dewevrei* et les forêts mixtes.

2. Matériel et méthodes

2.1. Milieu d'étude

Cette étude s'est déroulée à Kandangba (0°36'N, 25°23'E), au nord-est de la République démocratique du Congo, dans la province de la Tshopo, à 35 km de la ville de Kisangani. Kandangba et Kisangani partagent un même domaine climatique du type Af de Köppen où les températures moyennes mensuelles oscillent autour de 23,5 °C à 25,3 °C et où les précipitations sont abondantes (1 728,4 mm par an; Upoki, 2001 cité par Nshimba, 2008). Les principales formations végétales, établies sur terre ferme et sol hydromorphe, observées à Kandangba sont les jachères (champs abandonnés des villageois), les formations secondaires vieilles et les forêts matures. Rappelons en outre, que ces formations contiennent une faune importante et diversifiée.

2.2. Collecte des données

Les sites d'échantillonnage ont été choisis après une prospection de terrain. La méthodologie utilisée a été construite sur des relevés relativement homogènes, de 1 ha chacun, placés dans des groupements de forêts monodominantes à *G. dewevrei* et mixtes. Chaque relevé a fait l'objet d'un inventaire, d'une dendrométrie et d'une identification de tous les individus à $DHP \geq 10$ cm.

2.3. Analyse des données

Les données d'inventaire et de dendrométrie ont permis d'analyser la structure des forêts à l'étude à travers une série de concepts traditionnellement appliqués en écologie végétale, comme la densité, la surface terrière, l'indice des valeurs d'importance, la distribution des individus par classes de diamètre, etc. Après l'identification des familles, genres et espèces, une analyse classique de la diversité taxonomique a été effectuée en appliquant une série d'indices, à savoir l'indice de Simpson, l'indice de Shannon, l'indice de Pielou ou encore l'indice de Fisher alpha. Les courbes de raréfaction ont été produites afin d'étudier l'évolution de la diversité spécifique en fonction des effectifs des ligneux. La comparaison des moyennes de structure et de diversité a été faite via le test t de Student. Il s'agit de techniques communément implémentées en botanique et en écologie végétale quantitative (Magurran, 2004).

3. Résultats

3.1. Structure du peuplement forestier

L'inventaire des arbres d'au moins 10 cm de DHP ayant couvert 12 ha, dont 6 dans les forêts mixtes et 6 dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei*, compte respectivement 1 955 arbres ($325,83 \pm 28,66$ arbres.ha⁻¹) et 1 910 arbres ($318,76 \pm 38,76$ arbres.ha⁻¹). Les surfaces terrières oscillent, en forêts mixtes, autour de $30,54 \pm 5,67$ m².ha⁻¹ alors qu'en forêts monodominantes à *G. dewevrei* elles oscillent autour de $32,67 \pm 2,49$ m².ha⁻¹ (Tableau 1). La comparaison des moyennes de densités ($t=0,36$) et de surfaces terrières ($t=-1,39$) des relevés installés dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei* et forêts mixtes n'illustre respectivement pas de différence significative ($p > 0,05$).

Tableau 1. Densités (arbres.ha⁻¹) et surfaces terrières (m².ha⁻¹) des relevés des forêts mixtes et monodominantes à *G. dewevrei* à Kandangba.

	Densité		Surface terrière	
	Mixte	Monodominante	Mixte	Monodominante
1	335	257	27,48	30,25
2	337	297	38,53	36,29
3	361	330	35,36	33,62
4	276	335	25,52	29,64
5	314	319	24,44	32,17
6	332	372	31,90	34,03
Moyenne	326	319	30,54	32,67

Dans le tableau 2, on remarque que l'espèce *G. dewevrei* vient en tête en termes d'indice des valeurs d'importance. Elle est suivie, dans les forêts mixtes, de *Diogoa zenkeri* (Engler) Exell & Men. et *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben alors que cette même espèce est suivie, dans les forêts monodominantes, de *Diospyros melocarpa* F.White et *Monodora angolensis* Welw.

Tableau 2. Les 10 espèces les plus importantes des forêts mixtes et monodominantes à *G. dewevrei* à Kandangba sur base de l'indice des valeurs d'importance (IVI).

Mixte		Monodominante	
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	58,52	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	113,59
<i>Diogoa zenkeri</i>	15,02	<i>Diospyros melocarpa</i>	13,87
<i>Petersianthus macrocarpus</i>	14,30	<i>Monodora angolensis</i>	11,54
<i>Pancovia harmsiana</i>	9,29	<i>Diogoa zenkeri</i>	7,25
<i>Cynometra</i> sp.	8,70	<i>Anonidium mannii</i>	6,57
<i>Greenwayodendron suaveolens</i>	6,46	<i>Garcinia smeathmannii</i>	4,39
<i>Musanga cecropioides</i>	5,92	<i>Staudtia gabonensis</i>	4,06
<i>Cynometra hankei</i>	5,78	<i>Drypetes</i> sp.	3,93
<i>Trilepisium madagascariensis</i>	5,56	<i>Anthonia fragrans</i>	3,73
<i>Anonidium mannii</i>	5,51	<i>Pycnanthus angolensis</i>	3,60
IVI des autres espèces	164,95	IVI des autres espèces	127,49

L'examen de distribution des densités par classe de diamètre nous fait constater une structure régulièrement décroissante ou en J inversé, typique des forêts naturelles (Tableau 3). Cet examen fait, en outre, constater que la distribution des individus entre les classes de diamètre n'est pas différente entre les deux types forestiers ciblés ($t=0,33$; $p>0,05$).

Tableau 3. Répartition des effectifs de ligneux (densité) en classes de diamètre des forêts mixtes et monodominantes à *G. dewevrei* à Kandangba.

Diamètre (cm)	Mixte	Monodominante
10-20	1 088	1 153
20-30	415	325
30-40	163	98
40-50	86	85
50-60	54	56
60-70	33	44
70-80	33	35
80-90	25	28
90-100	9	37
> 100	49	49

3.2. Diversité floristique et ses indices

La figure 1 illustre, à surfaces égales, une richesse spécifique plus élevée dans les forêts mixtes (163 espèces) que dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei* (115 espèces).

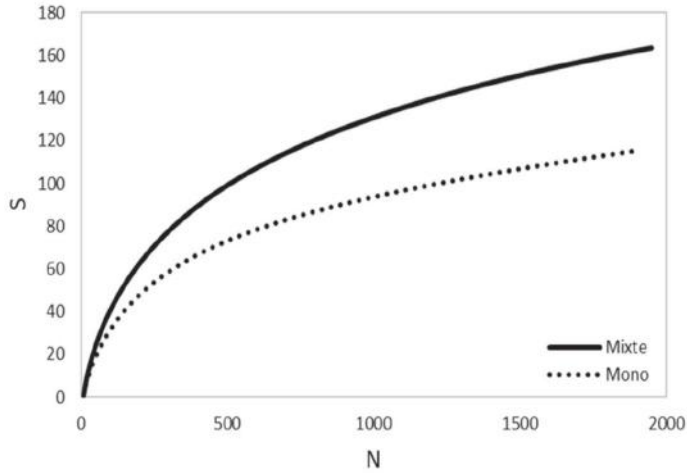


Figure 1. Courbes de raréfaction de la richesse spécifique (S) en fonction des effectifs des ligneux (N) des forêts mixtes et monodominantes à *G. dewevrei* à Kandangba.

L'analyse de la diversité des forêts de Kandangba (Tableau 4) révèle une diversité moyenne élevée et une bonne répartition des individus entre les espèces aussi bien dans les forêts mixtes que dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei*, avec des différences significatives entre les deux types de forêts.

Tableau 4. Diversité floristique des forêts mixtes et monodominantes à *G. dewevrei* à Kandangba. Comparaison par le moyen du test *t* de Student.

	Mixte	Monodominante	<i>p</i>
Richesse spécifique	65,82 ± 11,41	45,67 ± 9,54	< 0,05
Simpson	0,93 ± 0,01	0,85 ± 0,04	< 0,05
Shannon	3,39 ± 0,19	2,68 ± 0,25	< 0,01
Pielou	0,81 ± 0,02	0,70 ± 0,04	< 0,01
Fisher alpha	25,31 ± 6,78	14,73 ± 3,80	< 0,05

4. Discussion

4.1. Caractéristiques structurales

La densité et la surface terrière caractérisent la structure d'une forêt. Cette structure s'apprécie aussi par la distribution diamétrique des arbres. Une densité moyenne de 326 individus.ha⁻¹ dans les forêts mixtes a été observée, alors que dans les forêts monodominantes elle a été de 319 individus.ha⁻¹. Les résultats de densité s'inscrivent dans la fourchette définie par Richards (1996), qui avait constaté que la densité des individus de DHP ≥ 10 cm dans les forêts tropicales se situait entre 300 à 700 individus.ha⁻¹. Ils se rapprochent, en outre, des résultats d'études effectuées dans le domaine guinéo-congolais (Sonké, 1998 ; Makana, 1999 ; Doucet, 2003 ; Makana et al., 2004 ;

Nshimba, 2008; Peh, 2009; Kouob, 2009; Lisingo, 2016). Variant d'un relevé à un autre et d'un type forestier à un autre, cette réalité se rapproche de ce qu'avaient trouvé les auteurs (Hart, 1985; Sonké, 1998; Makana, 1999; Kouob, 2009; Peh, 2009; Peh et al., 2014; Lisingo, 2016) qui affirment que les forêts mixtes seraient plus denses que les forêts monodominantes à *G. dewevrei*. Ceci s'expliquerait par le fait que le premier type forestier est clairsemé et laisse passer une grande quantité de lumière, permettant à la plupart des espèces héliophiles de se développer. Les valeurs plus élevées de surfaces terrières observées dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei* se justifieraient par la stature imposante des individus de *G. dewevrei* atteignant de gros diamètres (Hart, 1985; Hart et al., 1989; Sonké, 1998; Makana, 1999; Torti et al., 2001; Makana et al., 2004; Kouob, 2009; Peh, 2009; Fonty, 2011; Sabongo, 2015).

Quant aux études relatives à la distribution diamétrique des arbres, Uhl & Murphy (1981), Condit et al. (1996), Condit et al. (1999), Sonké & Lejoly (1998) et Condit et al. (2002) ont abouti aux résultats selon lesquels les distributions des peuplements illustrent une allure commune, allure en J inversé. Cette allure traduirait une dynamique progressive (Hitimana et al., 2004) et la tolérance de la plupart des espèces à l'ombre. Elle s'illustre, en outre, par une décroissance de l'effectif des individus au fur et à mesure que l'on passe de la classe inférieure à la supérieure (Sonké & Lejoly, 1998). Ce qui semble être le cas pour nos résultats.

4.2. Variabilité floristique

Basés sur les indices de diversité et les courbes de raréfaction, les résultats indiquent des différences entre les forêts monodominantes à *G. dewevrei* et les forêts mixtes. Ces résultats ne s'éloignent pas de l'hypothèse (évidente) stipulant que la diversité locale est significativement plus faible dans les peuplements à *G. dewevrei* que dans les peuplements mixtes (Hart et al., 1989; Peh et al., 2014; Lisingo, 2016; Katembo et al., 2018). Des résultats similaires ont été trouvés par Villéger et al. (2008) et Kearsley et al. (2017). Cette différence s'expliquerait logiquement par une surreprésentation de l'espèce dominante qui influencerait négativement la diversité spécifique (Hart et al., 1989; Peh et al., 2014; Sabongo, 2015; Barbier et al., 2017).

5. Conclusions

Cette étude a permis d'acquérir des données qualitatives et quantitatives situant le faciès forestier de Kandangba par rapport aux autres faciès de la région inter-tropicale en général et, plus particulièrement, par rapport à ceux de la République démocratique du Congo. L'inventaire de cette région, jusque-là méconnue, nous a permis d'améliorer les connaissances de la cohabitation des forêts monodominantes à *G. dewevrei* avec les forêts mixtes.

Bibliographie

- Barbier N. et al., 2017. Pistes pour l'étude de la distribution des peuplements de *Gilbertiodendron dewevrei* comme signature des impacts climatiques ou anthropiques anciens. In : de Saulieu G., Elouga M. & Sonké B. (éds). *Pour une écologie historique en Afrique centrale*. Marseille, France; Yaoundé, Cameroun : IRD; AUF.
- Blanc L. et al., 2003. Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise. *Rev. For. Fr.*, **55** (spec.), 131-146.
- Condit R. et al., 1996. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: a comparison of three 50 ha plots. *J. Ecol.*, **84**, 549-562.
- Condit R. et al., 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50 ha plots. *Philos. Trans.*, Ser. B 354, 1739-1748.
- Condit R. et al., 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666-669.
- Doucet J., 2003. *L'alliance délicate de la gestion forestière et de la biodiversité dans les forêts du centre du Gabon*. Thèse de doctorat : Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux, Belgique.
- Fonty E., 2011. *Étude de l'écologie du Spirotropis longifolia D.C. Baill (Leguminosae-Papilionoideae). Espèce monodominante dans les forêts de Guyane Française*. Thèse de doctorat : Université Montpellier II, France.
- Gérard Ph., 1960. Étude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron dewevrei* dans la région de l'Uélé. *Publ. INEAC*, série scientifique n° 87, 159 p.
- Hart T.B., 1985. *The ecology of a single-species-dominant forest and a mixed forest in Zaïre, Africa*. Ph.D. thesis: Michigan State University, USA.
- Hart T.B. et al., 1989. Monodominant and species-rich forests forest composition over the last 4000 years in the Ituri basin, Zaïre. In: van der Maesen L.J.G. et al. (eds). *The Diversity of African Plants*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Hitimana J., Kiyiapi J.L. & Njunge J.T., 2004. Forest structure characteristics in disturbed and undisturbed sites of Mt. Elgon Moist Lower Montane Forest, Western Kenya. *For. Ecol. Manag.*, **194**, 269-291.
- Katembo W.E., 2013. Étude floristique et structurale des forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard sur sol périodiquement inondé et sur terre ferme à Uma (Province Orientale, R.D.C.). DEA : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Katembo W.E. et al., 2018. Organisation des populations de Limbali (*Gilbertiodendron dewevrei*) et leur dynamique de colonisation dans les forêts de la Cuvette centrale congolaise. *Rev. Sci. Tech. For. Environ. Bassin Congo*, **10**, 36-44.
- Kearsley E. et al., 2017. Functional community structure of African monodominant *Gilbertiodendron dewevrei* forest influenced by local environmental filtering. *Ecol. Evol.*, **7**(1), 295-304.
- Kouob 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, Belgique.
- Lebrun J. & Gilbert G., 1954. Une classification écologique des forêts du Congo. *Publ. INEAC*, Série SC., **63**, 89 p.
- Lisingo J., 2016. *Organisation spatiale de la diversité spécifique d'arbres en forêt tropicale dans le bassin nord-est de la Cuvette centrale congolaise*. Thèse de doctorat : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Magurran A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Science.

