



**FACULTE DE PHARMACIE**  
**Equipe « Dynamiques des Systèmes Anthropisés »**  
**Laboratoire de Biodiversité Végétale et Fongique**

**THÈSE**

présentée pour l'obtention du

**DOCTORAT EN BIOLOGIE-SANTÉ**  
**Spécialité : Botanique**

**SUCCESSIONS SECONDAIRES POST-CULTURALES EN FORÊT DENSE SEMI-DÉCIDUE DE SANAIMBO (CÔTE D'IVOIRE) : NATURE, STRUCTURE ET ORGANISATION FONCTIONNELLE DE LA VÉGÉTATION**

par

**Justin KASSI N'DJA**

Soutenue le **20 décembre 2006**

**JURY**

<b>Professeur Guillaume DECOCQ</b>	Université de Picardie Jules Verne	Directeur de thèse
<b>Professeur Annik SCHNITZLER</b>	Université Paul Verlaine de Metz	Présidente
<b>Professeur Brice SINSIN</b>	Université d'Abomey-Calavi	Rapporteur
<b>Docteur Bruno de FOUCAULT</b>	Université de Lille 2	Rapporteur
<b>Professeur Marc-André FLINIAUX</b>	Université de Picardie Jules Verne	Examinateur

## REMERCIEMENTS

La présente thèse sur la forêt classée de Sanaïmbo n'aurait pu être réalisée sans la sollicitude et l'encouragement des personnalités pour lesquelles nous aimerions exprimer ici une très profonde gratitude.

La rencontre de Monsieur le Professeur Guillaume DECOCQ a été pour nous déterminante. Nous lui devons notre initiation à la phytosociologie synusiale. Son exigence particulière nous a permis d'acquérir une expérience raisonnée, tant sur le terrain qu'au sein du Laboratoire de Botanique. Il nous a aussi fourni la documentation nécessaire et n'a cessé de nous prodiguer des conseils et encouragements. Nous mesurons donc pleinement la part qu'il a prise dans la conduite de notre travail et le prions de trouver, ici, l'expression de notre respectueuse reconnaissance. Nous remercions également toute la famille DECOCQ pour l'accueil amical qu'elle nous a réservé lors de notre premier jour en France.

Nous tenons tout d'abord à remercier tous les membres du jury : Madame le Professeur Annik SCHNITZLER, d'avoir accepté de présider le jury de cette thèse, Monsieur le Professeur Brice SINSIN et Monsieur le Docteur Bruno de FOUCAULT, qui ont gentiment accepté de rapporter ce travail et Monsieur le Professeur Marc-André FLINIAUX qui a accepté de le juger. Leurs remarques et suggestions lors de la lecture de mon rapport m'ont permis d'apporter des améliorations à la qualité de ce dernier.

Nous sommes particulièrement reconnaissant à Monsieur le Professeur Jean LEJOLY, Directeur du Laboratoire de Botanique systématique et de Phytosociologie de l'Université libre de Bruxelles, grand spécialiste de la flore et de la végétation africaines, qui n'a malheureusement pas pu participer à ce jury. Nous le remercions pour son accueil au sein de son Laboratoire à Bruxelles, ainsi que pour ses corrections sur notre catalogue floristique.

Nous remercions Monsieur Olivier CHABRERIE, Maître de conférences au Laboratoire de Botanique, qui nous a fait connaître la forêt de Compiègne et apprécier la Normandie.

Nous témoignons notre sympathie à Mesdames les Docteurs Déborah CLOSSET-KOPP, Sophie LEGRANDIC, Maîtres de conférences, et Monsieur Robert SAGUEZ, Technicien au Laboratoire de Biodiversité Végétale et Fongique.

Nous remercions l'Ecole Doctorale «Science et Santé», notamment son Directeur, le Professeur Jean-Noël BARBOTIN, et Mesdames Irène RASOARINORO et Virginie PECOURT, secrétaires de l'Ecole Doctorale.

Nous sommes très honorés de l'intérêt que portent à notre travail Monsieur le Professeur Jean-Roger WATTEZ et Madame Annie WATTEZ, éminents spécialistes de la végétation du nord de la France.

Parmi les personnes qui nous ont particulièrement soutenu et incité à continuer nos recherches dans cette forêt, nous devons rendre un hommage au Docteur Georges AMAN Kadio de l'Université de Cocody-Abidjan, pour avoir participé à toutes nos démarches en vue d'obtenir notre inscription à Amiens et d'avoir accepté de nous héberger sur le terrain, ce qui a facilité la réalisation de la phase pratique de ce travail. Nous remercions également toute sa famille à N'Gohinou.

Monsieur AMAN N'Goran Edmond, notre principal interlocuteur, a su nous conseiller à bon escient et nous a aidé à contacter les chefs exploitants de la forêt classée. Il a partagé tous ses repas avec nous, durant les moments où nous dormions au village. Nous lui adressons nos sincères remerciements pour sa gentillesse.

Dans les villages et campements riverains de la forêt classée, l'accueil que nous ont réservé les habitants a toujours été chaleureux. Nous avons eu droit à des ragoûts d'ignames, au maïs, à de l'arachide grillée et au vin de palme, ce qui a été très apprécié par l'équipe. Nous remercions tous les villageois qui nous ont fourni des renseignements pour construire ce document.

Cette thèse a nécessité des investigations d'un bout à l'autre de la forêt classée qui n'auraient pas pu être réalisées dans les temps impartis sans l'aide efficace de Monsieur ASSI Yapo Jean, technicien botaniste à l'Université Cocody-Abidjan. Il n'a jamais hésité à parcourir avec nous, à pied, les longs sentiers forestiers.

Nous n'oublions pas non plus de remercier toutes les autres personnes qui ont accepté de nous accompagner pour travailler sur le terrain ; leur parfaite connaissance du terrain a grandement contribué au bon déroulement de cette phase.

Le personnel du Centre National de Floristique de l'Université de Cocody-Abidjan n'a pas ménagé ses efforts, lors de nos séjours, pour nous aider. Nous remercions son Directeur le Professeur N'GUESSAN Edouard, les Docteurs AKE ASSI Emma, BORAUD Maxime, la secrétaire Mme ANDO Sopia Antoinette épouse EPONON et tout le personnel.

Nous remercions les autorités de la SODEFOR pour nous avoir autorisé à travailler dans cette forêt classée.

Nos plus vifs remerciements vont également à Monsieur le Professeur Laurent AKE ASSI, pour son aide à l'indentification des échantillons botaniques.

Monsieur le Professeur YAO N'Guessan Thomas, de l'Université de Cocody-Abidjan, reste inoubliable pour son soutien à notre formation.

Notre gratitude va aux enseignants de l'UFR Biosciences de l'Université Cocody-Abidjan, en particulier aux Professeurs TRAORE Dossahoua, AKE Séverin, TANO Yao, ATINDEHOU Kamanzi et aux Docteurs DA Koueté, EGNANKOU Wadja, N'GUESSAN Koffi, KOUAME François, à qui nous devons notre formation jusqu'au DEA de Botanique-Option Ecologie Végétale.

Pour réaliser nos recherches doctorales, nous avons bénéficié d'une bourse octroyée par le Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique de la Côte d'Ivoire. Nous espérons qu'en retour le contribuable ivoirien trouvera satisfaction aux résultats de ces travaux.

Nos plus profonds remerciements vont à Monique TOHOUE, Klaus HENNENRG, Emmanuelle Sebert, Irène KASSI, Marie Laure DEDE, Mohamed KARAMOKO, Nicaise AKEDRIN, Annick KOULIBALY, Jean KOUAO, Danho NEUBA, Marie-Esther TOURE Awa, Amadé OUEDRAOGO, Olga YONGO, Joseph IPOU, Nadine NGAYILA, Nazaire et mon compatriote Jacques ATTOUMBRE qui m'ont soutenu et supporté pendant ces trois années. Leur amitié est précieuse et a été d'un grand réconfort.

À l'heure de rendre ce mémoire, j'ai une pensée profonde pour mes parents, mes frères et sœurs en Côte d'Ivoire qui m'ont entouré de leur affection tout au long de ma formation. Que mon père et ma mère sachent qu'ils ne sont pas étrangers à mon orientation vers le milieu forestier.

Justin KASSI N'DJA

**Successions secondaires post-culturelles en forêt dense semi-décidue de Sanaimbo (Côte d'Ivoire) : nature, structure et organisation fonctionnelle de la végétation.**

**Résumé-** La succession secondaire post-culturelle a été étudiée le long d'une chronoséquence de 64 jachères incluses dans une matrice de forêt dense semi-décidue (forêt de Sanaimbo, Côte d'Ivoire). Après analyse de la flore locale, qui compte 670 espèces, nous avons utilisé la méthode phytosociologique synusiale intégrée pour décrire les assemblages d'espèces le long de la chronoséquence et construire un modèle qualitatif de la dynamique spatio-temporelle des communautés végétales. Les attributs structurels et fonctionnels de la diversité végétale ont ensuite été analysés de manière quantitative. Une forêt secondaire proche de la forêt ancienne se reconstitue spontanément dès la trentième année suivant l'abandon des champs. Nos analyses montrent que cette forêt peut recouvrer la structure et la fonction au cours de la quatrième décennie de recolonisation, et la composition spécifique une décennie plus tard. L'invasion précoce par *Chromolaena odorata* ne semble pas altérer durablement la succession secondaire. La succession mise en évidence est hautement déterministe, conformément aux prédictions de la théorie des niches et du modèle de tolérance. Toutefois, une part de hasard intervient, en particulier dans les tout premiers stades de la succession qui semblent plus sensibles aux facteurs historiques, en particulier la proximité et la densité forestières, la durée de mise en culture, le type de culture et la conservation de rémanents. Sous certaines conditions, l'agriculture traditionnelle apparaît comme un mode d'exploitation durable des terres, qui pourrait même contribuer à maintenir un niveau élevé de biodiversité, par la conservation de la mosaïque successioneuse.

**Mots clés :** Succession secondaire – Forêt tropicale – Agriculture traditionnelle – Chronoséquence – Biodiversité végétale – Niche écologique – Phytosociologie – Systémique – Facteurs historiques – Développement durable.

**Postcultural secondary successions in a semi-deciduous tropical forest (Sanaimbo, Ivory Coast): species composition, structure, and functional organisation of plant communities**

**Summary-** Postcultural secondary successions have been investigated along a chronosequence of 64 fallows embedded into a semi-deciduous tropical forest matrix (Sanaimbo forest, Ivory Coast). I surveyed the local species pool, which includes 670 plant species. Then I described species assemblages along the chronosequence using an integrated synusial approach to build up a qualitative model of the spatio-temporal dynamics of plant communities. Structural and functional attributes of plant diversity were then quantitatively described. A secondary forest resembling the old-growth one spontaneously develops as soon as 30 years after field abandonment. Our analyses indicate that this forest may recover structure and function during the fourth decade of recolonization, and species composition one decade later. The early invasion by *Chromolaena odorata* did not appear to slow down the succession. I found a highly deterministic succession, consistently with predictions of both the niche theory and the tolerance model. However, hazard may play a significant role, especially in the earliest stages of the succession that seem to be sensitive to historical factors, like e.g., forest proximity and density, cultivation duration, former crops, and remnant density. Under certain conditions, shifting cultivation may be a sustainable land use which might even contribute to a high biodiversity maintenance by conserving the successional mosaic.

**Key words:** Secondary succession – Tropical forest – Shifting cultivation – Chronosequence – Plant biodiversity – Niche partitioning – Phytosociology – Systemic – Historical factors – Sustainability.



Equipe "Dynamiques des Systèmes Anthropisés" ; Prof. G. Decocq).  
Laboratoire de Biodiversité végétale et fongique - 1 rue des Louvels, F-80037 Amiens.

## Table des Matières

<b>Introduction</b> .....	6
<b>Chapitre 1 : Successions post-culturelles en système forestier tropical : essai de synthèse bibliographique</b> .....	12
1.1 Définition des successions.....	13
1.2 Modèles successioneux et stratégies.....	14
1.2.1 Modèles déterministes.....	15
1.2.2 Modèles partiellement déterministes.....	16
1.2.3 Modèle aléatoire de Lawton.....	17
1.2.4 Approches hiérarchisées.....	18
1.3. Successions secondaires post-culturelles.....	20
1.3.1. Différentes étapes et stratégies adaptatives.....	21
1.3.2. Relations avec la biodiversité végétale.....	26
1.3.2.1. Diversités spécifique et phytocénologique.....	27
1.3.2.2. Attributs structureux de la biodiversité.....	28
1.3.2.3. Diversité fonctionnelle.....	30
1.4. Conclusion et objectifs de la thèse.....	32
<b>Chapitre 2 : Aire d'étude et méthodologie générale</b> .....	33
2.1. Aire d'étude : la forêt classée de Sanaimbo.....	34
2.1.1. Situation géographique.....	34
2.1.2. Géomorphologie et édaphologie.....	35
2.1.3. Climat.....	36
2.1.4. Influence des activités humaines.....	38
2.1.4.1 Origine et composition de la population riveraine.....	38
2.1.4.2 L'agriculture.....	39
2.1.4.3 La chasse.....	41
2.1.4.4 L'artisanat.....	42
2.1.4.5 Les activités de cueillette.....	42
2.1.4.6 Les feux.....	43

2.1.4.7 L'exploitation forestière.....	43
2.1.4.8 L'élevage.....	43
2.1.5. Végétation.....	43
2.2. Échantillonnage et relevés de terrain.....	48
2.2.1. Plan d'échantillonnage.....	48
2.2.2. Relevés phytosociologiques et données mésologiques.....	48
2.2.3. Inventaires botaniques complémentaires.....	51
2.3. Analyse des données.....	52
2.3.1. Analyses floristiques .....	52
2.3.2. Analyses phytosociologique et systématique.....	56
2.3.3. Analyses structurelles et fonctionnelles.....	57
2.3.4. Recherche de l'importance des facteurs historiques.....	59
<b>Chapitre 3 : La flore de la forêt de Sanaimbo : analyse floristique du réservoir local d'espèces.....</b>	<b>60</b>
3.1 Introduction.....	61
3.2 Aire d'étude et méthode.....	61
3.3 Résultats.....	62
3.3.1 Composition floristique.....	62
3.3.2 Phytochories.....	65
3.3.3 Types biologiques et modes de dispersion des diaspores.....	65
3.4 Discussion.....	67
3.5 Conclusion.....	72
<b>Chapitre 4 : La diversité phytocœnologique de la forêt de Sanaimbo : analyses phytosociologique intégrée et systématique des assemblages d'espèces.....</b>	<b>73</b>
4.1 Introduction.....	74
4.2 Aire d'étude et méthode.....	75
4.2.1 Aire d'étude.....	75
4.2.2 Plan d'échantillonnage et relevés.....	75
4.2.3 Analyse structurelle.....	75
4.2.4 Analyse phytosociologique intégrée.....	75
4.2.4.1 Etape synusologique.....	75

4.2.4.2 Etape phytocœnotique .....	76
4.2.5 Modélisation systémique.....	76
4.3 Résultats-Discussion .....	77
4.3.1 Structure spatio-temporelle de la végétation.....	77
4.3.2 Synusies sous-arbustives (strate S <sub>3</sub> ).....	78
4.3.3 Synusies arbustives basses (strate S <sub>2</sub> ).....	100
4.3.4 Synusies arbustives hautes (strate S <sub>1</sub> ).....	111
4.3.5 Synusies arborescentes dominées (strate A <sub>2</sub> ).....	118
4.3.6 Synusies arborescentes hautes (strate A <sub>1</sub> ).....	125
4.3.7 Synusies herbacées (strate H).....	130
4.3.8 Phytocœnoses.....	137
4.4 Conclusion : le système de recolonisation post-cultural.....	143