- 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*. Master: Oregon State University, USA.
- Makana J.R. et al., 2004. Ituri forest dynamics plot, Democratic Republic of Congo. In: Losos E. & Leigh E.G. (eds). *Tropical forest diversity and dynamism: findings from a large-scale plot network*. USA: The University of Chicago Press Books.
- Nshimba S.M., 2005. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts inondées de l'île Mbiye à Kisangani (R.D.C.)*. DES : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Nshimba S.M., 2008. *Étude floristique, écologique et phytosociologique des forêts de l'île Mbiye à Kisangani, R.D. Congo*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Peh K.S., 2009. *The relationship between species diversity and ecosystem function in low-and high-diversity tropical African forests*. Ph.D. thesis: School of Geography, United Kingdom.
- Peh K.S. et al., 2014. Mixed-forest species establishment in a monodominant forest in Central Africa: implications for tropical forest invasibility. *PLoS ONE*, **9**(5).
- Richards P.W., 1996. *The tropical rain forest*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press.
- Sabongo P., 2015. *Étude comparative de la structure et de la diversité des forêts à Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard des régions de Kisangani et de l'Ituri (R.D. Congo)*. Thèse de doctorat : UNIKIS, République démocratique du Congo.
- Sonké B., 1998. *Études floristiques et structurales des forêts de la Réserve de Faune du Dja (Cameroun)*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Sonké B. & Lejoly J., 1998. Biodiversity study in Dja Fauna Reserve (Cameroon): using the transect method. In: Huxley C.R., Lock J.M. & Cutler D.F. (eds). *Chorology, taxonomy and ecology of the floras of Africa and Madagascar*. Kew, United Kingdom: Royal Botanic Gardens.
- Torti S., Coley P. & Kursar T., 2001. Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *Am. Nat.*, **157**(2), 141-153.
- Uhl C. & Murphy P.G., 1981. Composition, structural and regeneration of a terra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Trop. Ecol.*, **22**(2), 219-237.
- Vande Weghe J.P., 2004. *Forêts d'Afrique centrale*. Tielt, Belgique : Lannoo SA.
- Villéger S., Mason N.W. & Mouillot D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**, 2290-2301.

Chapitre 18

Régénération naturelle dans les chablis des forêts matures du bassin du Congo : cas de la réserve de biosphère de Yangambi

Nicole SHALUFA, Éric WASINGYA KATEMBO, Célestin DANADU, Jean-Léon KAMBALE, Francine KIRONGOZI, Evelyne AFUA, Bijoux LITUKA (✉) & Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE

La présente étude vise à analyser le potentiel de régénération naturelle dans les chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi. Cette réserve se trouve au nord-est de la République démocratique du Congo. Elle est localisée dans la province de la Tshopo. Cent-vingt relevés de 8 m × 8 m chacun ont été réalisés. À l'issue de cette étude, 87 espèces appartenant à 81 genres et 39 familles ont été observées. Les familles des Fabaceae, Euphorbiaceae, Araceae et Malvaceae sont les plus abondantes, tant en genres qu'en espèces. La comparaison des valeurs de diversité (richesse spécifique et indice de Simpson) a illustré une variabilité au sein des chablis des forêts en étude. La taille des chablis ne constitue pas le seul facteur explicatif de la variabilité observée.

Natural regeneration in treefall gaps of mature forests in the Yangambi Biosphere Reserve

The present study aims to analyse the potential of natural regeneration in treefall gaps of mature forests in the Yangambi Biosphere Reserve. This Reserve is located in the north-eastern part of the Democratic Republic of the Congo in the Tshopo province. One hundred and twenty surveys of 8 m × 8 m each were realized. At the end of this study, 87 species belonging to 81 genera and 39 families were recorded. The Fabaceae, Euphorbiaceae, Araceae and Malvaceae families are the most abundant in both genera and species. The comparison of the diversity values (species richness and Simpson's index) illustrated a variability within the treefall gaps of the studied forests. This variability is not only explained by the size of the treefall gaps.

1. Introduction

Les patrons spatiaux de la régénération forestière dépendent de la structure verticale des espèces. Ces patterns sont issus de la dispersion, de la germination des graines et de la survie des semis en corrélation avec la distribution des pieds mères et de la variation des facteurs biophysiques des sites (Fajardo et al., 2006). Cette corrélation peut, à son tour, être affectée par les perturbations (Nathan & Muller-Landau, 2000).

Bogaert J. et al., 2020. *Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition*. Gembloux, Belgique : Presses Universitaires de Liège – Agronomie-Gembloux.

À des petites échelles, ces perturbations, en l'occurrence les chablis, déterminent des zones de régénération (Brokaw, 1987 ; Denslow, 1980). Par ailleurs, il a longtemps été rapporté que la taille et la configuration spatiale des chablis influent potentiellement sur la quantité et la composition floristique de la strate arbustive, en particulier pour les essences héliophiles (Gray & Spies, 1996 ; Fajardo & de Graaf, 2004). Cependant, dans les forêts établies sur sol hydromorphe, le pattern spatial de régénération peut ne pas être clairement associé aux ouvertures du couvert forestier, en particulier si l'établissement de nouveaux germinants est facilité par une hydromorphie permanente (Niering et al., 1963). Des auteurs comme Löffler (1989), Durrieu de Madron (1993) et Pascal (1995) ont, en outre, démontré que la mort des arbres (émergents, dominants et dominés) sur pieds donnaient la possibilité aux diaspores en dormance de pousser et aux espèces héliophiles et pionnières présentes dans la strate arbustive de prendre place.

Au-delà de l'effet de la structure des arbres (Choler et al., 2001), il a été rapporté par ter Steege et al. (2000) que l'hétérogénéité des habitats conditionnait la répartition des semis et des régénérations. Cette hétérogénéité traduisait, en outre, des différences comportementales fortes liées à l'expression des caractéristiques écophysologiques, morphologiques et démographiques de chaque espèce d'une part, et au développement de chaque individu d'autre part (Costa, 2004).

L'établissement des forêts matures sur terre ferme et sur sol hydromorphe offre l'opportunité d'analyser le potentiel de la régénération naturelle des espèces végétales dans les chablis de la réserve de biosphère de Yangambi. Ainsi, nous avons présumé que le potentiel de régénération naturelle de ces espèces pouvait différer d'un type forestier à un autre. Spécifiquement, la diversité des régénérants établis dans les chablis des forêts matures en étude diffère d'un type forestier à un autre. Traduite par la taille des arbres écroulés, nous présumons que la taille des chablis corrèle avec la diversité des relevés installés dans les chablis des forêts en étude.

2. Matériel et méthodes

2.1. Milieu d'étude

La réserve de biosphère de Yangambi (RBY, Figure 1) a été créée en 1939 par l'Ordonnance n° 121 Agri du 25 novembre 1939. Elle se trouve au nord-est de la République démocratique du Congo et est localisée dans la province de la Tshopo à l'ouest de la ville de Kisangani, à environ 100 km sur la rive droite du fleuve Congo (Ebuy, 2009). L'altitude oscille entre 400 m et 500 m (Kyale et al., 2019).

Elle a une superficie de 235 000 ha et se trouve dans la région guinéo-congolaise (Kombele, 2004). Dans son ensemble, la réserve jouit d'un climat équatorial du type Af de la classification de Köppen (Assumani, 2009 ; Ebuy, 2009). C'est un climat chaud et humide avec des moyennes mensuelles de précipitations et du nombre de jours de pluies de, respectivement, 1 837 mm et 180 jours. L'humidité atmosphérique est constamment élevée et montre les mêmes tendances que celles des précipitations.

La durée de la saison sèche ne dépasse pas deux mois. La moyenne maximale annuelle des températures est de 30,3°C, la minimale de 20°C et la moyenne optimale de 25,2°C; les trois gammes de températures restent presque constantes toute l'année, ne montrant que de très faibles amplitudes (Assumani, 2009). Cette réserve subit des pressions anthropiques dues à la présence de divers villages et campements répartis le long du fleuve Congo et le long des routes et à l'intérieur de ladite réserve (Kyale et al., 2019).

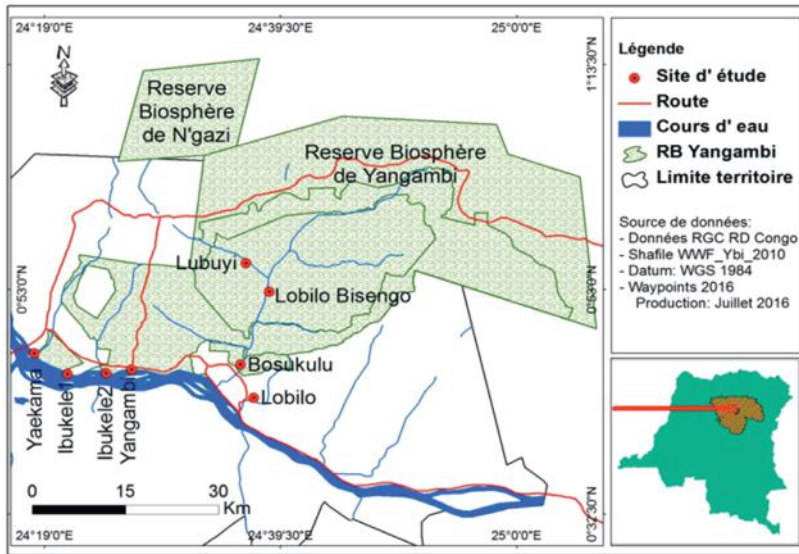


Figure 1. Localisation de la réserve de biosphère de Yangambi.

2.2. Collecte des données

Un total de 120 relevés de 8 m × 8 m chacun a été installé dans les chablis des forêts monodominantes à *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, de terre ferme, de sol hydromorphe et des forêts mixtes de terre ferme. Il convient de noter que tous les arbustes et herbes présents dans ces relevés ont été recensés. Une identification suivie d'une mensuration (circonférence à 1,30 m à partir du collet) des arbres ayant occasionné les chablis ont été faites. Les causes de leur chute ont, en outre, été mises en évidence.

2.3. Analyse de données

La composition floristique de la régénération a été estimée grâce à la courbe de raréfaction (Magurran, 2004). Cette dernière permet de représenter graphiquement l'évolution de la richesse spécifique d'une communauté en fonction du nombre d'individus inventoriés. L'individualisation des groupements végétaux a été faite par une analyse factorielle des correspondances. Il s'agit d'une méthode multivariée d'ordination non contrainte (unimodale) qui permet d'évaluer les similitudes entre les relevés et les espèces. Cette méthode permet de trouver la meilleure projection de cet espace

multidimensionnel dans un espace de dimensions réduites avec une distorsion spatiale minimale : le plan factoriel (Parmentier, 2004).

La richesse spécifique comparée a été obtenue grâce à la comparaison du nombre d'espèces retrouvées dans les relevés installés dans les chablis des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme, de sol hydromorphe et des forêts mixtes de terre ferme. Pour analyser la diversité, et en particulier l'équitabilité des communautés, l'indice de Simpson D_s a été calculé. Il se définit comme la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard dans le peuplement étudié appartiennent à la même espèce :

$$D_s = \sum_i p_i^2 \quad (1)$$

où $p_i = n_i/N$; avec n_i le nombre d'individus de l'espèce donnée et N le nombre total d'individus. Elle mesure la manière dont les individus se répartissent entre les espèces d'une communauté (Begon et al., 1987). L'analyse de la relation entre la taille du chablis et la diversité des relevés a été effectuée grâce à la corrélation entre le DHP de l'arbre ayant occasionné le chablis et la diversité des relevés.

Plusieurs logiciels ont été utilisés pour le traitement des données du présent travail. En effet, la diversité floristique (richesse spécifique et indice de Simpson) a été déterminée grâce aux logiciels PAST et BiodivR (Hammer et al., 2001). L'analyse des variances (ANOVA), le test t de Student et l'analyse factorielle des correspondances (AFC) ont été réalisés avec le logiciel R (R Development Core Team, 2005).

3. Résultats

Un total de 87 espèces réparties en 81 genres et 39 familles a été recensé dans les chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi. Spécifiquement, il a été constaté qu'un recensement de 53 espèces, de 51 espèces et de 49 espèces ont respectivement été trouvés dans les relevés installés dans les chablis établis des forêts mixtes de terre ferme, des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme et des forêts monodominantes à *G. dewevrei* établies sur sol hydromorphe (Figure 2).

Le traitement global de la matrice floristique des groupements végétaux et des espèces identifiées dans les relevés installés dans les chablis des forêts en étude a permis de séparer, à l'axe 1 (60,03%), les groupements végétaux établis sur terre ferme de celui établi sur sol hydromorphe. À l'axe 2 (39,97%), ce traitement a, cependant, permis de séparer les relevés des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de ceux de forêts mixtes (Figure 3).

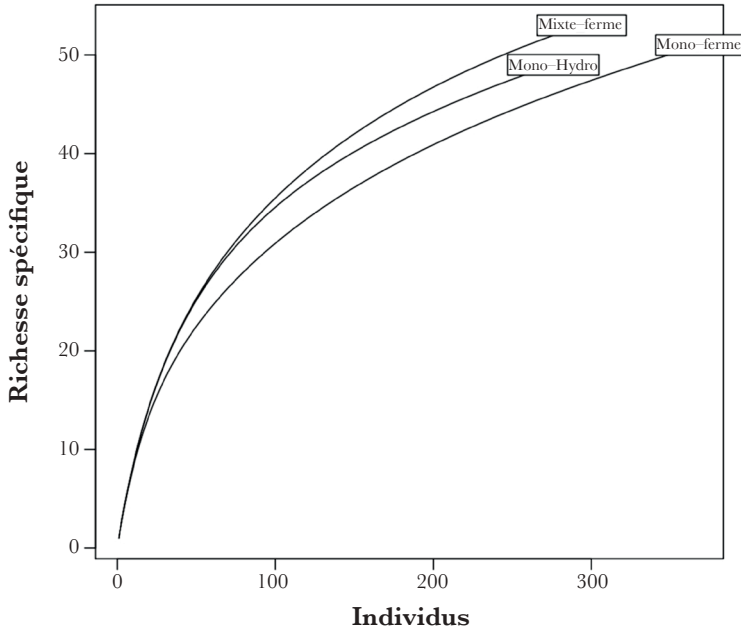


Figure 2. Courbes de raréfaction de la richesse spécifique en fonction des effectifs des individus inventoriés dans les relevés installés dans les chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi.

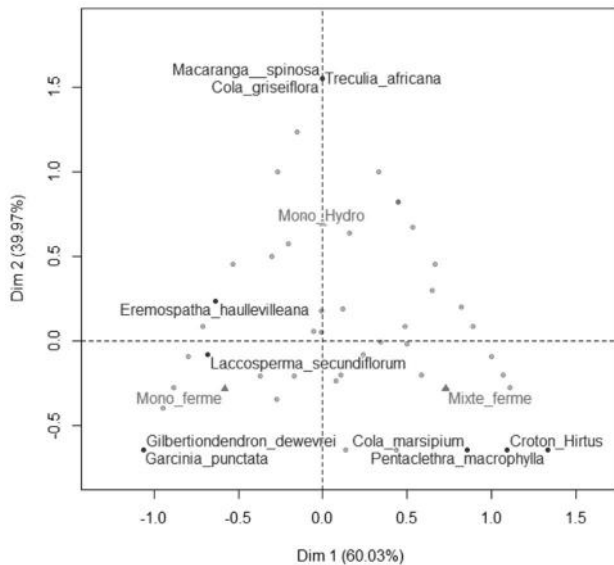


Figure 3. Ordination par l'analyse factorielle des correspondances des données floristiques globales inventoriées dans les relevés installés dans les chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi.

Il convient de signaler que les relevés installés dans les chablis des forêts monodominantes à *G. dewevrei* établies sur sol hydromorphe sont caractérisées par *Macaranga spinosa* Müll.Arg., *Treculia africana* Desc. et *Cola griseiflora* De Wild. alors que ceux des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme le sont par *G. dewevrei* et *Garcinia punctata* Oliv. Les chablis des forêts mixtes de terre ferme sont caractérisées par *Croton hirtus* L'Hérit., *Cola marsupium* K.Schum et *Pentaclethra macrophylla* Benth.

La lecture de la figure 4 montre que les moyennes des richesses spécifiques donnent respectivement $9,52 \pm 1,78$ espèces/relevé (forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme), $7,08 \pm 2,13$ espèces/relevé (forêts monodominantes à *G. dewevrei* de sol hydromorphe) et $7,70 \pm 1,49$ espèces/relevé (forêts mixtes de terre ferme). Les moyennes de leurs valeurs diffèrent d'un type forestier à un autre ($F = 19,59$; $p < 0,001$).

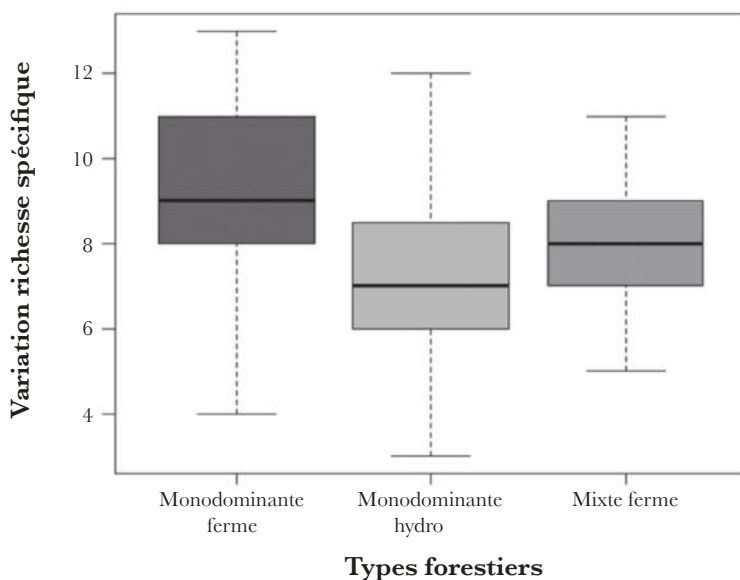


Figure 4. Dispersion des richesses spécifiques trouvées dans les relevés installés dans les chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi.

La valeur moyenne de l'indice de Simpson la plus élevée est signalée dans les chablis des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme est de l'ordre de 0,88. En forêts mixtes de terre ferme, elle équivaut respectivement à 0,86 alors qu'elle est, en forêts monodominantes à *G. dewevrei* de sol hydromorphe, de 0,83 (Figure 5). Signalons que ces valeurs diffèrent d'un type forestier à un autre ($F = 14,66$; $p < 0,001$).

La lecture du tableau 1 montre que quatre individus de l'espèce *Uapaca guineensis* Müll.Arg. sur 40 (soit 10%) s'étaient écroulés dans les forêts mixtes de terre ferme, alors que 14 individus de l'espèce *G. dewevrei* sur 40 (soit 35%) et six individus de l'espèce *Scorodophloeus zenkeri* Harms sur 40 (soit 15%) l'étaient respectivement dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme et celles de sol hydromorphe.

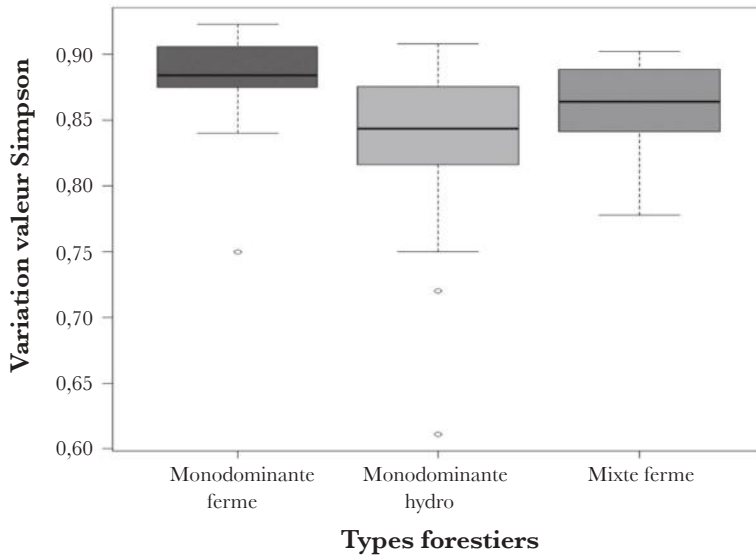


Figure 5. Dispersion des indices de diversité de Simpson de relevés installés dans les chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi.

Tableau 1. Abondance d'arbres écroulés. Réserve de biosphère de Yangambi.

Espèces d'arbres écroulés	Mixte ferme	%	Monodominante ferme	%	Monodominante sur sol hydromorphe	%
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	0	0,0	14	35,0	4	10,0
<i>Uapaca guineensis</i>	4	10,0	3	7,5	4	10,0
<i>Cynometra hankei</i>	0	0,0	3	7,5	2	5,0
<i>Staudtia camerounensis</i>	0	0,0	3	7,5	0	0,0
<i>Scorodophloeus zenkeri</i>	3	7,5	2	5,0	6	15,0
<i>Baikiaea insignis</i>	2	5,0	2	5,0	0	0,0
<i>Dialium pentandrum</i>	0	0,0	2	5,0	0	0,0
<i>Erythrophleum suaveolens</i>	0	0,0	2	5,0	1	2,5
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	0	0,0	2	5,0	0	0,0
<i>Ongokea gore</i>	2	5,0	1	2,5	0	0,0
<i>Chrysophyllum lacourtianum</i>	1	2,5	1	2,5	1	2,5
<i>Anonidium mannii</i>	0	0,0	1	2,5	5	12,5
<i>Pycnanthus angolensis</i>	0	0,0	1	2,5	3	7,5
<i>Syzygium congolense</i>	0	0,0	1	2,5	0	0,0
<i>Tessmannia africana</i>	0	0,0	1	2,5	1	2,5
<i>Trilepisium madagascariense</i>	0	0,0	1	2,5	0	0,0
<i>Chrysophyllum africanum</i>	3	7,5	0	0,0	1	2,5

../. Tableau 1. Suite.

Espèces d'arbres écroulés	Mixte ferme	%	Monodominante ferme	%	Monodominante sur sol hydromorphe	%
<i>Parkia filicoidea</i>	3	7,5	0	0,0	0	0,0
<i>Blighia welwitschii</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Combretum lokele</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Entandrofragma angolensis</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Guarea cedrata</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Milicia excelsa</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Millettia laurentii</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Polyalthia suaveolens</i>	2	5,0	0	0,0	1	2,5
<i>Ricinodendron heudelotii</i>	2	5,0	0	0,0	0	0,0
<i>Alstonia boonei</i>	1	2,5	0	0,0	2	5,0
<i>Canarium schweinfurthii</i>	1	2,5	0	0,0	0	0,0
<i>Cassia spectabilis</i>	1	2,5	0	0,0	0	0,0
<i>Pachyelasma tessmannii</i>	1	2,5	0	0,0	0	0,0
<i>Pachystela excelsa</i>	1	2,5	0	0,0	0	0,0
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	1	2,5	0	0,0	0	0,0
<i>Coelocaryon preussii</i>	0	0,0	0	0,0	1	2,5
<i>Cola griseiflora</i>	0	0,0	0	0,0	2	5,0
<i>Dialium corbisieri</i>	0	0,0	0	0,0	1	2,5
<i>Panda oleosa</i>	0	0,0	0	0,0	2	5,0
<i>Parinari excelsa</i>	0	0,0	0	0,0	1	2,5
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	0	0,0	0	0,0	1	2,5
<i>Symphonia globulifera</i>	0	0,0	0	0,0	1	2,5
Total	40	100,0	40	100,0	40	100,0

Malgré l'effectif élevé des arbres écroulés dans la classe de diamètres de 30 cm à 40 cm pour les forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme, il convient de signaler que la majorité de ces arbres se retrouvent entre 30 cm et 70 cm de DHP (Figure 6). Un constat se dégage où les chablis des forêts mixtes de terre ferme étaient causés par neuf arbres des classes diamétriques entre 70 cm et 110 cm de DHP.

Il ressort du tableau 2 qu'une très faible relation et non significative, voire négative dans certains cas (forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme et de sol hydromorphe), entre la taille des arbres écroulés (DHP) et la diversité des régénérants (indice de Simpson) a été remarquée. La faible relation suggère qu'il existe d'autres facteurs qui expliquent la variation de la diversité des relevés installés dans les chablis des forêts en étude (forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme, forêts mixtes de terre ferme et forêts monodominantes à *G. dewevrei* de sol hydromorphe).

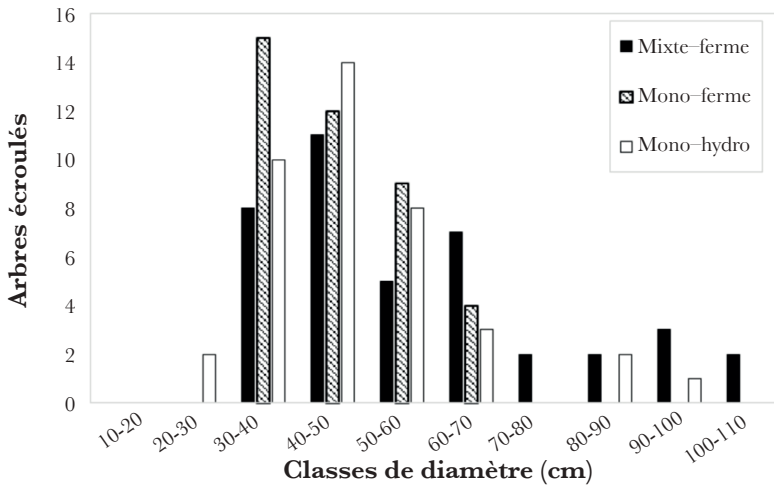


Figure 6. Structure diamétrique des arbres ayant occasionné des chablis dans les forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi.