## **Chapitre 5 : Agencement spatio-temporel des espèces et des communautés végétales :**

<b>nature, structure et organisation fonctionnelle de la biodiversité.....</b>	<b>150</b>
5.1 Introduction.....	151
5.2 Aire d'étude.....	153
5.3 Méthode.....	153
5.3.1 Plan d'échantillonnage et relevés.....	153
5.3.2 Analyses des données.....	153
5.4 Résultats.....	156
5.4.1 Assemblages d'espèces.....	156
5.4.2 Attributs structurels de la diversité.....	161
5.4.3 Phytochories et traits de vie.....	164
5.5 Discussion.....	169
5.5.1 Diversité des espèces dans l'espace.....	169
5.5.2 Diversité des espèces dans le temps.....	171
5.5.3 Implications pour la conservation.....	174

## **Chapitre 6 : Importance des facteurs historiques : influence des pratiques culturelles sur la diversité des stades post-cultureux.....**

<b>sur la diversité des stades post-cultureux.....</b>	<b>179</b>
6.1 Introduction.....	180
6.2 Aire d'étude.....	181

6.3 Méthode.....	181
6.3.1 Plan d'échantillonnage et relevés.....	181
6.3.2 Analyse des données.....	181
6.4 Résultats.....	184
6.4.1 Composition floristique.....	184
6.4.2 Attributs structurels et traits de vie.....	184
6.4.3 Régénération des espèces rémanentes.....	186
6.5 Discussion .....	187
6.6 Conclusion.....	190
<b>Conclusion générale et perspectives.....</b>	<b>191</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>196</b>

## **Annexes**

Annexe 1 : Catalogue floristique de la forêt de Sanaimbo

Annexe 2 : Compléments aux tableaux phytosociologiques : localisation des relevés et espèces accidentelles

Annexe 3 : Synoptique des groupements végétaux, associations végétales synusiales et coenoassociations décrits dans le chapitre 4 avec les espèces ayant servi à les nommer



## INTRODUCTION

Les forêts tropicales humides sont les écosystèmes forestiers les plus complexes et les plus diversifiés de la planète (*e.g.*, Hubbell & Foster, 1983 ; Wilson, 2000 ; Puig, 2001), au point qu'un nombre important d'entre elles fait partie des « points chauds » de la biodiversité mondiale et constitue une priorité en matière de conservation de la nature (Myers *et al.*, 2000). Ces forêts sont souvent considérées comme suffisamment résilientes pour se régénérer après une perturbation (Puig, 2001). Seule une exploitation intense et/ou prolongée, provoquant une rupture dans la continuité forestière, serait capable de faire dévier la trajectoire dynamique vers la mise en place d'une forêt secondaire ou, plus exactement, différents types de forêts secondaires (Poinsier, 1947). Bien sûr, toutes les régions tropicales ont une longue tradition d'exploitation des terres boisées. Des données récentes sont même venues suggérer un rôle non négligeable des activités humaines du passé sur la biodiversité actuelle des forêts tropicales (van Gemerden *et al.*, 2003a), si bien que ce que nous prenions hier comme des forêts primaires, voire « vierges », doit aujourd'hui être considéré comme de vieilles forêts plus ou moins secondaires (van Gemerden *et al.*, 2003 b; Willis *et al.*, 2004) ou, tout simplement, des forêts anciennes (Hermy *et al.*, 1999). Cependant, l'essor démographique que connaissent actuellement ces régions entraîne des besoins croissants en terres agricoles et en bois de feu. Il s'en suit une intensification des défrichements, ce qui compromet, à moyen terme, la préservation de la biodiversité et le développement durable de ces régions. Actuellement, dans toutes les régions tropicales du globe, les forêts « primaires », c'est-à-dire les forêts soustraites à une influence anthropique significative et soumises uniquement aux processus sylvigénétiques naturels, ont considérablement régressé sous la pression d'une exploitation de plus en plus intensive et d'une anthropisation quasi généralisée de la végétation. À titre d'exemple, la déforestation des forêts tropicales qui représentait annuellement des surfaces d'environ 7 millions d'hectares dans les années 1970 atteint actuellement environ 15 millions d'hectares chaque année (FAO, 1996). Ces écosystèmes subissent une forte déplétion de leur surface, qui est directement liée à la croissance démographique (Millet, 2003). De 1,8 milliards en 1950, la population des pays tropicaux est passée à 4,9 milliards en 2000 et une population de 6,9 milliards est prévue pour 2030 (Wright, 2005). Si une nouvelle « révolution verte » n'intervient pas, certains scénarios évaluent à 109 millions d'hectares la surface d'écosystèmes « naturels » qui seront convertis en terrains agricoles d'ici 2050 (Tilman *et al.*, 2001). C'est dans ce contexte que l'étude des menaces écologiques liées aux changements globaux, ainsi que l'évaluation du stock des ressources mondiales sont devenues des thèmes prioritaires pour la communauté scientifique mondiale, en particulier depuis la tenue du Sommet de Rio de Janeiro en 1992, baptisé « Sommet de la Terre », qui fut suivi de la Conférence de Johannesburg en 2002 sur le développement durable, puis du Sommet de Montréal en

2005 sur les changements globaux. Par exemple, la Conférence de Johannesburg de 2002 a fixé comme objectif l'enrayement de l'érosion de la biodiversité aux échelles locale, nationale et mondiale à l'horizon 2010, tout en reconnaissant explicitement la nécessité d'élaborer des indicateurs permettant un suivi de cette biodiversité (Balmford *et al.*, 2005a,b). Les forêts, et en particulier celles de la zone intertropicale, tiennent une place prépondérante, sans doute en raison de leurs fonctions écologiques réelles ou supposées : « poumons de la planète », « réserves de biodiversité », « patrimoine génétique mondial », etc. (Tsayem, 2002). Le sujet mobilise différentes catégories d'acteurs : chercheurs, experts, bailleurs de fonds, groupes de pression, associations de protection de l'environnement, médias, etc. Tous pointent du doigt la croissance démographique, l'urbanisation, l'exploitation forestière et particulièrement les défrichements agricoles comme étant la première ou la principale cause de la déforestation en milieu tropical (Ropert & Roberts, 1999). Elle crée des zones de déforestation de grande ampleur (« deforestation hotspot » ou « active deforestation area », Tsayem, 2002), avec ses corollaires : dégradation des sols et perte de biodiversité. La nécessité d'une gestion équilibrée des espaces naturels constitue donc un enjeu qui n'intéresse pas que les seuls spécialistes de l'écologie. Les implications économiques et sociales des diverses modalités possibles de mise en valeur forestière amènent régulièrement des institutions telles que la FAO, l'UNESCO ou la Banque mondiale, à s'interroger sur la fonction de la forêt dans le développement durable (Huguet, 1982 ; Buttoud, 1989 ; Buttoud, 1991; FAO, 1996). Au-delà de la préoccupation salutaire de conserver la ressource biologique, c'est la prise de conscience de l'intérêt qu'elle présente pour la société qui peut freiner la tendance actuelle à la dégradation du couvert forestier tropical. La gestion des forêts tropicales est donc une question d'écologie et d'économie par laquelle de nombreuses disciplines scientifiques sont interpellées. Elle est discutée à partir d'un modèle inspiré de la comptabilité d'entreprise, avec une échelle spatio-temporelle adaptée à l'envergure des ressources d'actifs et des charges et produits d'exploitation en cause dans le défi du développement durable (Opdecamp, 1997).

La réduction des surfaces forestières débouche sur des troubles socio-politiques qui entraînent des déplacements massifs de populations (exemples de la Côte d'Ivoire, du Burkina-Faso...). De tels faits amènent de nombreuses organisations non gouvernementales (ONG) et agences de coopérations bilatérales et multilatérales à réorienter leurs aides au développement en intégrant la gestion des forêts. Il est question de protéger et préserver ce qui demeure et de restaurer les espaces dégradés. Or, selon Puig (2001), « conserver » la forêt ne signifie pas pour autant de conserver l'intégralité des surfaces encore couvertes sans y toucher. Selon lui, la forêt est au service de l'Homme et non l'inverse ; elle doit pouvoir satisfaire les besoins de ce dernier, « aujourd'hui comme demain ». D'ailleurs, certains pays comme le Brésil et la Malaisie revendiquent leur droit de décider d'utiliser leurs ressources forestières pour leur développement. Les forêts tropicales se trouvent donc à la croisée, d'une part, du

regard du Nord, préoccupé par des considérations environnementalistes, et, d'autre part, de la vision du Sud, guidé par sa volonté de se développer. Le choix du modèle de reconstitution est essentiel. Comment peut-on « aider » les forêts à se régénérer et à être rentables ? Les techniques employées dépendent de plusieurs facteurs relevant tout autant de considérations techniques et économiques qu'écologiques et sociales (Blanc, 1998). La régénération artificielle avait été privilégiée dans les pays en développement (SODEFOR, 1988 ; Blanc, 1998). Les forêts secondaires servaient à cultiver de nouvelles espèces exotiques combinant un faible coût et une haute productivité, comme le teck (*Tectona grandis*), pour de nouvelles industries. Anh (1994) suppose que c'est cette technique qui répond le mieux aux problématiques de développement des zones rurales. Bien qu'économiquement intéressante (Lamb & Tomlinson, 1994), cette technique ne présente qu'un intérêt limité sur le plan écologique (Blanc, 1998). Une alternative intéressante consiste en l'utilisation des espèces locales pour tenter de recréer l'écosystème d'origine avec ses espèces caractéristiques (Lamb, 1994). Il s'agit en fait de « faciliter » la dynamique naturelle de reconstitution de la forêt primaire, en reproduisant certains processus dynamiques caractéristiques des successions secondaires (Blanc, 1998). Selon cet auteur, c'est l'identification d'espèces clefs, de leur tempérament et de leur rôle dans la dynamique forestière qui constitue la base scientifique des interventions sylvicoles. Pour Vallauri & Schwoehrer (2000), l'exemple d'une restauration écologique réussie est à prendre dans la dynamique naturelle des forêts, en cherchant à imiter leur biodiversité, leur structure et leur fonctionnement, ainsi qu'en tirant profit de leur capacité naturelle de cicatrisation (ou résilience). Aussi, une telle approche repose sur une connaissance approfondie des successions se mettant en place spontanément après un épisode de mise en culture d'une parcelle forestière (Ewel, 1980). Considérées à tort comme des « déchets forestiers » (Aubréville, 1947), sans ressource commercialisable (tels que les bois commerciaux, les plantes alimentaires, plantes médicinales...), peu d'études ont porté sur la biodiversité, la structure ou l'organisation fonctionnelle des forêts secondaires. C'est cette lacune que nous souhaitons contribuer à combler à travers cette thèse.

En Côte d'Ivoire, pendant longtemps, la dégradation du milieu naturel n'a pas vraiment préoccupé la population et la destruction de la végétation était considérée comme un bien pour l'activité agricole, indispensable au développement économique de ce pays aux ressources minières par ailleurs limitées. En effet, l'économie du pays repose principalement sur l'agriculture, à laquelle on rattache l'exploitation des bois commerciaux. Les principaux produits de cette agriculture sont le café, le cacao, le palmier à huile, l'hévéa, l'ananas et la banane. Toutes ces cultures se font au détriment de la forêt. Ainsi, depuis les années 1950 et même actuellement, on assiste à une destruction et à une dégradation sans cesse croissantes des écosystèmes forestiers du fait, principalement, de l'exploitation anarchique du bois et d'un développement agricole très important des plantations de

cacaoyers et de caféiers liées aux exploitations de type familial. Comme dans la plupart des pays du Sud, le charbon de bois est pratiquement la seule source d'énergie pour les ménages. En de nombreuses localités, la forêt primaire majestueuse a donc été remplacée par des forêts « secondaires », de moindre intérêt économique et patrimonial. La Côte d'Ivoire est placée parmi les pays où la déforestation s'est le plus accrue avec le Nigeria, Madagascar, le Vietnam, la Thaïlande et les Philippines (SODEFOR, 1977 ; Lanly, 1969, 1982 ; Millet, 2003). Pourtant, à la fin du siècle dernier, ce pays possédait la plus belle forêt d'Afrique de l'Ouest, avec une superficie de l'ordre de 15 millions d'hectares (Tulet, 1981 ; Bertault, 1986). Aujourd'hui les estimations les plus optimistes font état de 3,5 millions d'hectares d'une forêt très fragmentée et appauvrie par une exploitation de bois très sélective (Bertault, 1986 ; Aké Assi, 1998), tandis que les plus pessimistes indiquent moins d'un million d'hectares de forêt en 1990 (Bertrand, 1983). En 2001, Van Rompaey *et al.* estimaient qu'il ne restait plus que 10 % de la forêt initiale. Ce faible pourcentage atteste bien des mesures urgentes de préservation.

La Côte d'Ivoire possède deux réserves de la biosphère de l'UNESCO (les parcs nationaux de Taï et de la Comoé) qui ont également le statut de patrimoine mondial de l'Humanité, naturel et culturel. À ces réserves s'ajoutent six autres parcs nationaux et de très nombreuses réserves faunistiques et floristiques (*i.e.*, les forêts classées et les savanes protégées). Ces espaces protégés sont réparties sur l'ensemble du territoire et représentent un bon échantillonnage des différents écosystèmes de la Côte d'Ivoire. Ces écosystèmes fournissent également une vaste gamme de biens et de services, comme, par exemple, les services d'approvisionnement (*e.g.*, réserves de nourriture animale, végétale et fongique, bois d'œuvre et de chauffage), les services de régulation (*e.g.*, épuration des eaux, régulation du climat), les services culturels (*e.g.*, lieux de culte, de récréation) ou les services de soutien (*e.g.*, protection des sols contre l'érosion, protection des nappes phréatiques, production de biomasse et d'oxygène). Cette « mise en économie » des écosystèmes et de leur biodiversité est un concept récent qui vise à quantifier les coûts engendrés par l'érosion de la biodiversité et la destruction des écosystèmes, aussi bien que les bénéfices attendus de leur conservation (Daily, 1997 ; McCauley, 2006). De plus, ces écosystèmes renferment une grande partie de la biodiversité du pays ; par exemple, 62 espèces signalées dans ces milieux n'ont, jusqu'à ce jour, jamais été observées hors des limites de la Côte d'Ivoire (Aké Assi, 1984, 1988), ce qui en fait l'un des « points chauds » de la biodiversité (« biodiversity hotspot ») à l'échelle planétaire. Vu l'importance économique et écologique des ressources forestières pour la Côte d'Ivoire et devant la menace de raréfaction, voire de disparition, de nombre d'espèces et d'écosystèmes naturels, il est plus qu'urgent de mettre en place une politique de réhabilitation des forêts secondaires post-culturelles, dans une optique de développement durable. Cependant, le processus de « secondarisation » de la végétation forestière, après une exploitation

intense et/ou prolongée, provoquant une rupture dans la continuité forestière et capable de faire dévier la trajectoire dynamique vers la mise en place d'une forêt secondaire ou, plus exactement, différents types de forêts secondaires demeure encore mal connu, tant du point de vue de ses circonstances de survenue que de ses mécanismes dynamiques et de ses effets sur la biodiversité végétale. Dans ce contexte, l'objectif principal du présent travail est d'analyser la nature (*i.e.*, composition floristique), la structure (*i.e.*, descripteurs quantitatifs) et l'organisation fonctionnelle (*i.e.*, traits de vie des espèces) des communautés végétales impliquées dans les successions secondaires se mettant en place après la destruction de la forêt « primaire » et sa conversion temporaire, mais plus ou moins prolongée, en terre agricole. Dans le chapitre 1, nous présenterons un bref état des connaissances sur les successions post-culturelles en système forestier tropical à partir d'une synthèse bibliographique. Nous y définirons les successions écologiques, avant de donner un aperçu sur les principaux modèles qualitatifs et les stratégies associées, puis sur les spécificités des successions post-culturelles. Dans le chapitre 2, nous présenterons notre aire d'étude ainsi que la méthodologie générale suivie dans ce travail (échantillonnage, relevés de terrain, principales analyses des données). Les quatre chapitres suivants, qui peuvent se lire indépendamment les uns des autres, présentent les différentes séries de résultats. Le chapitre 3 est consacré à la connaissance du réservoir régional d'espèces ; nous y présentons les résultats des inventaires floristiques et des analyses de la flore locale : diversité, spectres phytogéographiques, traits de vie. Le chapitre 4 se concentre sur les assemblages d'espèces en communautés végétales le long de la chronoséquence post-culturelle ; une typologie phytosociologique (approche synusiale intégrée) et une modélisation systémique y sont proposées. Le chapitre 5 analyse l'organisation spatio-temporelle des communautés végétales, tant d'un point de vue qualitatif (succession des assemblages) que quantitatif (attributs structurels de la diversité) et fonctionnel (spectres des traits de vie). Le chapitre 6 s'attache à préciser le rôle des facteurs historiques en recherchant l'influence des pratiques culturelles sur la succession post-culturelle. Enfin, en guise de conclusion de ce travail, nous tenterons une synthèse des principaux résultats et proposerons quelques pistes de réflexions et perspectives de recherches.