Tableau 2. Relation entre la taille des arbres écroulés (DHP) et la diversité des régénérants (indice de Simpson). Réserve de biosphère de Yangambi.

Type forestier	Équation	R ²	p
Monodominante sur terre ferme	$y = -74,71x + 111,28$	0,02	> 0,05
Monodominante sur sol hydromorphe	$y = -19,08x + 64,28$	0,01	> 0,05
Mixte sur terre ferme	$y = 73,81x - 6,12$	0,01	> 0,05

4. Discussion

4.1. Mécanismes de la régénération naturelle

L'analyse du potentiel de régénération constitue un paramètre très important. Elle est à la base même de l'hypothèse sur laquelle repose la différence de diversité dans les chablis des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme, des forêts mixtes de terre ferme et dans les forêts monodominantes à *G. dewevrei* de sol hydromorphe. L'hypothèse formulée est que la diversité des régénérants établis dans les chablis des forêts matures en étude diffère d'un type forestier à un autre.

Selon les résultats de la présente étude, la diversité des espèces dans les chablis a différé d'un type forestier à un autre. Nos résultats montrent en suffisance que toutes les diaspores se trouvant dans les chablis des forêts en étude n'ont pas des chances égales de pousser. Ils rejoignent l'hypothèse selon laquelle les plantules sont soumises à des filtres de mortalité dus aux prédateurs, aux pathogènes (Janzen, 1970; Augspurger & Kelly, 1984) et aux conditions d'éclaircissement hétérogènes dans le sous-bois (Nicotra et al., 1999; Baraloto, 2001; Boyemba, 2011).

Ces présomptions ne s'éloignent pas du constat fait dans les chablis des forêts matures de la RBY où cette différence s'explique par une conquête de l'espace, une difficulté d'enracinement (épaisseur de la litière) et par l'inondation temporaire asphyxiant les plantules de certaines espèces.

4.2. La canopée et le chablis dans la dynamique forestière

La composition floristique des arbustes ne montre pas de divergences notables marquées avec la flore ligneuse adulte des forêts matures de la RBY. Cette liaison s'explique par le fait que la présence des plantules dans une station est surtout favorisée par la présence du pied-mère (de la Mensbruge, 1966) et du potentiel extérieur (Alexandre, 1989; Dupuy, 1998).

L'hétérogénéité structurale et microclimatique au sein des forêts tropicales est une des causes de la diversité des biotopes qui s'y trouvent (Tabarant, 2007). Cette hétérogénéité est justifiée par la densité du couvert de la canopée qui influence la diversité et la densité du sous-bois. Ce constat se rapproche des résultats trouvés dans les forêts matures en étude, où la densité du sous-bois corrèle avec le taux du recouvrement des arbres.

La canopée clairsemée corrélée à la diversité (indice de Simpson) élevée du sous-bois des forêts mixtes de terre ferme s'explique par la pénétration des rayons lumineux favorisant le développement de la plupart des espèces héliophiles. Ce constat a aussi été fait dans les forêts à *P. elata* (Boyemba, 2011) et dans celles à *G. dewevrei* établies sur sol périodiquement inondé (Katembo, 2013).

Une attention a, en outre, été mise sur la nature du substrat, Djego et al. (2005) s'étant rendu compte que la géomorphologie du sol avait un effet sur la diversité locale du sous-bois. Cet effet a été constaté dans les forêts monodominantes établies sur sol hydromorphe où les conditions d'installation des régénérants étaient difficiles.

Il revient aussi de signaler, malgré la taille du chablis, que l'épaisseur de la litière et la permanence des eaux avaient une part importante dans la poussée des diaspores et le développement des plantules. Cette hypothèse rejoint la réalité trouvée dans les relevés installés dans les chablis des forêts monodominantes à *G. dewevrei* de terre ferme et de sol hydromorphe où la diversité des relevés y installés ne corrélait pas à la taille des chablis.

5. Conclusions

La présente étude nous a permis d'analyser le potentielle de régénération naturelle dans le chablis des forêts matures de la réserve de biosphère de Yangambi. Le traitement global de la matrice floristique des groupements végétaux et des espèces identifiées a abouti aux résultats selon lesquels la diversité variait d'un type forestier à un autre. Cette variation ne s'expliquait pas par la taille des chablis. La mise en évidence des autres facteurs environnementaux la justifierait.

Bibliographie

- Alexandre D.Y., 1989. *Dynamique de la régénération naturelle en forêt de la Côte d'Ivoire*. Paris : Édition Orstom.
- Assumani A., 2009. *Bilan dendrométrique de plantation expérimentales de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen et Milletia Laurentii De Wild., installés à Yangambi entre 1938 et 1942*. DEA : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Augsburger C.K. & Kelly C.K., 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, **61**(2), 211-217.
- Baraloto C., 2001. *Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in constraining environments*. Ph.D. thesis: University of Michigan, USA.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R., 1987. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: Blackwells scientific publications.
- Boyemba B., 2011. *Écologie de Pericopsis elata (Harms) Van Meeuwen (Fabaceae), arbre de forêt tropicale africaine à répartition agrégée*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Brokaw N.L., 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.*, **75**, 9-19.
- Choler P., Michalet R. & Callaway R.M., 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, **82**, 3295-3308.
- Costa F.R., 2004. Structure and composition of the ground-herb community in a terra firme central Amazonian forest. *Acta Amazonica*, **34**(1), 53-59.
- De la Mensbrugge G., 1966. *La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire*. Nogent-sur-Marne, France : CTFT.
- Denslow J.S., 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica* (supplement), **12**, 47-55.
- Djogo J. et al., 2005. Modifications climatiques du sous-bois induites par les plantations d'essences exotiques : quel impact sur la diversité floristique locale ? *Ann. Agr. Sci.*, **14**(2).
- Dupuy B., 1998. *Bases pour une sylviculture en forêt dense tropicale humide africaine*. Montpellier, France : Cirad.
- Durrieu de Madron L., 1993. *Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif d'étude sylvicole de Paracou*. Thèse de doctorat : ENGREF/CIRAD, France.
- Ebuy M., 2009. *Estimation du stockage de carbone dans la plantation de l'INERA – Yangambi à Yangambi (R.D. Congo); Cas d'Autranella congolensis (De Wild.). Achev., de Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard*. DEA : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Fajardo A. & de Graaf R., 2004. Tree dynamics in canopy gaps in old-growth forests of *Nothofagus pumilio* in southern Chile. *Plant Ecol.*, **173**(1), 95-106.
- Fajardo A., Goodburn J.M. & Grahlan J., 2006. Spatial patterns of regeneration in managed uneven-aged ponderosa pine/Douglas-fir forests of Western Montana, USA. *For. Ecol. Manag.*, **223**, 255-266.
- Gray A.N. & Spies T.A., 1996. Gap size, within gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *J. Ecol.*, **84**, 635-645.
- Hammer O., Harper D.A.T. & Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.*, **4**(1), 1-9.

- Janzen D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.*, **104**, 501-528.
- Katembo W.E., 2013. *Étude floristique et structurale des forêts monodominantes à Gilbertiodendron dewevrei (De Wild) J.Léonard sur sol périodiquement inondé et sur terre ferme à UMA (Province Orientale, RDC)*. DEA : Université de Kisangani, République démocratique du Congo.
- Kombebe F., 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, Belgique.
- Kyale J. et al., 2019. Dynamique de la déforestation dans la Réserve de biosphère de Yangambi (République démocratique du Congo) : variabilité spatiale et temporelle au cours des 30 dernières années. *Bois For. Trop.*, **341**(3), 15-28.
- Loffeier M.E., 1989. *Sylviculture et sylvigénèse en forêt sempervirente du Coorg (Sud-Ouest de l'Inde)*. Pondichéry, Inde : Institut français de Pondichéry, Travaux de la Section scientifique et technique.
- Magurran A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, United Kingdom: Blackwell Science.
- Nathan R. & Muller-Landau H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.*, **15**, 278-285.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L. & Iriarte S.V., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, **80**(6), 1908-1926.
- Niering W.A., Whittaker R.H. & Lowe C.H., 1963. The saguaro: a population in relation to environment. *Science*, **142**, 15-23.
- Parmentier I., 2004. *Étude de la végétation des inselbergs de la forêt dense d'Afrique centrale atlantique*. Thèse de doctorat : Université libre de Bruxelles, Belgique.
- Pascal J.P., 1995. Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **50**, 237-249.
- R Development Core Team, 2005. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Tabarant P., 2007. *Stratégies de croissance en hauteur des jeunes arbres héliophiles en couvert dense tropical. Ajustement du fonctionnement hydraulique et mécanique*. DEA : Université Pierre et Marie Curie, Paris, France.
- ter Steege H. et al., 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of Guiana Shield. *J. Trop. Ecol.*, **16**, 801-828.

Annexe 1 : Liste des mémoires du projet AFORCO

Joseph ADHEKA GIRIA

Diversité morphologique de bananiers et bananiers plantains utilisés dans le bassin du Congo et leur culture en région forestière du district de la Tshopo dans la Province orientale en République démocratique du Congo

Promoteur : B. DHED'A DJAILO (UNIKIS)

Co-promoteur : G. BLOOM (Bioversity-Ouganda)

Albert ANGBONGA BASIA

Estimation du stockage de carbone et du volume dans les plantations expérimentales de l'INERA Yangambi. Cas de *Symphonia globulifera* L.f. et *Mammea africana* Sabine

Promoteur : J.-P. LOKOMBE DIMANDJA (†) (ISEA/Ben)

Co-promoteur : Q. PONETTE (UCLouvain)

Nellas BAUMA GEENA

Analyse socio-économique des filières de *Dacryodes edulis* (G.Don) H.J.Lam et *Cola acuminata* (P.Beauv) Schott & Endl. dans quelques ménages à Kisangani et ses hinterlands

Promoteur : L. MUANASAKA KABUITA (IFA/Ybi)

Co-promoteur : D.V. JOIRIS (ULB)

Josias BONYOMA LILENGA

Évaluation de la régénération et du rendement de la carbonisation des espèces indigènes versus les espèces des forêts primaires et des plantations (*Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard et *Hevea brasiliensis* Müll.Arg.). Cas des réserves forestières de Yangambi et de la Yoko

Promoteur : J.-P. MATE MWERU (UNIKIS)

Co-promoteurs : H. BEECKMAN (M.R.A.C.), C. DE CANNIÈRE (ULB)

Prosper DHECHUVI N'SUNGU

Études socio-économique et chimique des fruits alimentaires spontanés dans la région de Bengamisa

Promoteur : B. DHED'A DJAILO (UNIKIS)

Co-promoteur : D.V. JOIRIS (ULB)

Jean de Dieu MALONGOLA WANDONGE

Établissement de tarifs de cubage pour *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, *Diospyros chrysocarpa* F. White Bull et *Diogoa zenkeri* (Engler) Exell & Men. et de biomasse pour *G. dewevrei* dans la forêt expérimentale de Bawombi (Bengamisa, Province orientale, R.D. Congo)

Promoteur : J.-P. LOKOMBE DIMANDJA (†) (ISEA/Ben)

Co-promoteur : Q. PONETTE (UCLouvain)

Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU

Étude de l'effet de lisière sur la distribution spatio-temporelle des Rongeurs dans un écosystème anthropisé en région tropicale : réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo)

Promoteur : B. DUDU AKAIBE (UNIKIS)

Co-promoteur : J. BOGAERT (ULB)

Jean-Fiston MIKWA NGAMBA

Évaluation par télédétection des effets de la déforestation et de la dégradation des forêts à Kisangani. Cas de la région forestière de Masako

Promoteur : P. DEFOURNY (UCLouvain)

Co-promoteur : R. LUMBUENAMO (UNIKIN)

Aimé MOTONDO MOSUKA

Impact de l'anthropisation du paysage forestier sur le phosphore disponible et la densité apparente du sol. Cas de la série Yangambi et Yakonde dans la réserve de biosphère de Yangambi (R.D. Congo)

Promoteur : F. KOMBELE BISHOSHA (IFA/Ybi)

Co-promoteur : J. BOGAERT (ULB)

Helena NDINGA KIMPEMBE

Potentialités des images satellitaires à très haute résolution dans l'identification des essences forestières en zone équatoriale. Cas de la réserve forestière de Yoko (Province orientale/R.D. Congo)

Promoteur : R. LUMBWENAMO (UNIKIN)

Co-promoteur : P. DEFOURNY (UCLouvain)

Nathalie NGALYA BENGE

Impact socio-économique de la commercialisation du charbon de bois sur les ménages vendeurs aux marchés portuaires de Kisangani (R.D. Congo)

Promoteur : L. MUANASAKA KABUTTA (IFA/Ybi)

Co-promoteur : D.V. JOIRIS (ULB)

Maurice NGEMALE GBIADIRI

Caractérisation dendrométrique de plantations forestières de l'INERA-Yangambi (Cas d'*Entandrophragma cylindricum* Sprague et *Pterocarpus soyauxii* Taub) en Province orientale, R.D. Congo

Promoteur : J.-P. LOKOMBE DIMANDJA (†) (ISEA/Ben)

Co-promoteur : Q. PONETTE (UCLouvain)

Mathie NKUMA

Caractérisation écologique de transects entre peuplements constitués d'espèces différentes dans les plantations expérimentales de l'INERA Yangambi

Promoteur : J.-P. LOKOMBE DIMANDJA (†) (ISEA/Ben)

Co-promoteur : Q. PONETTE (UCLouvain)

Joseph OMATOKO MUTANGALA

Influence de la nature du sol et de la topographie sur la distribution spatiale de *Fulberardia seretii* (De Wild.) Troupin et de *Petersianthus macrocarpus* (P.Beauv.) Liben dans les forêts de la réserve forestière de la Yoko, Ubundu, R.D. Congo

Promoteur : H. NSHIMBA SEYA WA MALALE (UNIKIS)

Co-promoteur : J. BOGAERT (ULB)

Patrick ONOTAMBA KONDJO

Activité cambiale et croissance de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen : inventaire forestier et analyse diachronique d'échantillons de la zone cambiale dans les réserves de Yoko et de Yangambi (Province orientale/R.D. Congo)

Promoteur : H. NTAHOBAVUKA (UNIKIS)

Co-promoteurs : H. BEECKMAN (M.R.A.C.), C. DE CANNIÈRE (ULB)

John TSHIBAMBA MUKENDI

L'antracomasse dans le sol des forêts denses. Cas des réserves forestières de Masako, Yoko, Yangambi et forêts de Kole, Province orientale, R.D. Congo

Promoteur : H. NTAHOBAVUKA (UNIKIS)

Co-promoteur : H. BEECKMAN (M.R.A.C.), C. DE CANNIÈRE (ULB)



Photo prise à l'issue des soutenances des mémoires du projet AFORCO en 2010. À côté de quelques apprenants du DES en aménagement forestier durable, nous reconnaissons, de gauche à droite, les Professeurs L. NDJELE MIANDA-BUNGI, J. BOGAERT, J.-P. MATE MWERU, C. DE CANNIÈRE et P. DEFURNY.

Annexe 2 : Thèses du projet AFORCO

Jean Pierre Pitchou MENIKO TO HULU

Impacts des activités anthropiques sur la connectivité des habitats et la mobilité spécifique des populations de rongeurs dans la réserve forestière de Masako, un écosystème fragmenté (Kisangani, R.D. Congo)

Jury : J. BOGAERT (ULiège/GxABT, promoteur), B. DUDU AKAIBE (UNIKIS, co-promoteur), J.-P. MUKANDA NDOLANDOLA (UNIKIS), H. NSHIMBA SEYA WA MALALE (UNIKIS, président) et L. IYONGO WAYA MONGO (UNIKIS et ISEA/Ben)

Promoteurs : J. BOGAERT (ULiège/GxABT), B. DUDU AKAIBE (UNIKIS) et J.-P. MATE MWERU (UNIKIS)

Thèse de doctorat présentée et défendue publiquement avec grande distinction à Gembloux (Belgique) le 22 décembre 2015 en présence du Recteur de l'UNIKIS, le Professeur F. TOENGAHO LOKUNDO.

Dans un paysage fragmenté, le changement d'occupation du sol entraîne le changement de sa composition, de sa configuration et des processus écologiques en place étant donné l'interdépendance de ces trois éléments clés du paysage. La fragmentation des forêts dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, R.D. Congo), suite à l'agriculture itinérante sur abattis-brûlis, entraîne des fortes influences sur les populations de Rongeurs, la composition floristique et la connectivité des habitats. Cette étude s'est fixée comme objectif de mesurer l'impact des activités anthropiques sur la flore et la faune de Rongeurs, de vérifier la connectivité d'habitats à partir de la mobilité spécifique de Rongeurs et enfin, d'étudier l'affiliation des espèces de Rongeurs aux habitats dans l'écosystème fragmenté de Masako. Le piégeage de Rongeurs a été effectué durant 17 mois d'abord d'avril à août 2010 par la méthode de prélèvement, puis de février 2012 à janvier 2013 par la technique de capture-marquage-recapture dans les grilles de 1 ha chacune, installées dans les jachères (jeune, adulte et vieille), les forêts secondaires (jeune et vieille), la forêt primaire à *Gilbertiodendron dewevrei* et dans la zone de lisière jachère adulte-forêt secondaire jeune. Les clapettes *Lucifer rat trap* et les pièges *Sherman live trap*, appâtés à la pulpe de noix de palme mûre ou au mélange pulpe noix de palme mûre, pâte d'arachides grillés et chikwange à base de manioc, ont été respectivement utilisés. Tous les arbres à $DHP \geq 10$ cm dans la jachère adulte, la forêt secondaire jeune et leur zone de lisière et ceux à $DHP \geq 5$ cm dans les jachères (jeune et vieille), la forêt secondaire vieille et la forêt primaire, ont été inventoriés. Les résultats obtenus renseignent que : i) les populations de Rongeurs abritées par l'écosystème fragmenté de Masako peuvent bien servir de bio-indicateurs de l'anthropisation paysagère et des effets de lisière; ii) leur sex-ratio global est déséquilibré en faveur des mâles (surtout en saison subsèche), il est statistiquement différent de la parité pour certaines espèces dans quelques habitats étudiés; iii) la structure de classes d'âges est généralement stable en saison de pluie mais devient relativement déséquilibrée en saison subsèche; iv) les habitats sont interconnectés à travers la mobilité de Rongeurs; v) les espèces de Rongeurs s'affilient

différemment aux habitats. Trois espèces généralistes de même que quatre autres affiliées, soit à un, ou à quelques habitats ont été identifiées. Des différences de composition floristique et de structure diamétrique des habitats ont été constatées. Cette étude montre que les activités anthropiques influencent fortement les patrons de distribution de la faune de Rongeurs et de la flore et entraînent leur dynamique dans le paysage forestier de Masako.

John TSHIBAMBA-MUKENDI

Approche pédoanthracologique pour l'étude de l'origine des peuplements de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen dans la réserve forestière de Yoko/RDC

Jury : C. DE CANNIÈRE (ULB, promoteur), Q. PONETTE (UCLouvain), J.-P. MUKANDA NDOLANDOLA (UNIKIS), B. DUDU AKAIBE (UNIKIS, président), H. BEECKMAN (M.R.A.C., co-promoteur) et H. NSHIMBA SEYA WA MALALE (UNIKIS)

Promoteurs : C. De CANNIÈRE (ULB), H. BEECKMAN (M.R.A.C.), H. NTAHOBAVUKA (UNIKIS) et F. BOYEMBA BOSELA (UNIKIS)

Thèse de doctorat présentée et défendue publiquement avec grande distinction à Gembloux (Belgique) le 22 décembre 2015 en présence du Recteur de l'UNIKIS, le Professeur F. TOENGAHO LOKUNDO.

L'emploi de la pédoanthracologie fondée sur la quantification, l'identification botanique et la datation au ^{14}C des charbons de bois extraits des sols forestiers, permet de contribuer à l'étude de la dynamique successorale de la végétation forestière. Les preuves paléocéologiques de perturbations forestières passées, récoltées dans la réserve forestière de Yoko (R.D. Congo), ont été utilisées pour y étudier l'origine des peuplements actuels de *Pericopsis elata* (Harms) Van Meeuwen. Bien qu'encore peu nombreuses pour la forêt tropicale dense humide de l'Afrique centrale, les recherches d'indices de perturbations forestières fournissent de précieuses informations sur la dynamique forestière et l'utilisation passée des écosystèmes forestiers. Par conséquent, l'objectif principal de cette thèse est une première évaluation pédoanthracologique pour l'étude de l'origine des différents types de forêts en Afrique centrale, en se concentrant sur une de ses espèces les plus emblématiques : *P. elata*. Tout d'abord, la démarche a consisté à évaluer la composition floristique de quatre différents types de forêts en utilisant des inventaires forestiers complets (mesure de tous les arbres avec DBH > 10 cm) dans deux blocs de deux hectares par type de forêt (pour un total de 8 blocs ou 16 ha). Quatre types de forêts, très abondants en Afrique centrale, ont été sélectionnés : i) les peuplements de *P. elata*; ii) les forêts primaires dominés par *Gilbertiodendron dewevrei*; iii) les forêts primaires mixtes (caractérisées par une abondance de *Scorodophloeus zenkeri*); et iv) les forêts caractérisées par une abondance des Marantacées dans le sous-bois. Deuxièmement, la démarche a consisté à fouiller cinq puits par bloc (10 puits par type de forêt, 40 puits au total) et à quantifier l'anthracomasse dans tous les puits creusés. Enfin, pour les 10 fosses creusées sous *P. elata* et pour 2 fosses choisies pour chaque autre type de forêt (total de 16 puits), identifier et dater (par analyse radiocarbone) des fragments de charbons de bois afin de reconstituer la végétation et la chronologie des feux qui en sont à l'origine. Les résultats montrent que le sol de la réserve forestière de Yoko est riche en charbons de bois puisque 39 des 40 profils sondés contiennent des charbons. Parmi ceux-ci, 51,5 % des couches en contiennent, et principalement entre 0 et 50 cm de profondeur. L'anthracomasse totale (ASP_{tot}) récoltée dans la réserve est de 3 358 g avec une anthracomasse spécifique moyenne par couche de 60,9 mg.kg⁻¹. Parmi les quatre types de forêts inventoriés dans la réserve, la forêt à *G. dewevrei* présente une anthracomasse spécifique totale récoltée de 1 167 g. Viennent ensuite le peuplement à *P. elata*

(ASP_{tot} = 1 069 g) et la forêt à Marantacées (ASP_{tot} = 711 g). La forêt mixte semi-décidue à *S. zenkeri* est celle qui montre les plus faibles valeurs (ASP_{tot} = 409 g). Ces chiffres montrent que ces quatre types de forêts ont connu des histoires différentes pour ce qui est des feux qui les ont parcourues et qu'ils ont donc des origines différentes. Les traces des feux anciens remontent jusqu'aux deux derniers millénaires, et leur chronologie se répartit en 5 périodes regroupées en 3 phases chronologiques : une phase récente entre 25 et 430 BP, une phase intermédiaire entre 680 et 1 195 BP et une phase plus ancienne entre 1 235 et 2 300 BP. En outre, des tessons de poteries ont été collectés dans plusieurs fosses. Les résultats des identifications des charbons de bois révèlent 70 taxons botaniques majoritairement issus de la forêt primaire avec une prédominance de *S. zenkeri* et de *G. dewevrei*. Ceux-ci sont identifiés dans les assemblages de charbons de bois collectés dans les zones forestières colonisées par les peuplements forestiers actuels. La plupart des types de charbons appartenant aux espèces des forêts secondaires apparaissent principalement dans les puits creusés sous *P. elata*. En outre, *P. elata* lui-même est, sauf une seule exception, absent des charbons. Ces résultats suggèrent que les peuplements à *P. elata* n'existaient pas avant les perturbations, et que les zones étudiées étaient occupées par une forêt plutôt secondaire. La grande surface des peuplements à *P. elata* et la présence de tessons de poteries suggèrent que ce sont probablement les hommes qui ont coupé les forêts secondaires (constituées surtout de bois tendres), et que *P. elata* est un témoin de la pratique de l'agriculture sur brûlis pendant les derniers 500 ans. En contraste avec l'histoire de *P. elata*, les histoires de la végétation des forêts semi-décidues à *S. zenkeri*, à Marantacées et à *G. dewevrei* paraissent plutôt stables pendant les derniers 500 ans. Néanmoins, la présence de quelques feux anciens montre qu'il y a eu des événements de feu avant les derniers 500 ans. Ceci suggère que tous les types de forêts sont soumis aux perturbations et connaissent un dynamisme qui est peut-être beaucoup plus important que l'on pensait jusqu'à ce jour.

Annexe 3 : Publications apparentées

Étude de la distribution spatiale de deux espèces dominantes dans la forêt périodiquement inondée de l'île Mbiye à Kisangani, République démocratique du Congo

Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE, Laurette MBUYI, Jean LEJOLY, Léopold NDJELE MIANDA-BUNGI & Jan BOGAERT

Annales de la Faculté des Sciences Unikis, 2008, **13**, 23-30.

La structure spatiale est considérée comme indicatrice des facteurs écologiques fondamentaux de la présence et la dispersion des espèces. Dans le but de déterminer la répartition spatiale des espèces dans la forêt périodiquement inondée de l'île Mbiye, une étude a été menée sur une surface de 3 ha subdivisée en 12 placeaux de 50 m × 50 m. La méthode de la distance au plus proche voisin a servi pour déterminer le type de distribution en présence. Au total, 1 430 individus à DBH ≥ 10 cm, appartenant à 114 espèces ont été inventoriés et au sein desquels les espèces *Coelocaryon botryoides* et *Gilbertiodendron dewevrei*, étaient les plus dominantes selon l'indice d'équitabilité de Pielou. L'analyse de leurs distributions spatiales a montré une distribution significativement uniforme pour *Coelocaryon botryoides* et une distribution significativement agrégée pour *Gilbertiodendron dewevrei*. La compétition observée entre les deux espèces en question a probablement mené *Coelocaryon botryoides* vers une distribution plus uniforme. La distribution agrégée de *Gilbertiodendron dewevrei* est vraisemblablement la conséquence de son comportement souvent grégaire.

Étude préliminaire des effets de lisière sur quatre espèces de Rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo)

Léon IYONGO WAYA MONGO, Marjolein VISSER, Erik VERHEYEN, Herwig LEIRS, Benjamin DUDU AKAIBE, Joseph ULYEL ALI-PATHO & Jan BOGAERT

Annales ISEA, 2009, **4**, 156-167.