# Chapitre 1

## **Successions post-culturelles en système forestier tropical : essai de synthèse bibliographique**

**Résumé** - Les successions secondaires sont des enchaînements temporels, linéaires ou cycliques, de communautés végétales. Elles se réalisent par stades, caractérisés par des communautés distinctes. L'analyse de la littérature ne permet pas de dégager une théorie unique de la succession mais plusieurs modèles, parfois divergents. Les principaux sont le modèle de facilitation, le modèle d'inhibition, le modèle de tolérance et le modèle aléatoire. Les approches les plus récentes insistent sur la nécessaire prise en compte de différentes échelles d'espace et de temps pour comprendre la dynamique de la végétation. Toutefois une opposition entre la théorie neutre (modèles aléatoires) et la théorie des niches (modèles déterministes) demeure. De nombreuses études ont porté sur les successions post-culturelles en forêt tropicale, mais la plupart sont anciennes et n'intègrent pas ou peu ces nouveaux concepts. Lorsque la biodiversité végétale est appréhendée le long de gradients successionnels, elle est réduite à la composition floristique (travaux français) ou à des indices quantitatifs (travaux anglo-saxons) ; très peu de travaux ont porté sur son organisation fonctionnelle.

**Summary** - Secondary successions are linear or cyclic temporal changes of plant communities. They follow stages that are characterized by distinct species assemblages. No unified theory but several models emerge from our bibliographic survey. The most famous are the facilitation model, the inhibition model, the tolerance model, and the random model. The most recent approaches emphasize on the importance of the time and space scales in understanding vegetation dynamics. However, the respective place of the neutral (random models) and niche (deterministic models) theories is still debated. Many studies addressed postcultural successions on tropical forests but they are often old and thus do not incorporated recent advances. When plant diversity is measured along successional gradients, it is often restricted either to species composition (French studies) or to quantitative descriptors (English and American studies). Few have addressed its functional organisation.

## 1.1 Définition des successions

La prise en compte de la dimension spatiale, mais surtout temporelle, de la végétation, ramène sa dynamique à un enchaînement temporel de communautés végétales, autrement dit à une succession de stades évolutifs ou dynamiques (Decocq, 1997). Les successions sont une description des changements de la végétation à différentes échelles d'espace et de temps (Finegan, 1984). Elles constituent l'ensemble des processus par lesquels un écosystème, naturellement ou artificiellement altéré ou détruit, entreprend spontanément de se reconstituer pour recouvrer une sorte de fac-similé de son état initial (Blondel, 1979). Pour Gillet *et al.* (1991), les successions sont des enchaînements temporels, linéaires ou cycliques, de communautés. Elles se réalisent par étapes ou stades, caractérisés par des formations végétales différentes (au niveau des champs abandonnés : stade pionnier, post-pionnier et mature de la communauté végétale). Chaque stade est caractérisé par des phases et chaque phase par des états de croissance. Les successions sont séparées traditionnellement en :

- successions primaires : quand il s'agit de l'installation des êtres vivants dans un milieu neuf, comme un substrat nu qui n'a jamais été peuplé ;

- successions secondaires : quand il s'agit de processus de reconstitution de la végétation dans un milieu qui a déjà été peuplé auparavant, mais dont les êtres vivants ont été éliminés totalement ou partiellement par des modifications climatiques (*e.g.* glaciation, incendies), géologiques (*e.g.* érosion) ou par l'intervention de l'homme (*e.g.* défrichement).

Van der Maarel (1996) distingue plusieurs types de dynamique de végétation. Cet auteur sépare les processus dynamiques intervenant à l'intérieur d'une communauté stable (fluctuations, dynamique de la végétation dans un chablis, dynamique des taches...) ou mettant en jeu plusieurs communautés (successions secondaires, primaires et séculaires). Il peut exister plusieurs processus de dynamiques qui soient imbriqués (Blanc, 1998).

À l'échelle d'un massif forestier, la végétation peut être considérée comme un ensemble d'éco-unités, définies par Oldeman (1990) comme des unités de végétation ayant commencé leur développement au même moment et sur la même surface, à la suite d'une perturbation. L'ensemble doit alors être considéré comme une mosaïque forestière (« *silvatic mosaic* » *sensu* Oldeman, 1990), c'est-à-dire un ensemble d'éco-unités à différentes phases de développement et caractérisant différents étapes de la même succession. Pour Oldeman, une succession forestière est une succession d'éco-unités. Au cours de la succession, les éco-unités ont tendance à se morceler avec la chute des arbres initiant de plus petites éco-unités. L'éco-unité est ainsi considérée par Oldeman comme « un sous-processus de la succession ». Blondel (1986), parle de métaclimax, ensemble des sous-systèmes successionnels déphasés les uns par rapport aux autres, mais tous nécessaires au fonctionnement du système à l'échelle du paysage. L'analyse détaillée de chacune de ces composantes apparaît comme

une gageure compte tenu de la forte diversité biotique et hétérogénéité abiotique, ainsi que de la difficulté d'isoler des relations fonctionnelles simples entre chacun de ces éléments. Une simplification est réalisée par réduction des composantes du système, c'est-à-dire de sa biodiversité, de ses relations fonctionnelles, mais aussi de ses dimensions spatiales et temporelles (Vallauri, 1997). Selon Decocq (1997), il est possible de décomposer tout phénomène dynamique en un certain nombre de transformations élémentaires, caractérisées par leur nature, elle-même quasiment indissociable de leur "étiologie". Toute transformation dynamique quelle qu'elle soit est caractérisée par quatre critères : son sens (successions progressives, régressives ou déviantes), son étiologie (succession autogène ou allogène), l'origine des éléments qu'elle met en jeu (successions primaires ou secondaires) et sa nature. C'est ce dernier critère qui est le plus important, car c'est en fonction de la nature de la transformation que l'on peut déduire les modifications texturales et structurales de la végétation ; c'est aussi celui qui présente l'aspect opérationnel le plus marqué (Decocq, 1997).

La littérature sur les successions végétales est abondante et d'excellentes synthèses bibliographiques sur les concepts et modèles ont été publiées (Lepart & Escarre, 1983 ; Finegan, 1984 ; Van der Maarel, 1988, Mc Cook, 1994 ; Krebs, 2001). Nous nous contenterons ici de fournir des éléments de bases fixant le contexte scientifique de l'étude et de dresser un bilan bibliographique de la connaissance acquise sur les successions secondaires post-culturelles en forêt tropicale.

## **1.2 Modèles successionnels et stratégies**

Les successions forestières ont fait l'objet de nombreux travaux dont les plus célèbres remontent à Clements (1905, 1916), qui mit l'accent sur le stade final ou climax, et Gleason (1917), qui développa une théorie stochastique fondée sur l'individu. Néanmoins, il paraît utile de rappeler que Deléage (1991) situe les premières observations décrivant les remplacements d'espèces ou de communautés végétales, ou analysant des processus précis (dissémination, taux de germination, vitesse de croissance...) vers 1899, lorsque Cowles (1899) décrit les stades de végétation dunaire sur les bords du lac Michigan. Les études sur les successions ont contribué à fournir un faisceau de conceptions, parfois convergentes, parfois divergentes ou même contradictoires (Lepart & Escarre, 1983). Les critiques sur le terme même de succession (*sensu* Clements : processus par lequel une même surface se voit successivement occupée par différentes communautés de plantes) n'ont pas manqué. Par exemple, Egler (1954) préfère celui de « développement de la végétation ». Les causes, les mécanismes, les séquences et les modalités peuvent être classés dans quatre théories (Horn, 1974 ; Connell & Slatyer, 1977 ; Finegan, 1984 ; Pickett *et al.*, 1987 ; Van Andel *et al.*, 1993 ; Mc Cook, 1994 ; Cook, 1996).

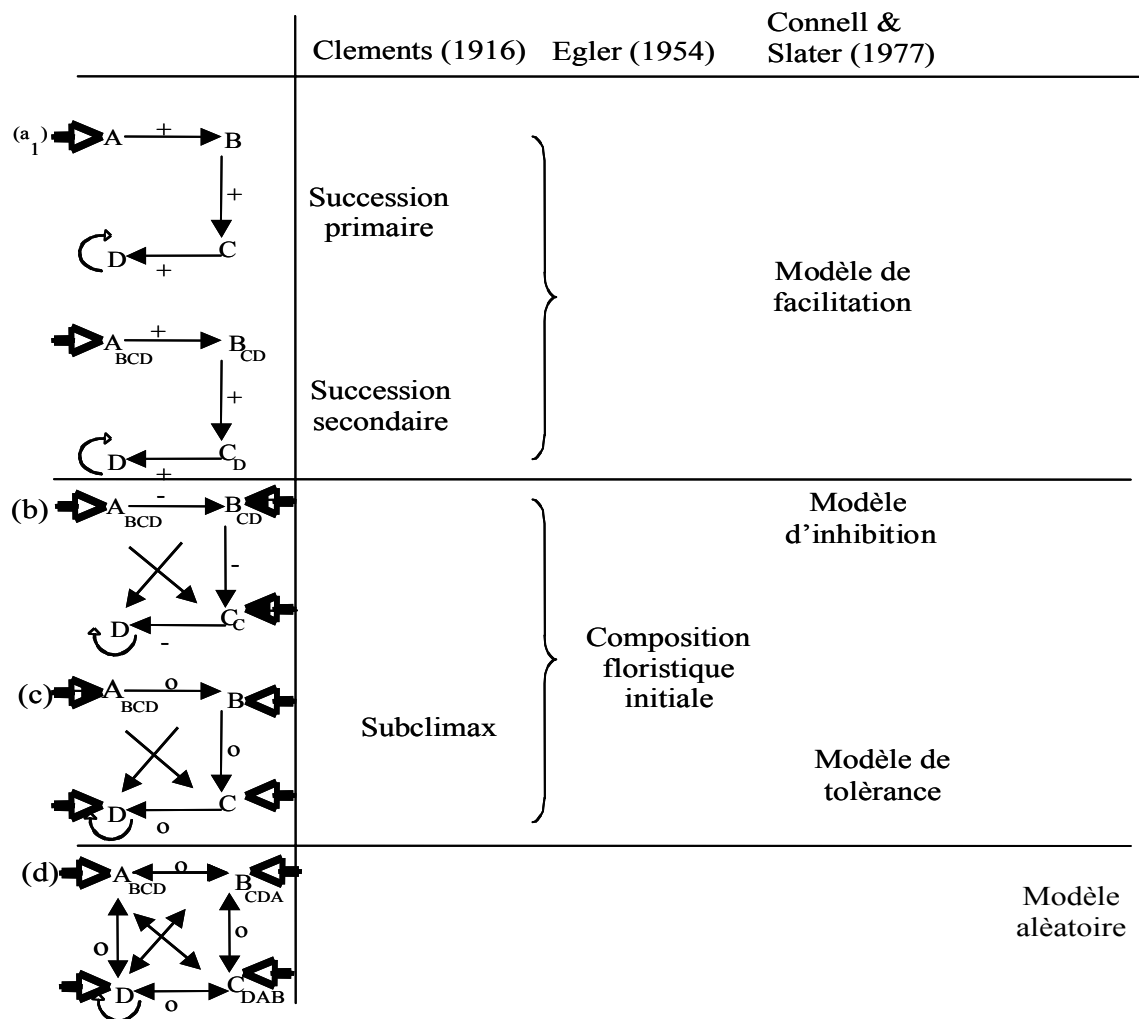


### 1.2.1 Modèles déterministes

Pour cette école de pensée, l'écosystème est l'objet d'étude et possède des propriétés émergentes qui ne peuvent pas être déterminées par l'étude des parties qui le composent (Vanpeene-Bruhier, 1998). Dans cette optique, les changements de la végétation au cours de la succession sont contrôlés par la végétation elle-même : les processus de successions sont autogènes. Les modifications du milieu provoquées par la présence d'un groupe d'espèces rendent ce milieu favorable pour le groupe d'espèces suivant. Il s'agit d'un modèle de facilitation de la succession végétale, basé sur la notion de relais floristique (Egler, 1954), où chaque groupe d'espèces envahit un site à un certain stade de développement, rend le milieu défavorable pour lui-même et favorable pour le groupe d'espèces suivant. La facilitation a été décrite par Clements (1916) et reprise par Connell & Slatyer (1977). Van Andel *et al.* (1993) séparent les mécanismes de facilitation en :

- facilitation directe : la modification du milieu par une espèce végétale est due uniquement à l'espèce (par exemple ombrage, aération du substrat, amélioration de la litière, etc.) ;
- facilitation indirecte : la modification du milieu est due à l'espèce mais aussi au cortège de bactéries ou de mycorhizes qui l'accompagnent (par exemple pour des plantes en symbiose avec des bactéries fixatrices d'azote). Il s'agit d'une relation interspécifique de type "synergie".

Dans le modèle déterministe (théorie holistique), le contrôle biologique des cycles de nutriments est très important et la succession est interprétée comme un processus de développement de l'écosystème vers un maximum de stabilité et d'efficacité dans l'utilisation des ressources (homéostasie) et de résilience. La succession est ordonnée et donc prévisible (Finegan, 1984). Whittaker (1953) a montré que cette vision d'une succession déterminée n'est pas toujours vérifiée dans les successions secondaires plus ou moins contrariées par des perturbations, qui constituent la quasi-totalité des successions végétales.



**Figure 1.1 : Les quatre principaux modèles de successions (a-d) proposés par différents auteurs** (d'après Krebs, 2001, modifié). Les lettres A-D représentent les communautés végétales ou les espèces dominantes. Les lettres en indices indiquent les espèces en faible nombre ou les propagules. Les traits en gras représentent les espèces ou cycles de végétation dans le temps ; les traits simples représentent des points de départ alternatifs pour la succession après perturbation ; les flèches courbes indiquent que l'espèce s'auto-remplace. + = facilitation, - = inhibition, 0 = tolérance.

### 1.2.2 Modèles partiellement déterministes

Egler (1954), à partir de travaux sur des successions secondaires dans des champs abandonnés, établit que, dans les premiers stades de la succession, la composition floristique initiale de la parcelle explique une grande part du développement ultérieur de la végétation après l'abandon. La composition floristique initiale correspond aux espèces établies ou présentes avant ou juste après l'abandon. Selon cet auteur, la succession végétale n'existe pas réellement, mais est une illusion due à un développement décalé dans le temps des espèces. Ce décalage est lié, par exemple, à la durée de dormance variable des semences ou aux différentes vitesses de croissance des plantes. Ce modèle a été intégré par la suite à l'approche réductionniste de la succession (Finegan, 1984).

S'appuyant sur les visions de Gleason (1917) et d'Egler, et prenant pour argument les difficultés à appliquer la théorie holistique à des successions secondaires post-culturelles, la théorie

réductionniste rejette les notions de facilitation et de succession autogène. Elle base sa théorie sur l'individu : chaque individu a ses traits de vie, son autoécologie et ses capacités d'inhibition ou de tolérance par rapport aux autres individus (de même espèce ou d'espèces différentes). Une grande part est laissée au hasard dans l'arrivée ou non d'une espèce dans un milieu. La disponibilité en ressources et la capacité des différentes espèces à tolérer un environnement pauvre en l'une de ces ressources guident la succession.

Au sens de Connell & Slatyer (1977), la tolérance, c'est lorsque la communauté installée n'a une influence ni positive ni négative sur l'émergence de la suivante. Les espèces de succession tardive s'implantent, que les espèces précoces les aient précédées ou pas ; elles peuvent tolérer d'autres espèces qui peuvent croître avec un niveau de ressource plus bas. À l'inverse, l'inhibition, c'est lorsque la présence d'une communauté de plantes empêche l'établissement d'une autre communauté. Van Andel *et al.* (1993) l'intègrent à la compétition ; elle en est, selon lui, une expression ultime.

Mc Cook (1994) instaure d'ailleurs un continuum dont il dégage cinq stades : la facilitation stricte, la facilitation partielle, la tolérance, l'inhibition partielle et l'inhibition stricte.

### **1.2.3 Modèle aléatoire de Lawton**

Lawton (1987) propose un modèle basé sur le hasard ou la colonisation aléatoire. Il exclut, d'une part, l'idée d'un modèle de facilitation de la succession végétale et, d'autre part, néglige les interactions entre plantes (*i.e.*, compétition, co-évolution...). La succession peut fluctuer, elle est non directionnelle (Fig. 1.1). Dans le même ordre d'idée, Huston & Smith (1987) ajoutent que la distribution des espèces est déterminée individuellement par des gradients écologiques et des processus historiques de la colonisation (déterminisme exogène). Cette conception de la succession est proche de la théorie de la végétation basée sur l'individu, développée par Gleason (1917) et réhabilitée par Whittaker (1953).

Cependant, de nombreux contre-exemples montrent qu'aucune de ces théories ne suffit à comprendre l'ensemble des phénomènes intervenant dans les successions ; ceux-ci sont trop complexes pour pouvoir être réduits à un seul modèle (Vanpeene-Bruhier, 1998). Dans la plupart des cas, les approches holistiques et réductionnistes peuvent être combinées (Finegan, 1984).

### **1.2.4 Approches hiérarchisées**

Les approches les plus récentes de la dynamique de la végétation allient les deux principales écoles de pensée en proposant des approches à des échelles différentes. Ainsi, O'Neill *et al.* (1986)

proposent une hiérarchie duale combinant, grâce à deux niveaux d'investigations, une approche individualistique et une approche holistique :

- une approche population-communauté, traitant des histoires naturelles et de l'évolution des espèces et, donc, procédant à des investigations au niveau de l'individu ;
- une approche processus-fonction, traitant des flux d'énergies et des cycles de la matière et, donc, procédant à des investigations au niveau de l'écosystème ou de la biogéocénose.

La prise en compte de la complexité de la nature, de son hétérogénéité et des limites des théories précédentes a fait émerger l'idée que les phénomènes généraux s'expliquent par des mécanismes à l'échelle locale, mais que cette échelle est variable et à déterminer pour chaque cas (Pickett *et al.*, 1989). La théorie de la hiérarchie met l'accent sur les méthodes d'études prenant en compte différents niveaux d'organisation du vivant, afin de déterminer l'importance des facteurs selon l'échelle choisie (Allen & Starr, 1982). Les niveaux les plus hauts ne sont pas la simple somme des niveaux inférieurs, mais ils mettent en œuvre des organisations particulières. Par ailleurs, certains facteurs peuvent avoir des effets différents suivant le niveau d'organisation concerné. Cette théorie permet ainsi de résoudre des contradictions apparentes entre des études similaires dues à l'observation d'un phénomène à deux échelles de perception différentes (Allen & Wyleto, 1983).

La nature est un tout indissociable, un continuum dans le temps et dans l'espace de composantes variées et en interrelations, dont les conséquences peuvent être relativement inattendues (Loehle, 1989). Plus qu'une réduction du système, il s'agit d'en réaliser une analyse globale hiérarchisée (Allen & Wyleto, 1983; Collins *et al.*, 1993). Vallauri (1997) suggère de segmenter l'espace suivant des niveaux d'organisation du vivant, représentant autant de niveaux emboîtés, fonctionnellement en relation : l'écocomplexe, l'écosystème, la communauté, la population, l'individu ; en tête de cette hiérarchie se trouve le paysage ou matrice biogéographique. Ces concepts doivent servir à la mise en place d'un échantillonnage stratifié permettant de prendre en compte différents niveaux de la hiérarchie dans l'explication de la succession (Vallauri, 1997). Par exemple, afin de gérer la diversité en éléments de chacun de ces niveaux d'organisation du vivant, Grime *et al.* (1988) soulignent plus particulièrement l'intérêt de fonder les regroupements de taxons au moyen de leurs traits de vie ou attributs vitaux à partir de plus d'un processus fonctionnel et à plus d'un niveau d'organisation du vivant (Clark, 1991 ; Noble & Gitay, 1996). Cette dernière préoccupation apparaît au travers des réflexions synthétiques développées à partir du concept d'attribut vital au niveau de la communauté (Noble & Slatyer, 1980), de l'écosystème (Aronson *et al.*, 1993) et du paysage (Aronson & Le Floch, 1996 ; Roberts, 1996).

### ***Application en phytosociologie et concepts associés***

L'enjeu des recherches à venir en région tropicale dans le cadre de la phytosociologie comme outil servant à décrire et caractériser des communautés végétales est de développer l'approche systémique et structuraliste de la végétation. « *Conçue comme un perfectionnement de l'approche sigmatiste, la phytosociologie synusiale intégrée se fonde sur un système conceptuel qui intègre les différents niveaux d'organisation des communautés végétales* » (Gillet *et al.*, 1991). L'émergence de ce nouveau paradigme, conçu précisément pour apporter une réponse au problème de fond, à savoir l'analyse des systèmes complexes, permet, d'une part, de rendre compte des différents niveaux de complexité de l'organisation des écosystèmes et, d'autre part, le développement d'une approche systémique, restituant la véritable dimension spatio-temporelle des objets étudiés. « *Le système conceptuel de la phytosociologie synusiale intégrée se fonde sur le parallélisme entre le degré de complexité des objets concrets étudiés et le niveau d'intégration des unités abstraites correspondantes* » (Gillet *et al.*, 1991). L'un des apports majeurs de cette méthode est de fournir des résultats directement utilisables pour une approche systémique et structuraliste de la végétation. L'approche systémique a été introduite en phytosociologie par de Foucault (1984). La systémique végétale repose sur le concept clé de *système phytosociologique*, qui peut être défini comme un système dont les éléments sont des objets phytosociologiques identifiés chacun à un taxon phytosociologique élémentaire et unis par des relations spatiales et/ou temporelles (Gillet *et al.*, 1991). Selon les limites fixées à un tel système, on peut distinguer (Gillet *et al.*, 1991):

- le système synusologique végétal, qui est un ensemble connexe ou fragmenté spatialement d'écodèmes végétaux dont les organismes, suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique (sensibilité/tolérance aux contraintes et dissymétries du milieu, mode d'exploitation des ressources) et leur périodicité pour partager à un moment donné un même milieu isotrope à l'intérieur d'une biogéocœnose. Dans le cas des systèmes complexes (par exemple, des végétations forestières), il peut être utile de diviser ces systèmes en systèmes unitaires, qui sont limités aux synusies végétales appartenant à une même strate de végétation ;

- le système phytocœnotique, qui met en relation les différentes synusies à l'intérieur d'une phytocœnose. La phytocœnose est une communauté végétale formée d'un complexe de synusies végétales organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement au sein d'une même biogéocœnose et présentant de fortes relations de dépendance écologique, dynamique et génétique. Une phytocœnose est un système complexe, relativement autonome par rapport aux phytocœnoes voisines, mais écologiquement dépendant du reste de la biogéocœnose, doué d'auto-organisation, d'homéostasie et de résilience (propriétés émergentes liées à la différenciation des synusies, à l'installation de cycles de régénération et à la création d'un milieu endogène) ;

- le système téselaire, qui met en relation les différentes phytocœnoses (ou synusies) à l'intérieur d'une tésela. La tésela est un complexe de phytocœnoses assemblées par zonation ou/et mosaïque, dérivant les unes des autres par des successions secondaires progressives ou régressives et correspondant à un même climax potentiel actuel ;

- le système caténaire, qui met en relation les différents téselas (ou phytocœnoses ou synusies) à l'intérieur d'une caténa. La caténa est un complexe de téselas (ou de phytocœnoses) assemblées par zonation ou/et mosaïque au sein d'une même grande unité géomorphologique et pouvant dériver les unes des autres par des successions primaires. Les concepts de tésela et de caténa restent globalement les mêmes que pour la phytosociologie paysagère, mais avec une définition plus précise et plus « dynamique ».

### **1.3 Successions secondaires post-culturelles**

En Amérique et en Europe (Budowski, 1963 ; Mc Cook, 1994), comme en Afrique (Aubréville, 1947 ; Carrière, 1999 ; Spichiger & Pamard, 1973 ; Alexandre, 1978a ; Alexandre *et al.*, 1978 ; Guillaumet, 1978 ; Kahn, 1982), beaucoup d'études ont porté sur les successions secondaires post-culturelles, c'est-à-dire débutant sur un sol qui est nu à l'arrêt des pratiques agricoles (labour en particulier pour l'Europe, Lavorel *et al.*, 1993). En région tropicale, on considère comme début de la jachère la date du dernier nettoyage pour les cultures caféières ou cacaoyères. Dans les champs d'arachides (Miège *et al.*, 1966), d'ignames et de riz (Kahn, 1978, 1982 ; Moreau & De Namur, 1978), la fin des récoltes marque le début de la jachère. Elle correspond au moment où toutes les pratiques culturelles sont interrompues.

#### **1.3.1 Différentes étapes et stratégies adaptatives**

Selon Richards (1952) et un rapport de l'UNESCO (1979) ; « *de nombreux types de formations secondaires dérivées de la forêt tropicale humide ont été décrits, mais ils ont rarement été étudiés de près et très peu d'observations systématiques ont été faites sur les successions dont ils constituent les stades. Cela est d'autant plus regrettable qu'il n'est pas d'autre aspect de l'écologie de la forêt qui offre plus d'intérêt ou dont l'étude soit plus riche en résultats d'une grande importance sur le plan théorique. Seules des observations quantitatives méthodiques, poursuivies pendant de longues années, permettront d'avoir une connaissance détaillée des phénomènes. Ces considérations traduisent les lacunes qui subsistent et l'action à entreprendre* ». En effet, malgré de nombreuses études sur les successions secondaires post-culturelles dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire (Guillaumet, 1967 ; Alexandre, 1978a ; Alexandre *et al.*, 1978 ; Kahn, 1978, 1982 ; De Namur, 1978a, 1978b), il existe encore des lacunes considérables dans la compréhension des phénomènes. Cette remarque est d'autant

plus justifiée avec l'avènement accidentel d'une espèce allochtone invasive, *Chromolaena odorata*, dans les stades pionniers des successions en forêt tropicale et, particulièrement, en Côte d'Ivoire dans les années 1950 (Delabarre, 1977 ; Gautier, 1992).

La colonisation, qui est la première étape d'une succession, nécessite qu'une espèce nouvelle puisse s'installer sur un site (Vanpeene-Bruhier, 1998). Pour cela, il faut que la diaspore soit présente sur le site, qu'elle puisse y germer, puis s'y s'établir : soit la diaspore est déjà présente dans la banque de semences du sol sans qu'elle ait pu auparavant s'exprimer, soit elle doit arriver sur le site. À cela, il faut ajouter les rejets à partir des souches et racines. Les modes de disséminations des diaspores (barochorie, anémochorie, zoochorie, etc.), combinés avec la présence des semenciers dans un rayon compatible avec la puissance du vecteur de la dissémination, influencent beaucoup les capacités d'apparition d'une espèce végétale dans un site. Les capacités de dispersion par multiplication végétative des espèces (stolons, rhizomes, etc.) ont un rayon d'action plus faible et influencent peu la colonisation par une nouvelle espèce en forêt tropicale. Pour qu'une espèce puisse se maintenir dans une communauté, il faut que l'écosystème lui permette d'assurer sa reproduction (sexuée ou végétative).

L'étude des successions et les aspects théoriques ont été établis et testés à partir d'études dans les régions tempérées, où les successions d'espèces et la mise en évidence d'espèces caractéristiques des stades de succession sont beaucoup plus aisées (Oldeman, 1990). Au Vietnam, Blanc (1998) souligne qu'à cause de l'importante diversité floristique et notamment du grand nombre d'espèces rares, de la nature et de l'étendue des perturbations, les successions secondaires varient beaucoup dans les zones tropicales. Elles sont dynamiques et probabilistes, alors qu'elles sont déterministes et prévisibles en zone tempérée (Bazzaz & Pickett, 1980). En outre l'équilibre floristique des forêts primaires est une notion très discutée et remise en cause (Hubbell & Foster, 1986). Une forêt primaire peut être définie comme une forêt qui n'a jamais été perturbée directement par l'homme. Quel que soit son âge, elle s'est développée en étant soumise à des perturbations naturelles, selon un processus naturel. Les forêts qui sont utilisées par les communautés villageoises locales menant des modes de vie traditionnels (chasse, pêche, cueillette et ramassage de bois mort et de nourriture), compatibles avec la conservation et l'usage durable de la diversité biologique, peuvent être incluses dans cette catégorie (de Foucault, 1990). Ces forêts primaires doivent être distinguées des forêts anciennes, qui sont en fait de « vieilles » forêts secondaires. Ces forêts anciennes ont atteint un âge où les structures et les espèces normalement associées aux forêts primaires se sont suffisamment accumulées pour créer un écosystème forestier distinct de ceux des forêts d'âges jeunes et proches de ceux des forêts primaires. D'ailleurs en Côte d'Ivoire, le constat officiel d'une occupation humaine d'une partie de la forêt de Taï a été fait entre 1955-1956 (Beligné, 2000). C'est pourquoi le terme de

maturité utilisé par Hartshorn (1980) pour désigner les forêts “ primaires ” non perturbées renvoie selon nous plus aux forêts anciennes qu’aux forêts primaires proprement dites. Les forêts primaires ou anciennes s’opposent aux forêts secondaires, définies par Brown & Lugo (1990) comme des formations se développant suite à une perturbation d’origine anthropique, mais qui ont pu ou sont en train de se reconstituer, soit naturellement, soit artificiellement (après un reboisement). Elles sont de différents âges. Cette définition ne fait pas l’unanimité car, pour certains auteurs (Corlett, 1994 ; Clark, 1996), la discrimination ne porte pas sur la nature de la perturbation mais sur l’intensité. Corlett (1994) désigne alors les forêts secondaires comme des formations se développant sur un site qui n’a pas en permanence été recouvert de forêt et dont les conséquences de la perturbation sont encore perceptibles dans les paramètres structuraux et/ou floristiques. Il existe différents types de successions secondaires : cicatrization de chablis (Taylor, 1960 ; Rollet, 1969, 1983; Riera & Alexandre, 1988 ; Bonnis, 1980; Hubbell & Foster, 1986), recolonisation après glissement de terrain (Walker *et al.*, 1996), après une coupe forestière (Blanc, 1998 ; Millet, 2003), éventuellement suivie d’enrichissement et de reboisement (Catinot, 1965a, b ; Alexandre, 1979 ; Bertault, 1982, 1986, 1987 ; Maître, 1986 ; Doumbia, 1992; Zobi, 2002), et post-culturelle (Carrière, 1999, Kahn, 1982). Il y a eu des travaux distinguant les forêts secondaires post-culturelles plus âgées (ou forêts anciennes) et les forêts primaires (Knight, 1975 ; Hartshorn, 1980). Comme le souligne Brown & Lugo (1990), la distinction entre ces deux types de forêts est parfois délicate. En effet, l’agriculture traditionnelle locale maintiendrait les potentialités du milieu et permettrait la régénération de la forêt une fois les champs abandonnés (Kahn, 1982). Cependant, Ewel (1980) estime que la résilience, c’est-à-dire la durée de retour de l’écosystème à son état initial, est difficilement mesurable. Des estimations ont été fournies. Ainsi, Riswan *et al.* (1985), comparant des forêts secondaires et primaires à Dipterocarpaceae de Samarinda (Kalimantan Est, Indonésie), estiment que la forêt se régénère en 35 ans. Ce chiffre est proche de celui avancé dans le Sud-Ouest ivoirien (39 ans) par différents auteurs (De Namur, 1978a, b ; De Namur & Guillaumet, 1978) et repris par Kahn (1982). Ces vieilles forêts secondaires auraient atteint un équilibre (climax). Cependant, Schnell (1950) fait remarquer que, même après que les forêts secondaires très âgées aient rejoint la structure de la forêt primitive, il demeure toujours des traces (*e.g.* le sous-bois relativement dense, l’existence de hautes termitières effondrées, de bases complètement pourries de palmiers à huile, etc.), qui attestent leurs caractères secondaires. En outre, l’influence des activités humaines du passé sur la composition floristique et/ou la structure peut persister durant plusieurs millénaires (van Germerden *et al.*, 2003a ; Willis *et al.*, 2004). Les mécanismes intimes permettant d’expliquer cette irréversibilité des altérations écosystémiques d’origine anthropique à l’échelle des temps historiques commencent à être élucidés pour les forêts tempérées (Dupouey *et al.*, 2002 ). Dans le cas des forêts tropicales, réputées beaucoup plus résilientes