Cet article vérifie l'hypothèse selon laquelle les Rongeurs sont sensibles aux effets de la fragmentation des habitats dans la réserve de Masako. Nous avons piégé les rats le long des transects traversant trois types différents d'occupations du sol (jachère, lisière et forêt secondaire) au moyen des pièges de type « clapette ». Un total de 653 individus récoltés ont permis de déterminer la réponse des espèces aux effets de lisière et de les classer sur base de leurs abondances. Seules les espèces les plus abondantes de la collection ($n \geq 50$ individus) ont été retenues pour cette étude. Les données collectées révèlent que dans la zone de lisière, *Deomys ferrugineus*, *Hybomys univittatus* et *Hylomyscus stella* donnent des abondances qui sont intermédiaires de celles des habitats adjacents alors que *Praomys jacksoni* y donne une faible abondance. *Deomys ferrugineus* s'est montré plus abondant en forêt secondaire ; *H. univittatus* et *H. stella* ont donné des abondances élevées dans la jachère. Les analyses statistiques effectuées montrent que *D. ferrugineus*, *H. univittatus* et *H. stella* sont des espèces du type IV (les abondances dans la lisière sont intermédiaires de celles des habitats adjacents). *Deomys ferrugineus* paraît avoir plus de préférence à la forêt secondaire qu'à la jachère alors que *H. univittatus* et *H. stella* préfèrent plus la jachère que la forêt secondaire. *Praomys jacksoni* se montre une espèce du type II c'est-à-dire qu'elle est mieux installée aux intérieurs (jachère et forêt secondaire) et semble éviter la zone de contact (lisière). Cette étude montre l'existence des effets de lisière et leur importance dans la conservation de la biodiversité dans un écosystème forestier tropical.

Étude préliminaire des effets de la fragmentation des forêts sur la similarité des habitats et leurs richesses en espèces de Rongeurs (Masako, République démocratique du Congo)

Léon IYONGO WAYA MONGO, Marjolein VISSER, Erik VERHEYEN, Herwig LEIRS, Christian IYONGO BOMPETSA, Joseph ULYEL ALI-PATHO & Jan BOGAERT

Annales ISEA, 2009, **4**, 177-186.

Cet article vérifie l'hypothèse selon laquelle la dégradation de la forêt par la pratique culturale sur brûlis affecte la composition des habitats en espèces de Rongeurs. Nous avons piégé les rats le long des transects traversant trois types différents d'occupations du sol (jachère, lisière et forêt secondaire) au moyen des pièges de type «clapette». Un total de 619 individus récoltés dans les trois habitats ont permis de déterminer aussi bien leurs richesses en espèces que leurs degrés de similarité au moyen des indices de Sørensen et simple concordance.

Influence de la densité de la population sur la structure spatiale d'un paysage forestier dans le bassin du Congo en République démocratique du Congo

ISSOUF BAMBA, YAO Sadaïou Sabas BARIMA & JAN BOGAERT

Tropical Conservation Science, 2010, **3**(1), 31-44.

La fragmentation des habitats forestiers, induisant une réduction de l'aire totale et une augmentation du nombre de taches forestières, constitue l'une des menaces majeures pour le maintien de la biodiversité. La présente étude menée dans la Province orientale de la République démocratique du Congo s'articule autour de l'hypothèse selon laquelle, dans les zones forestières, la variation de la densité de la population entraîne un changement de la structure du paysage. Nous avons déterminé la classe forestière à partir de la classification d'une image de type Landsat ETM+ datant de 2001. Après avoir subdivisé la zone en 266 cellules de 10 km × 10 km, quatre indices de structures spatiales quantifiant la fragmentation de la forêt (classe forêt) ont été calculés : le nombre d'îlots de forêt (taches de forêt), la proportion de couverture forestière, la dominance de la plus grande tache et la dimension fractale. La densité de la population dans chaque cellule a été obtenue à partir des données de l'UNEP de l'année 2000. Les résultats ont montré l'existence de corrélations hautement significatives entre la densité de la population et les indices de fragmentation confirmant ainsi l'influence de la densité de la population sur la dégradation de l'écosystème naturel matérialisée par la fragmentation forestière.

Effets des routes et des villes sur la forêt dense dans la Province orientale de la République démocratique du Congo

Issouf BAMBA, Memel Serges YEDMEL & Jan BOGAERT

European Journal of Scientific Research, 2010, **43**(3), 417-429.

La déforestation est l'une des graves menaces pesant sur l'écosystème forestier dans les zones tropicales. Les causes sont généralement liées directement ou indirectement aux activités anthropiques. La présente étude menée dans la Province orientale de la République démocratique du Congo examine l'hypothèse selon laquelle la proximité des routes et des villes accentue l'influence des activités humaines occasionnant la perte d'habitat forestier en zone tropicale. Deux villes d'importances administrative et économique et de densité de population différentes ont été retenues pour mesurer leur impact sur la forêt à différentes distances dans un rayon de 50 km. L'influence de la route sur la forêt a aussi été mesurée à différentes distances de la route ainsi que la comparaison des surfaces déforestées à 5, entre 5 et 10 km et à plus de 10 km de la route. Les résultats ont montré l'existence de relations hautement significatives entre la réduction de l'habitat forestier et la présence ou la proximité des routes et des villes. L'ouverture des routes et pistes engendrée par l'exploitation forestière en facilitant l'accès des populations aux massifs forestiers accentue la diminution de leurs superficies. Cet effet est perceptible jusqu'à 5 km des routes. Les résultats ont aussi montré que les villes constituent des noyaux de dégradation à partir desquels l'activité humaine se diffuse de façon linéaire à proximité des voies de communications.

Deforestation in Central and West Africa: landscape dynamics, anthropogenic effects and ecological consequences

Yao Sadaïou Sabas BARIMA, Jean-Pierre DJIBU KABULU, Sylvain ALONGO LONGOMBA, Joel NDAYISHIMIYE, Olivier BOMOLO, Sylvain KUMBA LUBEMBA, Léon IYONGO WAYA MONGO, Issouf BAMBA, Adi MAMA, Mireille Scholastique TOYI, Emery KASONGO LENGE MUKONZO, Tatién MASHARABU, Marjolein VISSER & Jan BOGAERT

In: Daniels J.A. (ed.), 2011. *Advances in environmental research*. Volume 7. Hauppauge, NY, USA: Nova Science Publishers, 95-120.

Through a series of five case studies, possible drivers and consequences of deforestation are discussed. Three studies focus on the Katanga Province (Democratic Republic of the Congo). The potential threat of mining activities for the forest ecosystems in the province is assessed in a first study; these mining concessions could cover up to 75% of the provincial area. It is shown that more than 75% of the forests could disappear if all mining concessions are deforested. A second study in the Katanga Province focuses on two main *miombo* species, *Brachystegia boehmii* and *Julbernardia paniculata*, which are known to be important hosts of caterpillars of *Elaphrodes lactea*; both species are also preferred for charcoal production. A density decrease of both species has been observed, which corresponds to a type of selective deforestation in which the forest is gradually emptied of its most valuable trees, starting with the tallest ones. The third study investigated the potential impact of deforestation on the Caesalpinoideae species, and more specifically on an indicator species of this subfamily for the phytogeographic sectors of Ndjele (1988). Overlay of species distribution maps with the Ndjele (1988) classification, complemented with a habitat analysis of the indicator species, indicated that four out of five indicator species will be profoundly threatened by potential deforestation. A fourth case study, situated in the Oriental Province of the Democratic Republic of the Congo, linked soil condition, measured by the organic soil content which is known to determine soil fertility, to land cover. Data show that shifting agriculture, which creates mosaics of primary forest, cropland, fallow land and secondary forest, reduces the organic carbon content of all anthropogenic soils, when compared to primary forest soils. A fifth case study analyzes landscape dynamics in a forest-savannah transition zone in Ivory Coast. By means of a first-order Markov chain model which simulates land cover change between 1986 and 2050, it is shown that anthropogenic land covers will become the dominant patch types, likely due to a synergy of different forest degradation factors such as agricultural practices, forest fires, forest exploitation and anthropogenic pressure. All studies underline the potential ecological impact of deforestation on natural and semi-natural landscapes and their biodiversity, from a local scale up to the provincial level. Man's role in this type of landscape dynamics cannot be underestimated, since anthropogenic activities and demographic pressure are identified as the main causes of landscape transformation.

Multiscalar analysis of the spatial pattern of forest ecosystems in Central Africa justified by the pattern/process paradigm: two case studies

Jean-François BASTIN, Jean-Pierre DJIBU KABULU, François HAVYARIMANA, Sylvain ALONGO LONGOMBA, Sylvain KUMBA LUBEMBA, Chantal SHALUKOMA, Aimé MOTONDO MOSUKA, Daou Véronique JOIRIS, Caroline STÉVIGNY, Pierre DUEZ, Charles DE CANNIÈRE & Jan BOGAERT

In: Boehm D.A. (ed.), 2011. *Forestry: research, ecology and policies*. Hauppauge, NY, USA: Nova Science Publishers, 79-98.

The pattern/process paradigm justifies the focus of ecological studies on spatial pattern. Two case studies are discussed in which spatial pattern is put forward. The first study analyzes the impact of the definition of forest as a land cover class on the quantification of the spatial pattern of the forest. For the Katanga Province in the Democratic Republic of the Congo, it is shown that the interplay of two factors determines the outcome of a fragmentation analysis: the area considered as forested, and the landscape metrics used. The second study disentangles the relation between tree density and understory diversity in the Bururi Forest Nature Reserve in Burundi. The intermediate disturbance hypothesis is used to explain the nonlinear relationship between understory diversity and tree density. Cluster analysis and comparisons of understory vegetations from environments with different tree densities, confirmed this link between tree density and understory development.

Forest fragmentation: causes, ecological impacts and implications for landscape management

Jan BOGAERT, Yao Sadaïou Sabas BARIMA, Léon IYONGO WAYA MONGO, Issouf BAMBBA, Adi MAMA, Mireille Scholastique TOYI & Raffaele LAFORTEZZA

In: Li C., Laforteza R. & Chen J. (eds), 2011. Landscape ecology in forest management and conservation: challenges and solutions for global change. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer, 273-296.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-12754-0_12

In order to enable the development of appropriate landscape management plans, the causes and impacts of fragmentation should be fully understood. A new definition, incorporating the key aspects cited in landscape ecological literature since the 1980s, is proposed in order to shed light on the matter of fragmentation. By means of two case studies in the Democratic Republic of the Congo (Oriental Province) and in North Benin, the key role of anthropogenic activities in landscape fragmentation is evidenced; the spatial dispersion of forest vegetation is linked to population density and land use change. The potential impact of fragmentation on biodiversity is shown by an analysis of forest diversity in Ivory Coast (Tanda region), and by a study of edge effects on two rodent species in the Democratic Republic of the Congo (Kisangani). The chapter is concluded by a study on how planned corridors, assuming a spatial regrouping of existing teak plantations, could contribute to the conservation and management of remaining natural forest patches in the Atlantic Department in Benin.

A methodological framework to quantify anthropogenic effects on landscape patterns

Jan BOGAERT, Yao Sadaïou Sabas BARIMA, Jian Ji, Hong JIANG, Issouf BAMBA, Léon IYONGO WAYA MONGO, Adi MAMA, Edgar NYSSSEN, Farid DAHDOUH-GUEBAS & Nico KOEDAM

In: Hong S.-K., Kim J.-E., Wu J. & Nakagoshi N. (eds), 2011. *Landscape ecology in Asian cultures*. Tokyo: Springer, 141-167.
https://doi.org/10.1007/978-4-431-87799-8_11

From an ecological landscape perspective, cultural landscapes can be considered as “anthropized” landscapes, in which patterns and processes are altered by human intervention. The importance of the study of spatial patterns in landscapes is justified by the pattern/process paradigm. The emergent properties of patterns reflect two components: landscape composition, which describes the number of patch types as well as their abundance, and landscape configuration, which refers to the spatial arrangement of the patch types. In this chapter, methods and strategies to analyze spatial pattern and landscape dynamics are discussed, and emphasis is put on the detection and quantification of anthropogenic effects on landscapes. Land mosaics showing anthropogenic effects are characterized by fragmented natural land cover, high frequencies of edge habitat, simple patch geometry, and dominant proportions of anthropogenic patch types. Landscape transformations associated with “anthropization” lead to a disintegration of natural patch types and to a reinforcement of anthropogenic ones. Four techniques to measure anthropogenic effects on pattern are discussed: (1) the quantification of the fragmentation of natural habitats and its interpretation in terms of diversity, heterogeneity and entropy, (2) the quantification of edge effects in order to measure the ecological impact of human activity, (3) the determination of patch fractal dimensions to detect pattern simplification, and (4) the determination of the landscape transformation processes responsible for pattern dynamics. At the end of the chapter, a short list of analysis methods and strategies is proposed for detecting and measuring landscape “anthropization”.

Analyse de la dégradation de la végétation forestière de l'île Mbiye dans les environs de Kisangani (République démocratique du Congo)

Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE, Yao Sadaïou Sabas BARIMA, Léon IYONGO WAYA MONGO, A.L. EMELEME, Léopold NDJELE MIANDA-BUNGI & Jan BOGAERT

Annales de la Faculté des Sciences Unikis, 2011, **14**, 1-12.

La Cuvette centrale du bassin du Congo est en proie à une anthropisation de plus en plus accélérée suite aux nombreux conflits de la région. L'île Mbiye, située à la périphérie de Kisangani dans la Province orientale de la République démocratique du Congo, fait l'objet d'une forte pression anthropique. Jadis dominée par un paysage forestier dense, cette île est aujourd'hui la cible privilégiée de la population environnante pour s'y réfugier, pratiquer l'agriculture et exploiter la forêt de diverses manières au détriment de la biodiversité originelle. La présente étude avait pour but de quantifier la dynamique de la déforestation dans l'île entre 1990 et 2005 en vue d'attirer l'attention sur la nécessité de la mise en œuvre des stratégies de conservation appropriées à ce milieu insulaire très fragile. Elle a permis, grâce aux méthodes de l'écologie du paysage associées à la cartographie, de mettre en évidence la dégradation du paysage de l'île Mbiye. En 15 ans, il a été observé un recul de 20% de la forêt dense (primaire), une légère augmentation de 5% de la forêt secondaire. Les classes anthropisées, qui n'occupaient que 5,3% du paysage, ont vu leur proportion se multiplier par 4 (20,2%). Ce sont surtout les contours de l'île et la zone située du côté de la grande ville de Kisangani qui sont les plus touchées. Si rien n'est fait pour la conservation ou la sensibilisation des populations, dans quelques années, cette île, qui est un champ d'étude pour la Faculté des Sciences de l'Université de Kisangani, ne sera plus qu'un lointain souvenir d'un écosystème forestier jadis riche en diversité aussi bien animale que végétale.