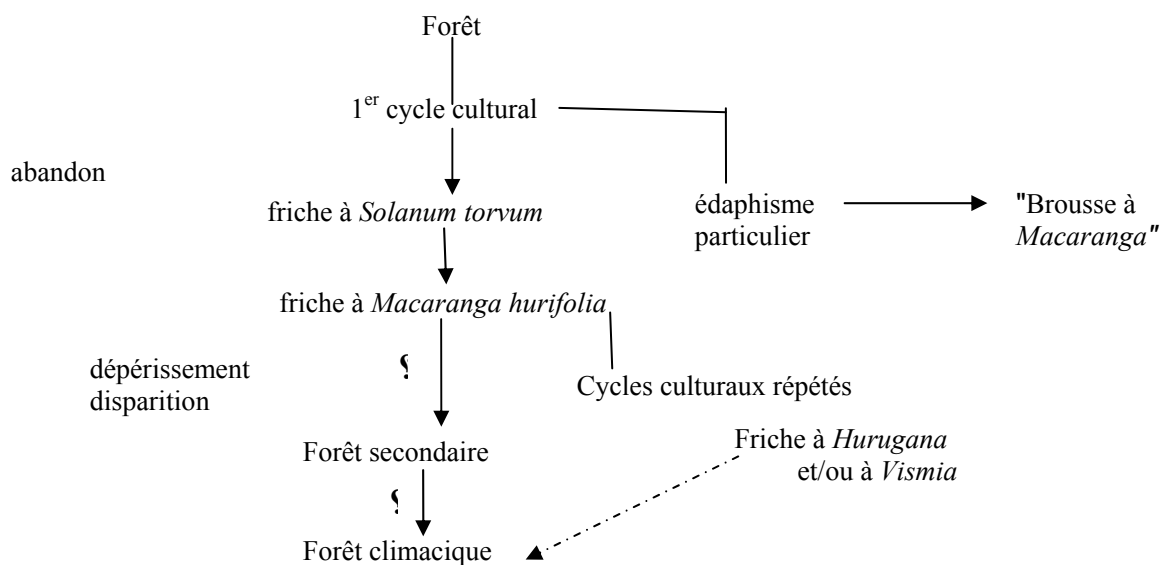


vis-à-vis des perturbations, la question reste entière, bien qu'une étude récente (van Germerden *et al.*, 2003a) tende à mettre en évidence une situation tout à fait comparable à celle observée en région tempérée. Il est donc souhaitable, sinon nécessaire, d'appréhender la biodiversité et la dynamique des forêts à la lumière des facteurs historiques et humains (Paradis & Houngnon, 1977 ; McNeely, 1994). Mais les pratiques humaines actuelles doivent être également prises en compte, puisqu'elles correspondent à des perturbations contemporaines susceptibles de modifier la trajectoire dynamique des écosystèmes forestiers (van Germerden *et al.*, 2003b). Pour Huston (1979), la biodiversité forestière actuelle doit être considérée comme le résultat de plusieurs trajectoires dynamiques simultanées, dont la plupart a été induite par des activités humaines récentes ou anciennes ; elle répond donc à un déterminisme complexe, mais qui peut être appréhendé dans le cadre général de la théorie des perturbations au travers d'une approche systémique. L'importance des variables environnementales (types de sols, toposéquence...) n'est pas non plus à négliger dans les processus de successions (Jenik & Hall, 1986 ; Ayichedehou, 2000 ; Chinea, 2002).

Budowski (1963, 1965), s'intéressant à la place des espèces lors des différentes phases de la recolonisation post-culturale, a mis en évidence quatre grandes phases dans un processus successional : pionnière, secondaire précoce, secondaire tardive et climacique. La distinction de ces stades est basée sur l'âge de la communauté, le nombre de strates et leur hauteur, le nombre d'espèces et leur distribution géographique. Mais cet auteur, tout comme Manganot (1955) et Van Steenis (1956), insiste surtout sur les caractères écologiques des espèces. À chaque stade de la succession, il regroupe des espèces typiques qui partagent un ensemble de caractères communs. Budowski (1963, 1965) a repris alors dans ses travaux les résultats de ses prédécesseurs, qui mettent en avant le rôle des "espèces cicatricielles" ou des "espèces nomades" dans la reconstitution du couvert. Budowski (1965) regroupe les espèces pionnières et secondaires précoces, caractéristiques des deux premiers stades. Elles ont une large amplitude d'habitat et sont bien adaptées à la sécheresse. Les espèces secondaires tardives sont des espèces décidues climaciques mais ne se régénèrent pas dans la forêt humide, même si elles y persistent grâce à une durée de vie plus élevée. Enfin, les espèces climaciques ont une amplitude d'habitat plus réduite.

Aubréville (1947) distingue trois phases dans l'évolution des forêts défrichées en Afrique Equatoriale. Au Togo, Akpagana (1989) a montré qu'après l'abandon des champs, la forêt se régénérerait. Il reconnaît plusieurs stades à partir des différents groupements forestiers étudiés. C'est également ce que Guillaumet & Adjanooun (1971) ont remarqué dans les forêts denses de la Côte d'Ivoire. Ainsi, les travaux d'Aubréville (1947), Manganot (1955), Budowski (1963, 1965) et Van Steenis (1956) ont largement inspiré de nombreux travaux en zone tropicale. Toujours en Côte d'Ivoire, de nombreux exemples existent. Parmi ceux-ci, Alexandre (1982a, 1988) reconnaît quatre

phases dans la reconstitution d'une forêt à partir de brûlis. Seul Devineau (1984) ne distingue pas plusieurs phases lors de la description de deux types de friches post-culturelles forestières d'âge différent : la première de 2 à 3 ans est constituée d'espèces de 2 à 3 m de hauteur dont *Chromolaena odorata*, la deuxième, de 15 ans, haute de 6 à 7 m à laquelle participent *Trema guineensis* et d'autres espèces forestières. Deux schémas de reconstitution de la forêt ont été proposés. Nous retiendrons celui de De Namur & Guillaumet (1978) pour cette synthèse bibliographique (Fig.1.2). Le schéma proposé par Adjanooun (1964) s'inscrivait plutôt dans la problématique du contact forêt-savane.



**Figure 1.2 : Reconstitution de la végétation forestière dans le Sud-Ouest ivoirien** (d'après De Namur & Guillaumet, 1978)

En région tropicale, l'assemblage des espèces en communautés végétales fait intervenir un ensemble de caractères écologiques et de traits de vie. Deux groupes sont classiquement reconnus (Swaine & Whitmore, 1988) : les espèces pionnières et les espèces non pionnières. Quelques caractères typiques ou traits de vie sont présentés : les caractéristiques de la reproduction (floraison, fructification et dispersion) sont analysées par Opler *et al.* (1980). Selon Alexandre (1982a), les espèces pionnières ont une durée de vie limitée (10 ans), une fructification précoce, continue et abondante. Les diaspores sont dispersées par les animaux mais aussi par le vent sur de longues distances. Les graines se conservent longtemps et constituent le potentiel séminal édaphique. Ces espèces pionnières sont des espèces typiquement héliophiles pour tous les stades de développement (plantules, jeunes arbres, arbres adultes). Les espèces non pionnières, ou espèces climaciques (Swaine & Whitmore, 1988), ont au contraire une durée de vie plus longue. Ce sont des espèces qui constituent la canopée des vieilles jachères et, plus tard, de la forêt reconstituée. La quantité des graines produite est moindre et le rythme de fructification n'est pas régulier. Les graines, de grosse taille, n'ont pas de

dormance et germent rapidement en sous-bois. L'absence de lumière est tolérée par les plantules et les jeunes arbres en forêt. Mais Budowski (1965) et Alexandre (1989) trouvent que cette distinction n'est pas suffisante. Ils intègrent un groupe d'espèces intermédiaires qu'ils nomment respectivement secondaires tardives et géantes anémochores ; distinction reprise par Riera *et al.* (1990). Ces espèces présentent avec les pionnières des caractéristiques communes mais ont une durée de vie plus élevée, une croissance moins rapide et atteignent de plus grandes tailles.

Parmi l'ensemble des caractères retenus pour définir ces groupes, certains ont une importance particulière, comme la longévité des espèces (Mangenot, 1955 ; Van Steenis, 1956) ou le besoin de lumière pendant le cycle de croissance, appelé tempérament de l'espèce (Lanier, 1986). Trois tempéraments sont reconnus et distinguent les espèces héliophiles, semi-tolérantes et tolérantes à l'ombre. Le tempérament est un facteur suffisant pour distinguer les groupes d'espèces. Favrichon (1994) assimile les groupes fonctionnels à des groupes de " tempérament " vis-à-vis de la lumière. La notion de tempérament est donc souvent confondue avec celle de groupe écologique ou de groupe fonctionnel. En tenant compte de processus successionnels, on passe du concept de tempérament à celui de stratégie. Denslow (1987) retient également le facteur lumière, les traits de vie des espèces de forêts tropicales pouvant être classées le long d'un continuum de lumière, depuis les rudérales typiquement héliophiles jusqu'aux espèces tolérant l'ombre et à croissance lente. Le développement et la croissance des plantules et des jeunes arbres sont déterminés principalement par ce facteur. En s'inspirant des travaux de Grime (1977), cet auteur définit trois catégories d'espèces " *tropical ruderal species* ", " *large gap species* " et " *small gap species* ". La régénération des premières est limitée à des zones ouvertes (abandon de terre agricoles, chablis multiples, glissement de terrain). Ce sont les espèces pionnières. Les graines et les plantules des seconds ont besoin des conditions de lumière rencontrées dans les jachères où un léger couvert existe. Elles correspondent au deuxième groupe de Budowski (1965) et d'Alexandre (1989). Ce sont des espèces pionnières à vie longue ou secondaires tardives. Les espèces du dernier groupe peuvent se régénérer dans le sous-bois. Ce sont-elles qui constitueront le toit de la forêt régénérée. Elles caractérisent les vieilles jachères.

### **1.3.2 Relations avec la biodiversité végétale**

De façon consensuelle, il est admis que les écosystèmes ont trois attributs principaux, qui déterminent et même constituent la biodiversité d'un massif forestier : la composition, la structure et la fonction.

- La diversité spécifique (ou de composition) est qualitative : elle porte sur la nature des espèces constitutives de l'écosystème. C'est d'ailleurs ce type de diversité qu'on associe le plus souvent aux

préoccupations relatives à la biodiversité végétale. On peut, sur cette base, étudier la diversité en communautés à l'échelle du paysage (diversité phytocœnologique) ;

- La diversité structurelle est quantitative : elle renvoie au nombre d'espèces (ou de communautés) et aux rapports de force entre elles ;

- La diversité fonctionnelle sous-tend la diversité des processus écosystémiques et fait intervenir le concept de groupes ou types fonctionnels (« *Plant functional types* »), que nous allons définir plus loin.

### **1.3.2.1 Diversités spécifique et phytocœnologique**

Un enjeu important est de comprendre comment la biodiversité évolue le long d'une chronoséquence.

Pour Chave (2000), une forêt qui s'établit est riche en quelques espèces à croissance rapide (espèces pionnières) qui, petit à petit, laissent place à des espèces de forêt à croissance plus lente. Ce phénomène de succession conduit à une augmentation du nombre d'espèces. Rappelons l'exemple bien connu des limitations temporelles à l'installation d'une forêt tropicale donnée (Whittaker *et al.*, 1989). La végétation des îles avoisinant le volcan Krakatoa, en Indonésie, fut recouverte d'une épaisse couche de cendre, puis complètement rasée en 1883. En 1933 (soit 50 ans après), une végétation assez importante était visible, ce qui laissait penser au premier abord que la forêt s'était reconstituée. Mais une étude plus détaillée montra que la biodiversité était environ moitié moindre qu'auparavant. En fait, seules les graines d'espèces pionnières transportées par le vent, les oiseaux ou les chauves-souris, les animaux, la mer ou même l'homme avaient pu parvenir à ces îles et les espèces de la forêt initiale étaient pratiquement toutes absentes. En 1983, soit un siècle après l'éruption volcanique, les îles n'ont pas encore retrouvé la biodiversité d'avant l'éruption. La recolonisation forestière des îles resterait donc au stade secondaire et sa biodiversité est plus faible que celle de la zone biogéographique dans laquelle elle s'inscrit. Cette remarque accrédite la proposition d'utiliser les inventaires de biodiversité pour étudier les régénérations en zone tropicale. De même, la présence/absence de certaines espèces pourrait permettre de donner l'âge de la forêt secondaire et d'apprécier le bon ou mauvais déroulement de la succession.

De Namur (1978b) signale que le changement de la composition floristique est progressif, ce qui rend difficile l'individualisation de groupements. Le changement est rapide pour les espèces herbacées à cycle court ou sensible aux changements microclimatiques dus au développement de la végétation et de plus en plus lent pour les espèces arbustives et arborescentes. L'individualisation des groupements peut se faire grâce aux caractères édaphiques (particuliers ou liés à une exploitation trop fréquente des sols) et, pour des conditions de sol et de culture homogènes, en fonction de l'âge des

jachères. Les jeunes stades de la succession sont dominés et caractérisés par une, plus rarement deux ou trois espèces. *Trema guineensis* caractérise les forêts denses semi-décidues, auquel se joignent d'autres espèces, dont *Solanum torvum*, *Macaranga hurifolia*, *Rauvolfia vomitoria*, *Musanga cecropioides*, *Albizia zygia*, *Anthocleista djalensis*. Les stades âgés sont dominés par certaines espèces, dont *Ricinodendron heudelotii*, *Piptadeniastrum africanum*, *Triplochiton scleroxylon*, *Antiaris africana*, *Alstonia boonei*, *Ceiba pentadra*, etc. (De Namur & Guillaumet, 1978).