Ecological impact of habitat loss on African landscapes and biodiversity

Isabelle VRANKEN, Jean-Pierre DJIBU KABULU, François MUNYEMBA KANKUMBI, Adi MAMA, Léon IYONGO WAYA MONGO, Issouf BAMBA, Mohammed LAGHMOUCH & Jan BOGAERT

In: Daniels J.A. (ed.), 2011. Advances in environmental research. Volume 14. Hauppauge, NY, USA: Nova Science Publishers, 365-388.

A main characteristic of human-driven dynamics of landscapes is habitat loss, leading to a degradation and fragmentation of natural land covers. This anthropogenic landscape change is often visible as the development of road systems or as urban growth. As a consequence of the pattern/process paradigm, these dynamics will have profound ecological impacts on biodiversity and ecosystem function, by means of edge effects, connectivity decline, home range reduction, and increased species mortality. In order to evidence the direct link between landscape patterns, their dynamics, and their influence on ecological communities, five case studies are discussed: (1) degradation of forest cover in the Collines department of Central Benin as a consequence of charcoal production, firewood collection and cotton production, (2) edge effects on rodent diversity in the Masako Forest Reserve in the Democratic Republic of the Congo, (3) potential impacts of road development for the mining industry on forest habitat quality in the territory of Kambove in the Democratic Republic of the Congo, (4) simulation of deforestation patterns in the region of Lubumbashi in the Democratic Republic of the Congo and the role of road networks and city proximity herein and (5) deforestation rates in Ubundu and Kisangani (Democratic Republic of the Congo) as a function of population density and proximity to the city limits.

Anthropisation et effets de lisière : impacts sur la diversité des Rongeurs dans la réserve forestière de Masako (Kisangani, République démocratique du Congo)

Léon IYONGO Waya MONGO, Marjolein VISSER, Charles DE CANNIÈRE,
Erik VERHEYEN, Benjamin DUDU AKAIBE, Joseph ULYEL ALI-PATHO & Jan BOGAERT

Tropical Conservation Science, 2012, **5**(3), 270-283.

Nous avons évalué l'impact anthropique sur la richesse, la diversité, l'abondance et la densité relative des Rongeurs dans quatre habitats de la réserve de Masako au nord-est de la République démocratique du Congo. Une forêt primaire à *Gilbertiodendron dewevrei* et trois habitats d'origine anthropique (forêt secondaire, jachère et zone de contact jachère/forêt secondaire (lisière)) ont été investigués de mai 2009 à avril 2010. Mille deux cent septante-cinq spécimens répartis entre 24 espèces et 5 familles inventoriées ont permis de quantifier des différences de composition et d'abondances entre un habitat non perturbé et des milieux anthropisés, ainsi qu'entre une lisière et des habitats adjacents. Nos résultats montrent une distribution non uniforme des Rongeurs dans les quatre milieux. La richesse et la diversité sont élevées en lisière et faibles en forêt primaire. Chaque milieu héberge une densité relative différente. Les plus fortes densités sont observées en forêt secondaire et jachère; la plus faible est observée en forêt primaire. Les abondances diffèrent significativement entre les habitats, à l'exception de la paire forêt secondaire-jachère. Les paramètres dans la lisière diffèrent de ceux des habitats adjacents, traduisant l'existence d'un effet de lisière. Les équivalences faibles obtenues dans tous les habitats traduisent l'instabilité relative de cet écosystème forestier. Le test de χ^2 atteste l'existence de l'effet «saison» sur les abondances des Rongeurs. De même, ce test confirme l'existence de l'effet «activités anthropiques» sur les abondances dans les milieux anthropisés, mais pas en forêt primaire.

Effets de lisière sur la teneur en eau et la température du sol à l'échelle du jardin systématique de l'INERA/Yangambi en République démocratique du Congo

Sylvain ALONGO LONGOMBA, Marjolein VISSER, Ferdinand KOMBELE BISHOSHA & Jan BOGAERT

Annales ISEA, 2013, **5**, 22-35.

Avec les changements d'occupation des sols en général, et en particulier la fragmentation forestière, la proportion de lisières tend à s'accroître dans les paysages forestiers. Pour mieux comprendre leur effet sur les ressources naturelles, leur rôle fonctionnel dans les paysages, il est nécessaire de les caractériser. Les études sur la réponse fonctionnelle des paramètres édaphiques à la fragmentation forestière sont rares en Cuvette centrale congolaise. C'est pourquoi une étude a été conduite pour caractériser la lisière entre la jachère (3-4 ans d'âge) et la forêt dense, puis évaluer son influence sur la réponse de la teneur en eau et la température du sol. La lisière a été déterminée par une approche microclimatique basée sur des mesures répétées de la température de l'air le long du transect franchissant la jachère et la forêt dense étudiées. Il ressort de cette étude que la lisière entre les deux occupations adjacentes du sol a une largeur de 80 m. En outre, la lisière est un habitat particulier caractérisé par de faibles valeurs de teneur en eau et par de grandes valeurs de température du sol comparativement à la forêt dense. Les trois types d'occupation du sol diffèrent significativement en ce qui concerne la variation de réponse des teneurs en eau et des températures du sol. Ces résultats montrent que la fragmentation des écosystèmes forestiers perturbe les continuités écologiques et entraîne des modifications pédoclimatiques importantes, susceptibles d'influencer plusieurs processus écologiques tels que la minéralisation de la matière organique du sol, l'aération du sol et d'autres activités biologiques du sol. Ces résultats indiquent aussi que la réserve forestière de l'INERA/Yangambi en République démocratique du Congo subit une pression anthropique assez forte dont il faut tenir compte pour une gestion durable de sols.

Propriétés et diagnostic de l'état agropédologique du sol de la série Yakondé après fragmentation de la forêt à Yangambi, République démocratique du Congo

Sylvain ALONGO LONGOMBA, Marjolein VISSER, Ferdinand KOMBELE BISHOSHA, Gilles COLINET & Jan BOGAERT

Annales ISEA, 2013, **5**(1), 36-51.

La fragmentation des forêts sous l'effet de l'agriculture itinérante accroît l'hétérogénéité d'occupation du sol et la proportion de lisières dans la région de Yangambi en République démocratique du Congo. Cette étude avait pour objectif d'évaluer, par la méthode de transect, la variabilité de réponse de paramètres physico-chimiques d'un ferralsol de la série Yakonde face aux effets de lisière jachère herbeuse-forêt dense d'origine anthropique. Le but visé était de faire un bon diagnostic des conséquences édaphiques de la fragmentation des forêts dans la région de Yangambi en République démocratique du Congo. Des échantillons de sols ont été prélevés le long des trois transects franchissant la jachère herbeuse, la zone de lisière et la forêt dense. Il a été observé que la zone de lisière entre la jachère et la forêt dense avait une largeur de 68 m. Les meilleures propriétés physico-chimiques des sols ont été obtenues dans la zone de la lisière et les moins bonnes sous la jachère herbeuse et la forêt dense. La zone de lisière a permis la conservation d'une bonne structure du sol (faible densité apparente) et l'amélioration significative des autres propriétés physico-chimiques du sol analysées. La fragmentation des forêts par la culture sur brûlis limite de façon significative ($p < 0,01$) les conséquences agronomiques d'une pédogenèse acidifiante qui caractérise les sols étudiés. Le pH-eau est passé de 4,1 à 4,7 et le pH-KCl de 3,6 à 4,02. De par leur nature géologique, les trois occupations du sol ont les mêmes classes texturales « limon sableux » (LS) et « sablo-limoneux » (SL) pour l'ensemble des couches étudiées. Cette texture peut exposer ces sols de haut de versant à la dégradation par l'érosion hydrique, au lessivage des cations échangeables et à l'acidification.

Effets de la fragmentation des forêts par l'agriculture itinérante sur la dégradation de quelques propriétés physiques d'un ferralsol échantillonné à Yangambi, République démocratique du Congo

Sylvain ALONGO LONGOMBA, Marjolein VISSER, Thomas DROUET, Ferdinand KOMBELE BISHOSHA, Gilles COLINET & Jan BOGAERT

Tropicultura, 2013, **31**(1), 36-43.

La connaissance des changements qui s'opèrent dans la couverture pédologique au niveau de la lisière forestière est nécessaire pour une meilleure compréhension de l'impact de la fragmentation des forêts sur les propriétés des sols. L'objectif de cette étude est d'évaluer les effets de la fragmentation des forêts causés par l'agriculture itinérante sur la texture, la densité apparente, la porosité totale et la conductivité hydraulique du sol dans les couches 0-10, 10-20 et 20-30 cm de profondeur par la méthode des transects dans une perspective de gestion durable des sols de la région de Yangambi. Les résultats obtenus montrent que la lisière entre la jachère herbeuse et la forêt dense a une largeur de 70 m. La dégradation de l'ensemble des propriétés physiques par rapport aux sols de la forêt dense est très significative ($p < 0,01$) au niveau des couches étudiées. La fragmentation des forêts par l'agriculture itinérante sur brûlis accroît le phénomène de perte sélective des argiles des couches superficielles du sol et par conséquent, augmente sa densité apparente et diminue sa perméabilité et sa porosité en fonction de la profondeur sous la jachère herbeuse et la lisière. Les données de texture associées à des classes texturales dans le triangle textural de la FAO indiquent qu'il y a une variation en texture du sol sous les différentes occupations pour les trois couches étudiées.

Effets de lisière et sex-ratio de Rongeurs forestiers dans un écosystème fragmenté en République démocratique du Congo (réserve de Masako, Kisangani)

Léon IYONGO WAYA MONGO, Charles DE CANNIÈRE, Joseph ULYEL ALI-PATHO, Benjamin DUDU AKAIBE, K. BUKASA, Erik VERHEYEN & Jan BOGAERT

Tropicultura, 2013, **31**(1), 3-9.

Une étude des effets de lisière sur les sex-ratios de six espèces de Rongeurs a été abordée dans la réserve de Masako à 15 km de Kisangani en République démocratique du Congo. Une collection de 1789 individus capturés durant deux ans a permis d'analyser les sex-ratios dans la jachère, la forêt secondaire et la lisière jachère/forêt secondaire. Les résultats ont été comparés à une distribution uniforme à l'aide du test χ^2 . Les mâles ont été plus capturés chez toutes les espèces, sauf chez *Lophuromys dudui*. Un sex-ratio global significativement en faveur des mâles est observé d'une année à l'autre. Globalement, le sex-ratio n'est pas statistiquement différent de 1/1 chez *Deomys*, *Hybomys* et *Lophuromys* mais significativement supérieur à 1/1 chez *Hylomyscus* et *Stochomys*. Chez *Praomys*, il est significativement supérieur à 1/1 en 2010 mais pas en 2011. Les mâles de *Hylomyscus*, *Praomys* et *Stochomys* et les femelles de *Lophuromys* ont été plus abondants dans les trois habitats. La lisière a été caractérisée par une dominance des femelles de *Deomys* et des sex-ratios non différents de 1/1 chez *Hylomyscus*, mais significativement plus grands que 1/1 chez *Praomys* et *Stochomys*. La différence de sex-ratio entre la lisière et ses habitats adjacents chez *Hylomyscus*, *Praomys* et *Stochomys* prouve un effet de lisière.

Impact de l'anthropisation sur les variables microclimatiques dans un écosystème forestier des environs de Kisangani (réserve de Masako, République démocratique du Congo)

Léon IYONGO WAYA MONGO, Joseph BULAMUZI BILHA, Christian IYONGO BOMPETSA, Stany LINANGELO BOKUNGU, Joseph ULYEL ALI-PATHO & Jan BOGAERT

Annales ISEA, 2013, **5**, 1-9.

La présente analyse l'impact du changement d'occupations du sol par les activités humaines sur les conditions microclimatiques dans la réserve forestière de Masako. Elle teste l'hypothèse selon laquelle l'anthropisation des habitats forestiers conduit à des modifications significatives des conditions abiotiques de ces habitats. Les variables abiotiques (vitesse du vent, température de l'air, humidité relative de l'air et indice de chaleur de l'air) ont été prélevées à l'aide des anémomètres *Kestrel 3000* et *Testo 410-2* dans 3 types d'occupation du sol différents (forêt primaire à *Gilbertiodendron deweveri*, champ avec système cultural traditionnel (brûlis) et champ sur système cultural agroforestier) d'avril à juillet 2010 à Masako. Les prélèvements se sont faits à l'intérieur des quadrants (50 m × 50 m) installés au coeur de chaque type d'occupation du sol (1 quadrant) avec l'idée d'éviter toute influence des lisières. Cinq points de prélèvement ont été retenus dans chaque quadrant pour avoir des répétitions de valeurs de chaque variable dans chaque occupation du sol. Les données prélevées ont permis de faire la comparaison entre un milieu non anthropisé (forêt à *Gilbertiodendron deweveri*) et les milieux d'origine anthropique (les champs de culture) à l'aide du test *t* de Student. Les résultats obtenus laissent entrevoir des différences significatives des variables mesurées particulièrement entre le milieu non anthropisé et ceux d'origine anthropique; ce qui atteste l'existence d'un réel effet de l'anthropisation sur les conditions microclimatiques des milieux exploités.