L'analyse biogéographique d'une flore permet de connaître les proportions des groupes à large distribution et des groupes endémiques (Devineau *et al.*, 1997). Les espèces à large répartition, cosmopolites, pantropicales ou plurirégionales sont, on le sait, des rudérales ou des espèces de milieux perturbés. Une forte proportion d'espèces à large distribution peut être un indice de dégradation : la flore perd sa spécificité. Une forte pression anthropique sur la forêt (déforestation) dans une région donnée affecterait essentiellement le stock génétique régional.

### 1.3.2.2 Attributs structurels de la biodiversité

Selon Blondel (1995), l'expression la plus simple de la diversité est le nombre d'espèces peuplant un espace donné (richesse spécifique). La richesse mesurée dépend de plusieurs variables (nombre d'individus, quantité d'espace considérée, variété des habitats, pression d'échantillonnage). L'on distingue couramment quatre types de diversité spécifique respectivement dénommées diversité  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  et  $\delta$  qui correspondent à différents types d'information sur la diversité dans l'espace (Whittaker, 1972). La diversité  $\alpha$  (intra-habitat) est le nombre d'espèces présentes dans un même compartiment de paysage, un même biotope. La diversité  $\beta$  (inter-habitats) est un indice de similitude qui exprime le renouvellement (*turnover*) d'espèces d'un habitat à l'autre. La diversité  $\gamma$ , ou diversité totale à l'échelle d'un paysage (secteur écologique), combine la diversité locale ( $\alpha$ ) et le renouvellement des espèces (diversité  $\beta$ ). Enfin, la diversité  $\delta$  est un indice de similarité inter-secteurs ou inter-régions (Fig. 1.3).

La reconstitution du couvert végétal s'accompagne d'une hétérogénéité croissante, tant sur le plan structural qu'au niveau fonctionnel (Puig, 2001).

Pour De Namur (1978c), la diversité augmente de façon générale. Mais cette progression n'est pas régulière. La chute de la diversité peut être liée à l'existence d'une forte population d'une espèce caractéristique des stades initiaux de reconstitution. Dans la séquence chronologique, il note une augmentation de la diversité corrélativement à une augmentation

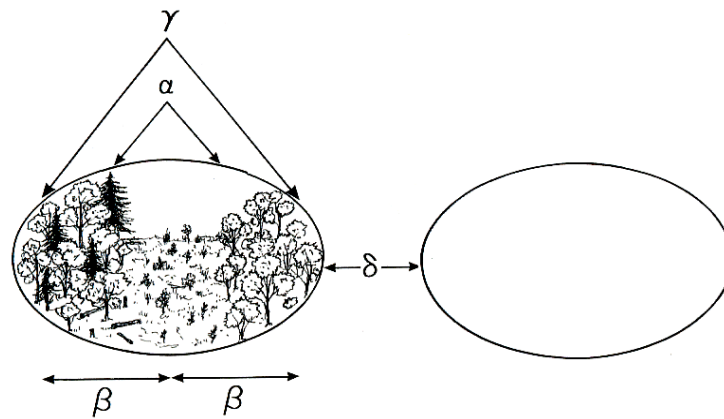


Figure 1.3 : Les quatre type de diversité spécifique (d'après Blondel, 1995, modifié)

de l'équitabilité et, pour des jachères plus âgées, également avec la richesse spécifique. Ceci traduirait une évolution vers un système plus complexe dans ses interactions biologiques et plus stable au sens de Marc Arthur (*in* Blondel, 1979). Les espèces de forêts apparaissent assez tôt, tout en étant peu représentées. L'évolution au cours de la succession se traduit par une augmentation, tant du nombre d'individus que d'espèces forestières (De Namur, 1978b). L'importance des espèces forestières dans les stades âgés traduit une forme de reconstitution progressive de la forêt (De Namur & Guillaumet, 1978b). La richesse floristique dépend des pratiques culturales antérieures, La longue durée de celle-ci entraîne un appauvrissement en espèces. L'évolution pourrait alors, dans certaines circonstances, être bloquée à un des premiers stades, avec la formation de peuplements monospécifiques (Guillaumet & Adjanohoun, 1971 ; Devineau, 1984 ; Mangenot, 1955 ; Kahn, 1982 ; Moutsamboté, 1985).

Blondel (1979) note une augmentation des valeurs mesurées de la richesse, de la densité et de la diversité des peuplements le long des successions écologiques, au moins jusqu'à un état préclimacique. Par ailleurs, cette tendance générale proviendrait d'une accumulation d'espèces, corrélée avec la différenciation progressive de microbiotopes et de niches, par apparition de nouveaux niveaux trophiques. Il paraît exister un lien entre la diversité de certaines communautés et une forme de stabilité au sens de MacArthur. Puig (2001) constate une relative rapidité du phénomène de reconstitution au niveau structural : densité du peuplement, hauteur, phytomasse, organisation dans l'espace. Le couvert arborescent est reconstitué en une centaine d'années. Bien que la diversité floristique soit aussi élevée dans les jachères qu'en forêt primaire, il note que de nombreuses espèces forestières sont absentes des parcelles de régénération.

### 1.3.2.3 Diversité fonctionnelle

Les approches fonctionnelles dérivées de la théorie des niches se sont considérablement développées cette dernière décennie. L'objectif premier est de regrouper des espèces, non pas en fonction de leurs affinités phylogéniques, mais sur la base de leur réponse à certains facteurs de l'environnement (« groupes de réponse ») ou des effets qu'ils ont à l'intérieur d'un écosystème donné (« groupes d'effet ») (Lavorel & Garnier, 2002). De telles classifications fondées sur les traits de vie des espèces offrent un cadre intéressant pour l'étude des réponses des espèces, des communautés et des écosystèmes aux changements environnementaux, de même que pour l'analyse des mécanismes sous-jacents (Lavorel *et al.*, 1997 ; Bacles *et al.*, 2006). De plus, la question du rôle de la diversité dans le fonctionnement d'un écosystème est devenue cruciale (Chapin *et al.*, 1997 ; Diaz & Cabido, 2001 ; Wardle & Zackrisson, 2005), en particulier au travers d'attributs comme la redondance (*i.e.*, différentes espèces développent la même fonction) et la complémentarité (*i.e.*, assemblage optimal résultant d'une différenciation des niches et d'une partition des ressources) (Walker *et al.*, 1999 ; Loreau, 2004).

Ces groupes fonctionnels ou types ont été utilisés pour étudier l'influence de la perte d'espèces sur les processus au sein d'un écosystème. En écologie fonctionnelle, classer des espèces en groupes basés sur des fonctions similaires est une approche pratique pour étudier les communautés ou les règles de coexistence, les interactions trophiques, les influences environnementales ou les perturbations sur le système (Lavorel *et al.*, 1997). La nature des groupes fonctionnels est le premier facteur déterminant les processus d'évolution des écosystèmes, avant la richesse des groupes (Tilman *et al.*, 1997). Pour expliquer la dynamique des écosystèmes, la hiérarchie des facteurs proposée est : la nature des groupes fonctionnels, la richesse des groupes fonctionnels et la richesse en espèces. Ce qui compte, c'est finalement qu'un certain nombre de fonctions soient assurées, quelles que soient les espèces qui assurent ces fonctions. Cela expliquerait l'importance des attributs fonctionnels comme la redondance et la complémentarité des groupes fonctionnels dans l'évolution des écosystèmes perturbés. Il est assez difficile toutefois de trouver, pour les espèces présentes dans un secteur déterminé, les groupes fonctionnels optimaux, car cela suppose le choix d'un nombre limité de traits de vie jugés pertinents par l'investigateur, d'où une certaine subjectivité qui retentira sur les résultats et les conclusions. Favrichon (1994) propose cependant une généralisation et donc une simplification en classant les espèces en cinq groupes fonctionnels ou groupes écologiques (principalement tolérance à l'ombre et place dans la structure verticale à l'état adulte) :

Groupe 1: taxons tolérants de strate inférieure ;

Groupe 2: taxons tolérants de la voûte ;

Groupe 3: taxons semi-tolérants émergents ;

Groupe 4: taxons héliophiles de la voûte ;

Groupe 5: taxons héliophiles de strate inférieure.

Pour Puig (2001), un groupe fonctionnel n'existe que vis-à-vis d'une fonction préalablement définie, par exemple par rapport à la germination tolérante ou intolérante à la lumière. Certaines fonctions peuvent être assurées par un grand nombre d'espèces, d'autres, au contraire, ne sont assurées que par un petit nombre d'espèces.

Certains modèles de successions mettent en avant la stratégie des espèces (Rameau, 1987, 1992 ; Grime, 1977 ; Mc Cook, 1994 ; Decocq, 2000a). Les espèces à stratégies  $r$  sont qualifiées de pionnières ou colonisatrices précoces des espaces perturbés (haut taux de reproduction, croissance rapide, maturité sexuelle précoce, durée de vie courte, etc.). Elles sont remplacées par les espèces à stratégies de type  $K$  de matures à dryades. Ces espèces privilégient la maintenance de l'individu (grande taille, croissance lente, longue durée de vie, maturité sexuelle tardive, etc.) et nécessitent un temps de maturation de l'écosystème avant de s'installer.

Il faut ajouter cependant que l'importance de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes a été récemment controversée, montrant les limites des approches fondées sur les groupes fonctionnels d'espèces (Loreau *et al.*, 2001). Partant du principe que toutes les espèces ont les mêmes besoins en termes de ressources et que celles-ci sont acquises selon les mêmes processus écophysologiques (photosynthèse et absorption racinaire), il paraît a priori peu probable que le concept de niche, initialement développé en écologie animale, s'applique aux végétaux (Silvertown, 2004). C'est ainsi qu'a émergé la théorie neutraliste, qui propose une explication simple des courbes aire-espèces, l'une des lois majeures de l'écologie (Lawton, 1999). Cette théorie postule que toutes les espèces sont écologiquement équivalentes, qu'elles colonisent un habitat de manière aléatoire et que leur abondance varie de manière stochastique au cours du temps (Hubbell, 2001). Ainsi il n'est plus besoin d'avoir recours à d'hypothétiques "différences fonctionnelles" pour expliquer les patrons de diversité. De plus, la théorie neutraliste conduit à deux importantes prédictions : la richesse spécifique locale va augmenter de manière proportionnelle à la taille du réservoir régional d'espèces et, d'autre part, des divergences de composition apparaîtront pour des habitats similaires au cours du temps à cause des limites fixées par la capacité de dispersion des espèces (Maurer & McGill, 2004). Cependant, les dispersions entre communautés voisines peuvent agir comme une force homogénéisatrice, qui va tendre à augmenter la diversité locale au détriment de la diversité inter-habitats (Loreau, 2000). En proposant une vision simple, voire simpliste, des phénomènes, la théorie neutraliste est probablement la plus controversée (Nee & Stone, 2003 ; Dornelas *et al.*, 2006). Néanmoins, elle est une formidable "hypothèse nulle" à tester dans le cadre de travaux sur l'évolution



de la biodiversité végétale le long de successions écologiques (Volkov *et al.*, 2003 ; Maurer & McGill, 2004).

#### **1.4 Conclusion et objectifs de la thèse**

Même si les théories développées il y a un siècle sont fortement critiquées, elles restent en toile de fond de la plupart des recherches actuelles. L'emploi du terme succession en est un bon exemple. Cependant, l'étude de la dynamique impose une nouvelle approche plus précise incluant tous les facteurs de perturbation (Vanpeene-Bruhier, 1998). Cela a entraîné le développement de modèles récents tels que les approches hiérarchisées (Pickett *et al.*, 1989) et particulièrement l'approche synusiale « intégrée » pour ce qui concerne le champ de la phytosociologie (de Foucault, 1991 ; Gillet *et al.*, 1991 ; Decocq, 2000a). La phytosociologie synusiale « intégrée » n'est pas une première en Afrique tropicale (*e.g.*, Yongo, 2002 ; Noumon & Ganglo, 2005), mais est encore trop rare. Nos travaux sont les premiers à l'appliquer aux successions secondaires post-culturelles, en vue d'en proposer une modélisation qualitative. Cette démarche ne peut se faire qu'en aval d'une analyse détaillée de l'architecture des communautés le long d'un gradient successional, afin d'en déterminer les différents compartiments à signification socio-écologique et dynamique (*i.e.*, synusies végétales), mais aussi après une description botanique de la flore étudiée. Au-delà de cette ambition, nous nous proposons d'explorer les relations entre la place d'une communauté végétale dans la succession post-culturelle et sa biodiversité, celle-ci étant appréhendée sous ses trois dimensions fondamentales : nature, structure et organisation fonctionnelle, et à différentes échelles spatio-temporelles : synusie, phytocœnose et tésela. Enfin, nous tenterons de préciser le rôle des facteurs historiques récents (*i.e.*, pratiques culturelles ayant précédé la mise en jachère) sur ces différents paramètres.

## Chapitre 2

### Aire d'étude et méthodologie générale

**Résumé** - La forêt classée de Sanaimbo (Côte d'Ivoire, 6°20'-6°26'N, 4°33'-4°37'O, alt. 120 m) couvre 4 322 ha sur un socle schisto-granitique sur lequel se sont développés des sols ferrallitiques et hydromorphes. Le climat (moyennes annuelles : 27 °C et 1 142 mm), de type attiéen avec 2 saisons sèches, détermine une végétation potentielle de type forêt dense semi-décidue à *Celtis* spp. et *Triplochiton scleroxylon*, avec quelques petites savanes incluses. La création de clairières culturales entre 1972 et 1997 malgré le classement de la forêt est à l'origine d'une mosaïque de végétations secondaires incluses dans une matrice de forêt « primaire » que nous avons plus particulièrement étudiée. Nous avons échantillonné les communautés végétales post-culturales le long d'une chronoséquence de 30 ans, ainsi que les parties de forêt intacte ou exploitée pour ses bois. Les relevés phytosociologiques ont été effectués dans un système de rectangles emboîtés : 20x20 m pour les strates herbacées et sous-arbustives, 25x40 m pour les strates arbustives et 30x50 m pour les strates arborescentes. Les données environnementales et historiques ont été colligées simultanément sur le terrain. Des inventaires floristiques itinérants sont venus compléter cet échantillonnage. Les données relatives aux phytochories et aux traits de vie ont été tirées de la littérature botanique.

**Summary** - The Sanaimbo forest (Ivory Coast, 6°20'-6°26'N, 4°33'-4°37'O, 120 m alt.) covers 4 322 ha on a schistous-granitic substrate which supports ferrallitic and hydromorphic soils. The climate (yearly means of 27 °C and 1142 mm) is of Attian type with 2 dry seasons and determines a potential vegetation corresponding to the *Celtis* spp.-*Triplochiton scleroxylon* semi-deciduous tropical forest, which embeds several small savannahs. Shifting cultivation between 1972 and 1997 has led to a mosaic of secondary plant communities that are included in an old-growth forest matrix. I sampled postcultural plant communities along a 30yr-chronosequence as well as fragments of untouched and selectively-cut forest patches. Phytosociological relevés have been compiled into nested quadrats: 20x20 m, 25x40 m, and 30x50 m for herb and undershrub, shrub, and tree layers, respectively. I simultaneously collected environmental and historical data in the field. The floristic list has been completed using itinerant prospections. Phytochory and life-history trait data were extracted from the botanic literature.

## 2.1 Aire d'étude : la forêt classée de Sanaimbo

### 2.1.1 Situation géographique

La forêt classée de Sanaimbo est située dans le centre-est de la Côte d'Ivoire. Elle se localise, entre 6°20' et 6°26' N et 4°33' et 4°37' O, à une altitude moyenne de 120 m. Elle s'étend sur une superficie de 4 322 hectares et est située à cheval sur les départements de Bongouanou et de Dimbokro (Fig. 2.1). Elle est parsemée de petites savanes arborées incluses. Les vallées marécageuses de la forêt sont inondées temporairement par trois rivières saisonnières affluentes du N'Zi. Les villages riverains sont au nombre de six.

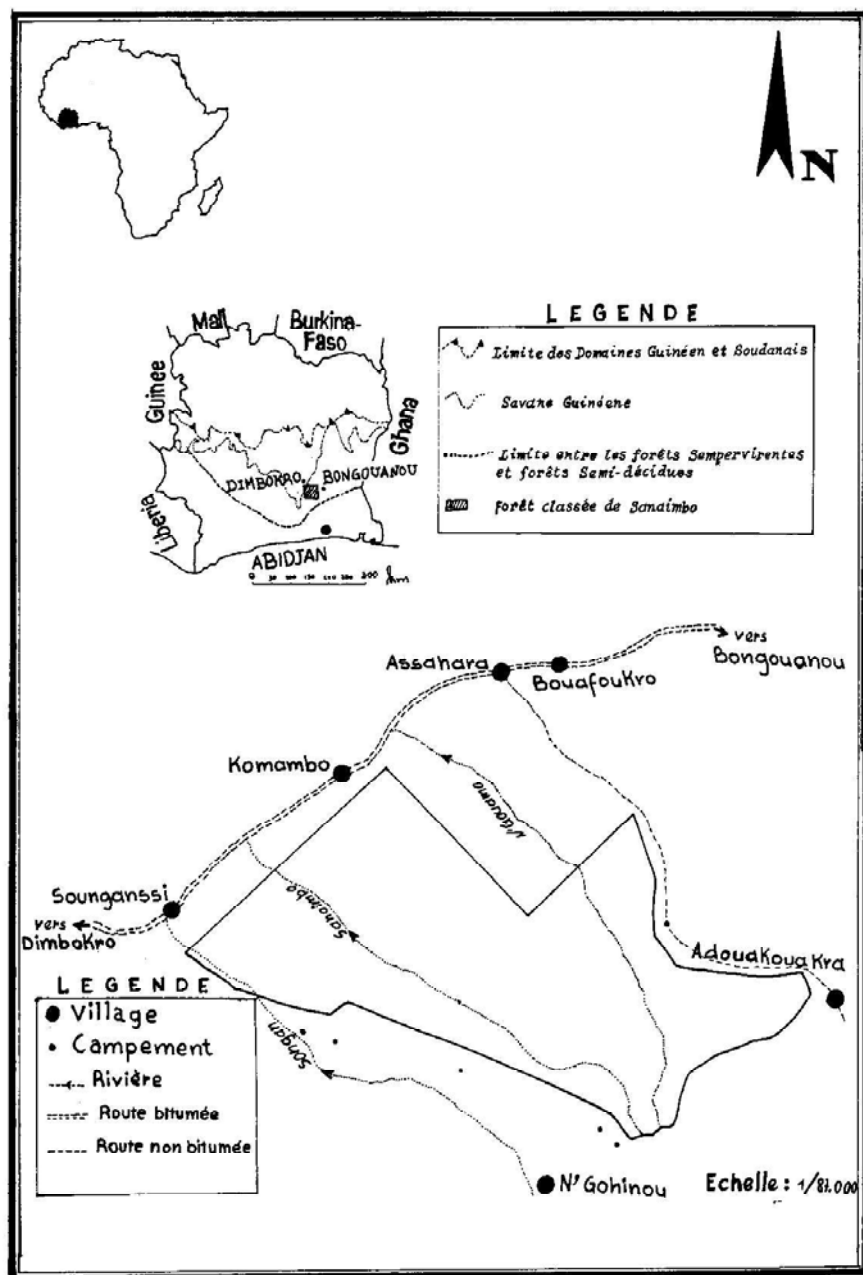


Figure 2.1 : Situation géographique et localisation de la forêt classée de Sanaimbo

### 2.1.2 Géomorphologie et édaphologie

Le substrat géologique consiste en des schistes birrimiens et des granites (Perraud, 1971). Le relief est faiblement ondulé. Les pentes varient entre 1 et 8 %, avec une moyenne de 2%. Les rivières N'Gouamo dans la partie nord-est, Sanaimbo dans la partie centrale et Songan au sud-ouest de la forêt sont des affluents du N'Zi, lui-même étant un des affluents du fleuve Badanma (Girard *et al.*, 1971), qui irriguent pendant la saison pluvieuse les vallées marécageuses. En général, l'accès à la forêt est facile. La forêt classée doit son nom à la rivière Sanaimbo.

L'inventaire des sols sous forêts et savanes réalisé par la SODEFOR en 2001 a permis de distinguer deux grands types de sols (ferrallitiques et hydromorphes), avec la prédominance des sols ferrallitiques (Fig. 2.2) à l'image du reste de la Côte d'Ivoire (Perraud, 1971). Les sols ferrallitiques sont remaniés, modaux avec recouvrement et moyennement désaturés. Ce type de sol couvre 85 % de la superficie de la forêt et présente les caractéristiques suivantes :

- l'horizon superficiel est épais de 20 cm, de couleur brune et de texture sablo-argileuse. La structure est grumeleuse, peu gravillonnaire, très poreuse et meuble avec de nombreuses racines ;
- l'horizon supérieur (20 à 35 cm) est de couleur brun-jaunâtre et de texture argilo-sableuse. La structure est polyédrique, peu gravillonnaire, peu poreuse et compacte avec quelques racines ;
- l'horizon moyen (35 à 90 cm) est de couleur rouge, de texture argilo-sableuse. La structure est polyédrique, gravillonnaire et peu poreuse et compacte sans racine ;
- l'horizon inférieur (90 à 120 cm), excepté sa texture argileuse et la présence de quelques concrétions calcaires, présente les mêmes caractéristiques que l'horizon ci-dessus.

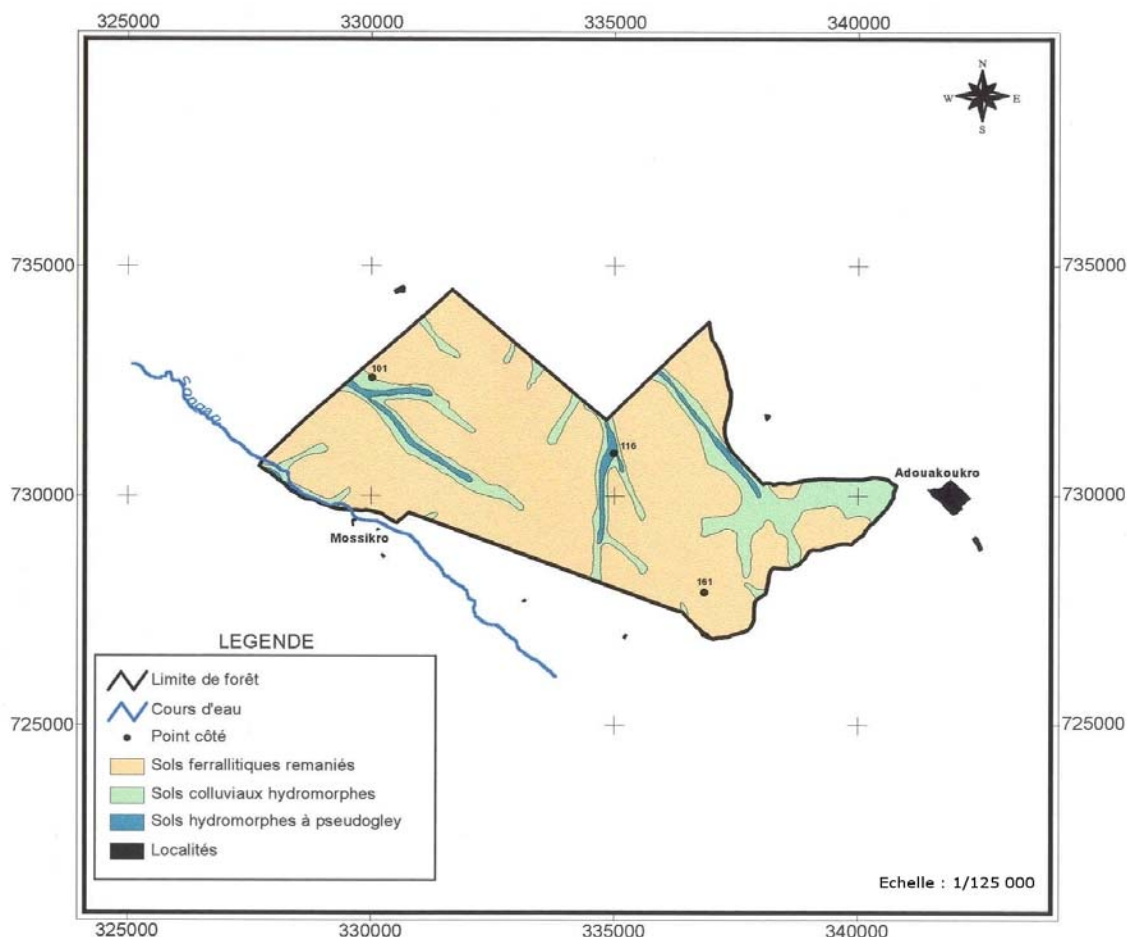
Les sols hydromorphes (colluviaux hydromorphes et hydromorphes à pseudogley) couvrent les 15 % restants. Les sols hydromorphes se présentent généralement comme suit :

- l'horizon superficiel est épais de 20 cm, de couleur brune et de texture limoneuse. La structure est polyédrique, très poreuse et meuble avec de nombreuses racines ;
- l'horizon supérieur (20 à 40 cm) est de couleur grise, de texture limono-argileuse. La structure est prismatique, poreuse et peu compacte avec quelques racines ;
- l'horizon moyen (40 à 75 cm) est de couleur gris-jaunâtre et de texture limono-argileuse. La structure est prismatique, gravillonnaire, peu poreuse et compacte avec des taches d'hydromorphie ;
- l'horizon inférieur (90 à 120 cm) est de couleur jaunâtre et de texture limono-argileuse. La structure est prismatique et compacte avec des taches d'hydromorphie.

Au niveau des sommets des interfluves, occupés généralement par des sols ferrallitiques modaux, les défrichements favorisent l'érosion qui entraîne l'appauvrissement progressif des sols ; les effets conjugués du climat et de l'érosion engendrent à terme des sols indurés ; au niveau des versants

de raccordement cette évolution a également lieu mais, elle y est modérée sous l'effet du ruissellement et de l'infiltration.

Dans les bassins occupés par des sols hydromorphes, le déboisement provoque la remontée de la nappe phréatique, augmentant ainsi la durée d'engorgement des sols à faible profondeur.



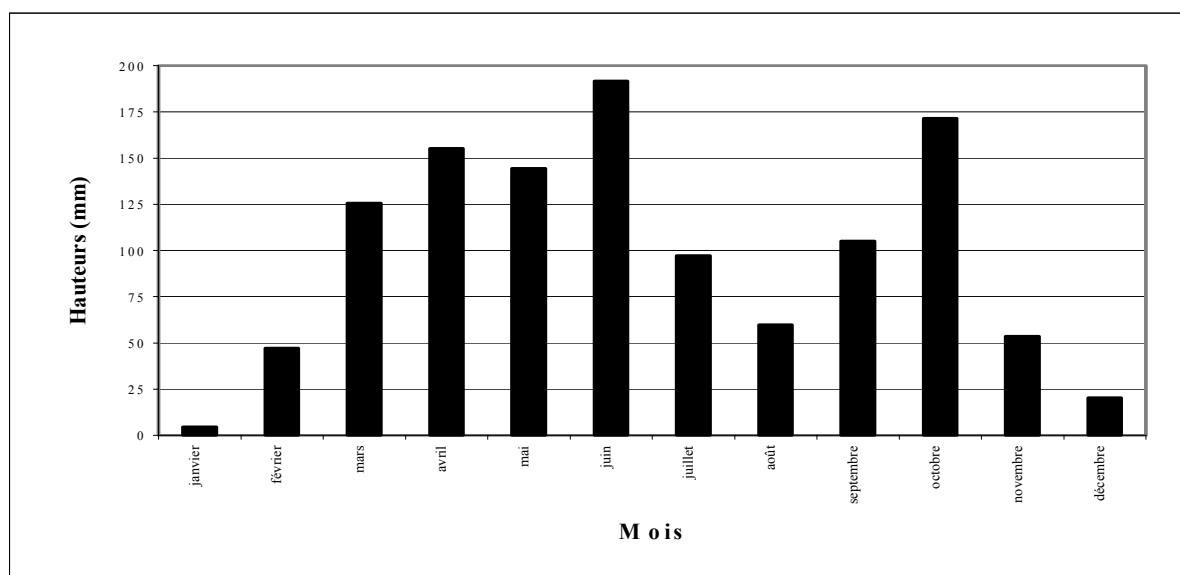
### 2.1.3 Climat

Il n'y a pas de station météorologique installée dans la forêt classée. Les données présentées (Fig. 2.3) sont celles des départements de Bongouanou et de Dimbokro situés respectivement à 21,5 et 25,5 kilomètres de la forêt étudiée, mais qui sont représentatives de l'ensemble de ce secteur géographique. Cette zone écologique est caractérisée par une pluviométrie modérée du type attiéen avec un total annuel de 1 142 mm en moyenne (ASECNA, 1979). Quatre saisons se succèdent dans l'année:

- une grande saison des pluies de mars à juin ;
- une petite saison sèche de juillet à août ;
- une petite saison des pluies de septembre à octobre ;

- une grande saison sèche de novembre à février.

D'une manière générale, ce rythme saisonnier est le plus fréquent et caractérise le climat de cette forêt. Des modifications dans la durée et l'intensité de chaque saison s'observent certaines années pouvant même aller jusqu'à la disparition plus ou moins complète de la petite saison des pluies au profit de la grande saison sèche, cause d'incendies forestiers (*e.g.* en 1983 et 1998).



**Figure 2.3 : Pluviométrie mensuelle moyenne en forêt classée de Sanaimbo de 1988 à 1997** (Source : SODEFOR, 2001)

**Tableau 2.1 : Données annuelles sur quelques paramètres climatiques autres que les précipitations** (Source : SODEFOR, 2001)

	Température (°C)	Tension de vapeur d'eau (mb/an)	Humidité relative (%)	Durée d'insolation (h/an)
Maximum	32	28,1	96	2 268,8
Moyenne	27	26,9	74	2 085,9
Minimum	22	25,9	55	1 913,3

Les caractéristiques pluviométriques de la forêt classée (Fig. 2.2) montrent que le mois de juin est le plus arrosé avec une moyenne de 191,8 mm, tandis que le mois de janvier est le plus sec, avec une moyenne de 4,55 mm. Les paramètres climatiques autres que les précipitations sont récapitulés dans le tableau 2.1.

#### 2.1.4 Influence des activités humaines

La composition floristique des formations végétales ne dépend pas seulement des facteurs physiques, mais aussi des facteurs biotiques, parmi lesquelles les activités de l'homme (Yongo, 2002).

L'homme moderne est le facteur biotique superdominant. Dans une étude synthétique sur les principales activités des populations riveraines de la forêt, nous nous intéressons à l'agriculture, à la chasse, auxquelles s'ajoutent l'artisanat, les récoltes de plantes médicinales, l'exploitation du bois et l'élevage. Nos informations relèvent du plan d'aménagement de cette forêt (SODEFOR, 2001), de nos propres observations et des entretiens avec des villageois œuvrant en forêt classée.

#### **2.1.4.1 Origine et composition de la population riveraine**

La forêt a été classée par l'arrêté n°1 474/SE du 3 mai 1938. L'abornement s'est fait en présence des chefs et notables des villages d'Adouakouakro, d'Assahara, de N'Gohinou. L'autorité forestière a créé, au profit des villageois, neuf enclaves bornées disséminées sur toute l'étendue de la forêt. Ces terrains bien délimités renferment des plantations et quelques hectares de forêts originelles reçues en complément. D'ailleurs, des implantations agricoles s'effectuent de nos jours encore, dans certaines de ces enclaves.