Structure spatiale des trois espèces les plus abondantes dans la réserve forestière de la Yoko, Ubundu, République démocratique du Congo

Sylvain KUMBA LUBEMBA, Hippolyte NSHIMBA SEYA WA MALALE, Léopold NDJELE MIANDA-BUNGI, Charles DE CANNIÈRE, Marjolein VISSER & Jan BOGAERT

Tropicultura, 2013, **31**(1), 53-61.

La structure spatiale des espèces est l'un des paramètres clés en écologie pour la compréhension des processus écologiques et du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Cette étude analyse la structure spatiale de trois espèces végétales à l'échelle locale. Il s'agit notamment de *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J.Léonard, *Scorodophloeus zenkeri* Harms et *Uapaca guineensis* Müll.Arg., avérées plus abondantes à la suite d'un inventaire forestier dans la réserve forestière de la Yoko en République démocratique du Congo. La méthode de Clark & Evans et celle de Hines & Hines, basées sur des distances entre voisins les plus proches, ont été utilisées. L'analyse a été réalisée dans deux parcelles de taille différente : 6,25 et 25 ha dans la même zone d'étude. La méthode de Clark & Evans a fait apparaître une distribution aléatoire dans la parcelle de 6,25 ha et une distribution agrégée dans celle de 25 ha, et ceci pour les trois espèces. La *T-Square Sampling Procedure* associée au test statistique de Hines & Hines a révélé une distribution agrégée aux deux étendues pour les trois espèces. Il ressort de cette étude que la structure agrégée est le principal modèle spatial observé chez les espèces les plus abondantes de la réserve forestière de la Yoko. Les conditions du milieu combinées au mode de dispersion des diaspores caractérisée par des faibles distances pourraient expliquer la distribution agrégée de ces espèces. La méthode de Clark & Evans s'est avérée sensible à l'effet de l'étendue inventoriée lors de l'analyse de la structure spatiale. En effet, la distribution aléatoire observée sur 6,25 ha est devenue agrégée après augmentation de l'étendue à 25 ha. Parce que moins sensible au changement de l'étendue, la *T-Square Sampling Procedure* apparaît plus adaptée pour l'analyse de la structure spatiale des espèces de cette forêt.

Contrasting patterns of carbon sequestration between *Gilbertiodendron dewevrei* monodominant forests and *Scorodophloeus zenkeri* mixed forests in the Central Congo basin

Benoît CASSART, Albert ANGBONGA BASIA, Hugues TITEUX, Enrique ANDIVIA & Quentin PONETTE

Plant Soil, 2016, DOI 10.1007/s11104-016-3130-8

Gilbertiodendron dewevrei (De Wild.) J.Léonard monodominant forests (MOF) and *Scorodophloeus zenkeri* Harms mixed forests (MIF) frequently co-occur on similar soil conditions in the Central Congo basin. Although tree species composition is known to impact C storage, the patterns of C sequestration between those contrasted forest types as well as the associated drivers remain unknown. Annual litterfall, as well as soil (forest floor and mineral soil down to 220 cm depth) organic C (SOC) and aboveground C (AGC) stocks were investigated in MIF and MOF located on highly weathered sandy soils in the Yoko Reserve (DRC). The annual leaf litterfall was similar under both forests but litterfall quality in MOF strongly differed by a set of traits related to organic matter recalcitrance. The SOC stock down to 220 cm was 55% higher under MOF compared to MIF, and the differences between forests remained significant down to 100 cm. While the combined SOC and AGC stocks were similar in both forests, the SOC stocks accounted for ca. 19 and 33% of the total C stocks in MIF and MOF, respectively. Because of similar litterfall C inputs, we conclude that the greater SOC accumulation under *G. dewevrei* results from a limitation of the decomposition rate, in agreement with the traits of the corresponding leaf litter.

Average leaf litter quality drives the decomposition of single-species, mixed-species and transplanted leaf litters for two contrasting tropical forest types in the Congo Basin (DRC)

Benoît CASSART, Albert ANGBONGA BASIA, Mathieu JONARD & Quentin PONETTE

Annals of Forest Science, 2020, **77**-33.

<https://doi.org/10.1007/s13595-020-00942-4>

Under similar site conditions, leaf litter decomposition beneath Central African rainforests was largely driven by average leaf litter quality. Although significant, the additional variability related to litter mixing and to the decomposition environment was limited. Under given site conditions, litter decomposition is expected to mainly depend on its average quality. However, the additional impacts of litter diversity as well as of the local decomposition environment remain rather inconclusive. This study investigates the litter mixture effects on decomposition and home-field advantage for two emblematic old growth forest types of the Congo Basin: the *Scorodophloeus zenkeri* Harms mixed forests and the evergreen *Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) J. Léonard monodominant forests. Based on a litterbag experiment, variations in leaf litter mass loss were measured from the eight most important tree species under mixed and monodominant forests and for all possible two-species combinations. Remaining mass was largely explained (90%) by a multivariate measure of initial litter quality including 11 functional traits, which performed better than any single leaf litter trait. For the litter mixtures, the average deviation from expectation based on simple additive effects ranged from slightly synergistic (+2.56%) to slightly antagonistic (-0.86%) after 1 and 6 months, respectively. Mixture identity and chemical dissimilarity contributed to explaining the mixing effects, yet the effect of chemical dissimilarity at the whole mixture level was only detected through an interaction with incubation time. In addition, the initial decomposition rates of *S. zenkeri* and *G. dewevrei* were accelerated under their own forest type. In agreement with the “home-field advantage” theory, our results highlighted that the functional composition of the host forest did have an indirect impact on decomposition. In addition, leaf litter decomposition was mainly controlled by average litter quality, which in turn was closely related to a multivariate measure of green leaf quality. This suggests that increased knowledge of tree species leaf traits in tropical forests would greatly help in better understanding the litter decomposition dynamics.

Annexe 4 : Extrait du rapport de résultats des projets de coopération au développement menés par les établissements d'enseignement supérieur de la fédération Wallonie-Bruxelles 2008-2013 & 2009-2014



Appui à l'organisation d'un master en aménagement forestier pour le renforcement des capacités des chercheurs congolais en vue de la relance socioéconomique de la République démocratique du Congo



Pays	République démocratique du Congo
Institutions partenaires	Université libre de Bruxelles, Université de Kisangani, Université catholique de Louvain, Université de Liège
Durée	2009-2014

/ VERS UN AMÉNAGEMENT FORESTIER DURABLE ET RESPECTUEUX DES POPULATIONS EN RÉPUBLIQUE DÉMOCRATIQUE DU CONGO

Le massif forestier congolais est le deuxième plus grand massif de forêts tropicales de la planète. Son importance écologique est majeure pour la RD Congo et les cinq autres pays qu'il couvre, mais aussi pour la communauté internationale. Ce bassin forestier est aussi l'objet de vives convulsions et est une source récurrente de conflits pour l'utilisation de ses ressources. Ce n'est qu'en 2002 que la notion de durabilité a été introduite avec le code forestier. Peu connu et surtout peu respecté, cet outil législatif a été l'élément central de ce projet, chargé de former des forestiers capables de l'appliquer sur le terrain.

Le code forestier congolais, en vigueur depuis 2002, introduit la notion de durabilité dans l'aménagement forestier et prévoit la création d'un cadastre forestier et de commissions consultatives. Il oblige à prendre en compte l'intérêt des populations locales. Malheureusement, cet instrument législatif est insuffisamment vulgarisé et est donc méconnu tant des agents forestiers chargés de le mettre en œuvre que de la population vivant de la forêt. En conséquence, il est peu ou pas appliqué sur le terrain.

UNE FORMATION ADAPTÉE AUX BESOINS DU TERRAIN

En 2009, vingt étudiants agronomes ou forestiers ont entamé un master en aménagement forestier durable à la Faculté des sciences agronomiques de Kisangani. Pour assurer la mise en œuvre efficace du code forestier, un travail d'éducation, de formation et de vulgarisation s'est en effet imposé car, jusqu'à cette date, les ressources humaines qualifiées faisaient cruellement défaut.

L'ensemble des cours a été dispensé par une équipe mixte de professeurs d'universités belges, et de professeurs et assistants congolais spécialisés en gestion durable des forêts. Cette même équipe a assuré l'encadrement des étudiants pour la réalisation de leurs recherches sur le terrain et la rédaction de leurs mémoires. Ceux-ci ont porté sur des thématiques variées dans les domaines de l'écologie forestière, de la géomatique, de la biologie du bois et de l'écologie du paysage, telles que l'étude de l'effet de lisière sur la distribution spatiotemporelle des rongeurs dans un écosystème anthropisé en région tropicale ou l'estimation du stockage de carbone et du volume dans les plantations expérimentales de l'Institut national d'études et de recherches agronomiques (INERA) à Yangambi.

Au terme de la formation, 16 des 20 étudiants ont réussi leurs examens, défendu leur mémoire et ont été diplômés.

De plus, le projet a apporté son soutien à deux revues locales pour la publication des résultats de ces recherches.

Pour Jan Bogaert, coordonnateur Nord et professeur à l'ULiège, « ce fut un grand succès d'avoir pu boucler ce master en 18 mois. En RD Congo, ce n'est pas facile, et ce résultat a aussi pu être atteint grâce au coordonnateur local ». Au terme de ce master, les diplômés ont repris leur poste à l'université, dans l'administration ou dans leur centre de recherche. Ils vont donc pouvoir valoriser les nouvelles connaissances qu'ils ont acquises, au bénéfice d'une gestion plus durable de la forêt.



© Joy Stein/Shutterstock.com

D'ÉTUDIANT À ENSEIGNANT

Jean de Dieu Malongola Wandonge est diplômé du master en aménagement durable des forêts (2010). Il est enseignant-chercheur à l'Institut facultaire des sciences agronomiques de Yangambi où il enseigne le cours d'écosystèmes forestiers et de gestion des aires protégées. Il est aussi chargé de la cellule aménagement de l'ONG OCEAN (Organisation concertée des écologistes et amis de la nature) et il participe à l'élaboration de la cartographie des forêts d'Isangi, une activité du programme des Nations unies sur la réduction des émissions liées à la déforestation et à la dégradation des forêts (REDD) en RD Congo.

À Isangi, les paysans continuent à pratiquer l'agriculture sur brûlis, détruisant les forêts. La cartographie permet d'identifier les ressources des forêts. Jean de Dieu Malongola estime que la cartographie aide les communautés paysannes à découvrir les activités qui peuvent être menées dans la forêt en dehors de l'agriculture. Pour lui, l'élaboration de ces cartes est l'occasion pour ces communautés de planifier la protection des forêts au profit des générations futures.

Quatre candidats ont également été sélectionnés afin de réaliser une thèse de doctorat et d'assurer la relève des professeurs de l'Université de Kisangani. Deux thèses ont été défendues en décembre 2015 et les deux autres sont en cours de finalisation.

« Sur la base des thèses de doctorat, nous allons publier un livre », explique Jan Bogaert. Les doctorants ont conçu leur thèse sous forme d'articles scientifiques qui vont pouvoir être publiés. « Les deux thèses qui sont en train d'être finalisées ont aussi été conçues de cette manière. Nous devrions bientôt avoir tous les chapitres pour passer à l'édition de la publication » ajoute-t-il.

« Plusieurs diplômés du master ont aussi obtenu un financement en dehors du projet pour continuer leurs recherches en vue d'un doctorat. Ils deviendront enseignants et cela générera un important effet multiplicateur », conclut Jan Bogaert.

EN SAVOIR +



MENIKO TO HULLU, Jean Pierre Pitchou, *Étude de l'effet de lisière sur la distribution spatio-temporelle des rongeurs dans un écosystème anthropisé en région tropicale: Réserve forestière de Masako (Kisangani, RDC)*. Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme d'études supérieures en aménagement durable des forêts, Université de Kisangani, 2011.



Les forêts de la Tshopo : écologie, histoire et composition

Les forêts du bassin du Congo constituent le deuxième plus grand massif de forêts tropicales au monde. Depuis longtemps, les conflits d'usages y ont été nombreux. Afin de préserver ses services écosystémiques, l'exploitation de ces forêts devrait intégrer les principes de l'aménagement durable. Un travail d'information, d'éducation, de formation et de vulgarisation s'impose donc au sein de la société congolaise. La coopération universitaire constitue un moyen approprié de répondre à ce besoin de formations au profit de tous les acteurs concernés par les ressources présentes au sein des forêts de la Tshopo (ex Province orientale).

Un projet interuniversitaire ciblé financé par l'ARES (ex CUD) intitulé « Appui à l'organisation d'un master en Aménagement forestier pour le renforcement des capacités des chercheurs congolais en vue de la relance socio-économique de la République démocratique du Congo – AFORCO » prévoyait deux activités principales : une formation de troisième cycle et la réalisation de thèses de doctorat dans des disciplines pertinentes pour l'aménagement forestier. Les capacités de 16 experts ont été renforcées à travers un DES en aménagement forestier durable à l'université de Kisangani (2009-2011) ; en décembre 2015, deux thèses de doctorat ont été présentées et défendues à Gembloux Agro-Bio Tech dans les domaines de la biologie du bois et de l'écologie du paysage.

Cet ouvrage donne une revue des études concrétisées grâce au projet AFORCO et des projets apparentés, principalement sous forme de travaux de fin d'études et de thèses de doctorat portant sur les écosystèmes forestiers de la Tshopo. Ce livre s'adresse d'abord aux chercheurs préoccupés par les défis du développement durable dans des pays en voie de développement caractérisés par la présence de ressources naturelles encore abondantes. Les études présentées mettent en évidence la valeur ajoutée de la coopération universitaire, la nécessité de collaborations scientifiques de longue durée et les synergies potentielles d'échanges académiques Nord-Sud.