L'histoire de l'installation des sites actuels des villages riverains de la forêt est consécutive à des causes diverses. Parmi ces villages, ceux d'Assahara et d'Adouakouakro n'ont jamais connu de déplacement de population. Par contre, le village de N'Gohinou, pour cause d'incendie, s'est éloigné un peu de la forêt. Le village de Sounganssi a été créé en 1930, par des habitants originaires de N'Gohinou. Le village de Bouafoukro fut créé en 1934, par des habitants originaires de Dimbokro. Le dernier village créé est celui de Komambo, en 1984, pour se rapprocher de la route bitumée Bongouanou - Dimbokro. Il n'existe pas d'habitation permanente à l'intérieur de la forêt classée, mais nous avons observé six campements aux alentours.

L'ethnie autochtone de ces communautés riveraines est l'Agni-Morofoué. La population allochtone est composée, par ordre d'abondance, de Baoulé, Tagbana, Malinké et Gouro. Quant aux étrangers, ce sont essentiellement des Burkinabés, Maliens, Nigériens et Béninois.

La majorité de la population riveraine de la forêt est rurale. Elle tire donc l'essentiel de son revenu de la chasse et, surtout, de l'agriculture itinérante extensive, consommatrice de terres. Le petit élevage est pratiqué par certains ménages. L'artisanat est peu développé.

La forêt classée se trouve dans une zone relativement peuplée. En effet, la densité de la population en 1990 était de 38 habitants / km<sup>2</sup> pour une moyenne nationale de 39 habitants / km<sup>2</sup>.

#### **2.1.4.2 L'agriculture**

L'agriculture, qui est la principale activité de la population riveraine, a été pratiquée en respectant les limites de la forêt, jusqu'au jour où les effets conjugués des immigrations et de l'épuisement des réserves forestières dans le milieu rural environnant, ont amené les riverains à

solliciter des autorisations d'occuper et à violer les limites de celles-ci pour défricher des parcelles dans le périmètre de la forêt classée. Les défrichements clandestins sans autorisation administrative sont qualifiés d'« infiltrations ».

La dynamique de l'infiltration paysanne, suivie de 1972 à 1997 par la SODEFOR (Fig. 2.4), montre que le flux était faible de 1972 à 1977 avec 11 infiltrations, soit 2 par an en moyenne. De 1978 à 1988, cette pression s'est accentuée, avec 161 infiltrations, soit 10 par an en moyenne. C'est en 1980 que le flux migratoire des agriculteurs en forêt a été le plus grand (38). En effet, la crise économique et la politique de retour à la terre ont accéléré cette infiltration. Cette phase coïncide aussi avec la période où l'État ivoirien soutenait le développement des produits d'exportation (café, cacao...) et récompensait les agriculteurs méritants. Entre 1989 et 1996, le flux migratoire a connu une baisse significative à la faveur de l'année 1988, dénommée « année de la forêt ivoirienne ». Cette année correspond à la date de prise en main des forêts par la SODEFOR et à la chute des cours du café et du cacao. Le nombre d'infiltrations est alors de 24, soit 3 par an en moyenne. À partir de cette date, le défrichement de la forêt primaire est sévèrement sanctionné. Alors, la population riveraine détourne le regard de la SODEFOR par l'exploitation des anciens champs. L'avenir des jachères demeure

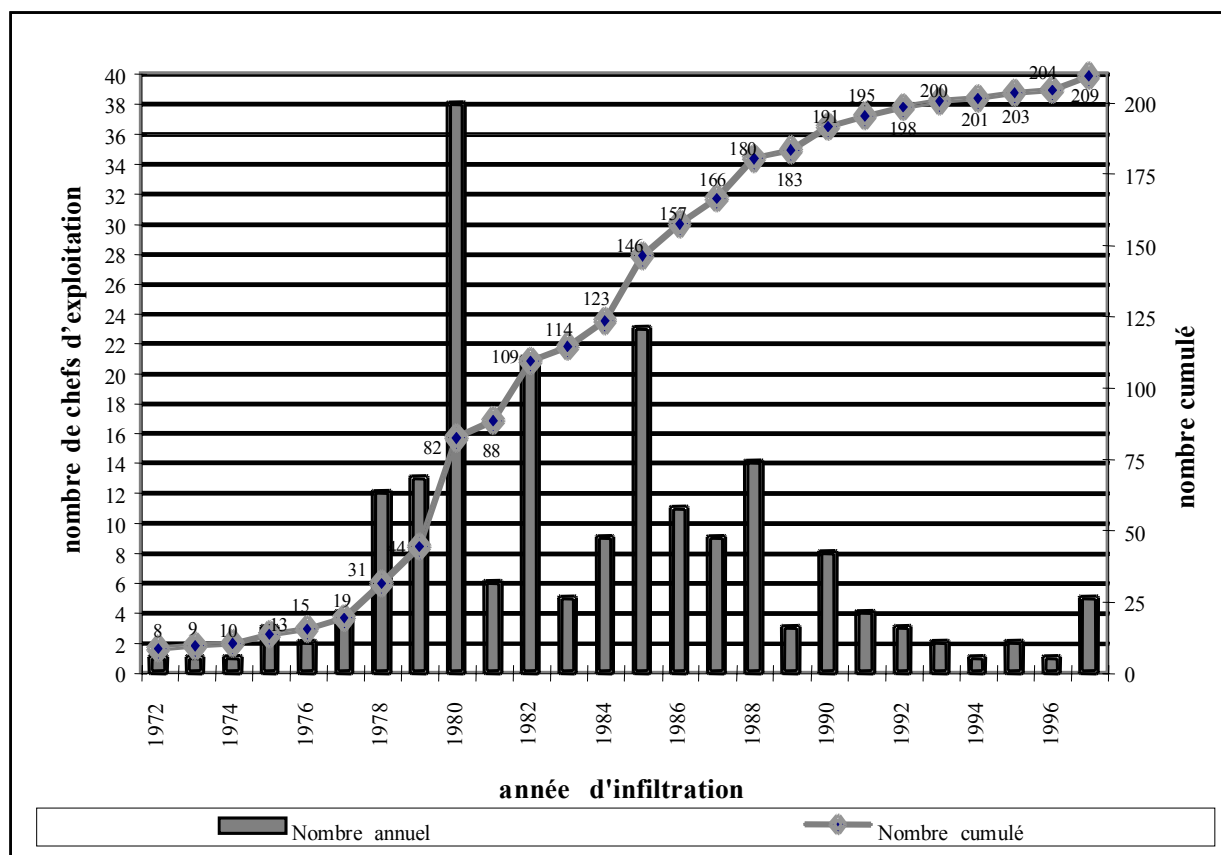


Figure 2.4 : Dynamique de l'infiltration paysanne de 1972 à 1997 (source : SODEFOR, 2001)



incertain, car il existe un risque pour qu'elles soient mises en culture prématurément. En 1997, les 5 derniers agriculteurs en infraction ont été appréhendés dans la forêt.

Nous retiendrons que la forêt classée compte 209 chefs d'exploitation (propriétaires des champs). Parmi eux, 154 n'ont pas d'autorisation, 43 ont une autorisation administrative et 12 ont une cession coutumière.

Le café et le cacao représentent toujours les principales cultures de rentes malgré le vieillissement des plantations. Ils sont plantés en sous-bois forestier (agro-foresterie) ; c'est la raison pour laquelle les agriculteurs recherchent activement les formations forestières.

La méthode de mise en valeur des terres agricoles s'effectue de manière extensive. Le schéma général se présente comme suit : le choix de l'emplacement de la plantation ; le défrichage du sous-bois ; l'abattage de quelques arbres ; le brûlage sur pied des arbustes à fort recouvrement et des souches des arbres abattus (Fig. 2.5) ; enfin la mise en place des cultures. Au cours des défrichements, l'agriculteur conserve le nombre d'arbres qu'il estime suffisant pour ne pas gêner les cultures et dont l'abattage nécessiterait un surcroît de travail sans rapport avec l'amélioration de production à attendre. D'ailleurs, certains de ces arbres épargnés que nous dénommerons par la suite les « rémanents » sont des espèces à valeur commerciale (*Milicia excelsa*, *Antiaris africana*) ou dont les fruits sont comestibles (*Ricinodendron heudelotii*).



**Figure 2.5 : Brûlage sur pied d'un arbre lors de la création d'un champ (Cliché : SODEFOR)**

Les cultures pérennes sont associées aux cultures vivrières pendant les deux premières années de la plantation. Les principales cultures vivrières sont : la banane (*Musa sapientum*), les ignames (*Dioscorea alata*, *D. cayenensis*, *D. dumetorum*), le manioc (*Manihot esculenta*), le maïs (*Zea mays*), le riz (*Oryza glaberrima*, presque entièrement remplacé maintenant par des variétés de *O. sativa*), le taro (*Xanthosoma maffa*), l'aubergine (*Solanum melongena*), le piment (*Capsicum frutescens*), le gombo (*Hibiscus esculentus*), la tomate (*Solanum lycopersicum*), l'arachide (*Arachis hypogea*)... Les arbres épargnés servent de tuteur à l'igname. Certains de ces arbres sont tués par le feu ou simplement abattus dès qu'ils commencent à gêner le développement des cultures pérennes. L'agriculteur cherche aussitôt à étendre sa plantation ; dès que les cultures pérennes sont bien installées. La majorité des plantations (93%) est en production. Le reste (7%) est constitué principalement de jeunes champs de cacao et, secondairement, de café, qui continuent d'être implantés dans les enclaves déjà évoquées. Les vergers de cacaoyers ou de caféiers sont productifs à partir de la cinquième ou la sixième année de culture.

#### 2.1.4.3 La chasse

L'existence de campements aux alentours de la forêt, le nombre insuffisant des agents des eaux et forêts et les layons de surveillance de ces agents facilitent l'activité des chasseurs. Le surplus de leurs captures est vendu principalement aux restaurants dans les villages et à des grossistes assurant la liaison entre les villes et les campements. Aucun recensement précis n'a été entrepris concernant la faune et ces chiffres, donnés par la SODEFOR (2001), ne sont qu'indicatifs. La forêt classée compte 33 espèces de mammifères dont 8 en voie de disparition. Les espèces animales les plus fréquemment rencontrées actuellement dans la forêt sont : *Crossarchus obscurus* (mangoustes), *Tragelaphus scriptus* (Guib harnaché), *Cephalophes spp.* (Céphalophes), *Erythrocebus patas* (Singe rouge), *Thryonomis swinderianus* (Agouti), *Artherurus africana* (Hérisson) et divers autres rongeurs : les écureuils (*Heliosciurus gambianus*, *Funisciurus pyropus*, *Euxerus erythropus*), le rat (*Cricetomys gambianus*) ; quant aux oiseaux, ils sont dominés par le francolin et les calaos. Le groupe des reptiles est représenté par des serpents et des lézards.

Certains arbustes et lianes sont utilisés pour l'installation des pièges à câbles métalliques. La confection de ces pièges conduit à l'abattage de nombreux arbustes (e.g. *Microdesmis keayan*, *Lecaniodiscus cupanioides*) et à la section des lianes (e.g. *Montandra guineensis*).

Ainsi, cette faune est menacée par le braconnage, le piégeage et toutes les activités destructrices de la végétation (feux de brousses, agriculture...).

#### **2.1.4.4 L'artisanat**

Le bois d'un grand nombre d'arbres et certaines lianes sont utilisés dans la construction de maisons et la fabrication de mobilier. C'est le cas de *Montandra guineensis*, *Trichilia prieureana*, *Lophira lanceolata*...; les toits sont couverts de graminées comme *Loudetia phragmitoides*, *L. simplex*. Les mortiers sont fabriqués à partir du bois de *Erythrophleum suaveolens*, les piliers dans ceux de *Dialium guineense*.

#### **2.1.4.5 Les activités de cueillette**

Les feuilles de *Thaumatococcus danielli* et celles d'*Hypselodelphys violacea* sont vendues sur les marchés et destinées à l'emballage de certains aliments (e.g. l'attieké). La tige et la racine de *Garcinia afzelii*, utilisées comme cure-dent, sont très vendues ; leur récolte s'effectue dans toute la forêt et contribue à la raréfaction de cette espèce. Les palmiers comme *Elaeis guineensis* sont décimés dans les jachères pour en extraire le vin de palme. La population riveraine tire de la forêt diverses plantes médicinales. Ainsi, écorces, racines et feuilles de certaines espèces arborescentes (*Alstonia boonei*), arbustives (*Elaeophorbia grandifolia*, *Newbouldia laevis*...), herbacées (*Dissotis senegambiensis*, *Solenostemon monostachyus*...) et lianescentes (*Paullinia pinnata*, *Montandra guineensis*...) à vertus thérapeutiques ou aphrodisiaques (*Turraea heterophylla*) sont récoltées le long des routes, aux alentours des champs et des campements. Les droits d'usage reconnus aux populations riveraines par la SODEFOR se limitent au ramassage de bois morts, à la coupe de paille et à la cueillette des fruits. Cette restriction n'induirait, selon la SODEFOR, que très peu de modifications au niveau de la végétation.

#### **2.1.4.6 Les feux**

Le feu joue un rôle important dans l'agriculture dans cette région. Après le défrichage des terrains destinés à la culture, le feu est utilisé pour déclencher les premières activités agricoles. La forêt classée est située dans une zone de transition forêt-savane. Les savanes sont régulièrement brûlées en saison sèche pour diverses raisons (Vuattoux, 1970, 1976). Malheureusement, les années sèches où la petite saison des pluies est très réduite ou tardive, ces différents feux consomment parfois sur leur passage des champs de cacaoyers, de caféiers, des jachères et pénètrent dans la forêt en brûlant le sous-bois et la litière causant ainsi des dommages aux plantules et aux herbacées forestières, non adaptées.

#### **2.1.4.7 L'exploitation forestière**

L'exploitation des bois d'œuvre n'est pas autorisée dans la forêt depuis son classement. Mais certains agriculteurs œuvrant dans la forêt, témoignent que la forêt a été parcourue par des exploitants de billes de bois dans les années 1981-1983. Ils laissent derrière eux des zones forestières très dégradées. Aujourd'hui, seule la société INPROBOIS (Industrie de Promotion du Bois) exploite des îlots de forêts villageoises.

#### **2.1.4.8 L'élevage**

La localisation de la forêt classée à cheval sur la savane et la zone de transition est favorable à l'élevage, bien que cette pratique soit peu développée. L'élevage bovin est pratiqué essentiellement par un petit groupe d'étrangers qui bénéficient de l'encadrement de l'ANADER (Agence Nationale d'Appui au Développement Rural). Il existe un petit «élevage familial» de poulets, de cabris et de moutons parqués dans certains villages dont N'Gohinou et Adouakouakro. Ces animaux ne sont pas gardés et pâturent à proximité des autres villages et campements.

### **2.1.5 Végétation**

Le massif forestier de Sanaimbo fait partie du bloc de forêt dense du centre-est de la Côte d'Ivoire. D'après White (1983, 1986), il appartient au domaine de la forêt dense ombrophile semi-sempervirente humide mélangée correspondant à la forêt mésophile semi-caducifoliée ou au secteur mésophile le plus humide d'après les subdivisions établies en 1971 par les phytosociologues Guillaumet & Adjanohoun. La végétation climacique est la forêt dense humide semi-décidue au sens de Aubréville (1957, 1958) et de Schnell (1949, 1950, 1976). La forêt dense humide semi-décidue se distingue de la forêt dense humide sempervirente d'une part par la chute quasi simultanée des feuilles des grands arbres pendant la grande saison sèche de novembre à mars et, d'autre part, par une richesse spécifique moins élevée qu'en forêt sempervirente. Le type de forêt semi-décidue que nous étudions est caractérisé par *Celtis spp.* et *Triplochiton scleroxylon* (Guillaumet & Adjanohoun, 1971). Il correspond à l'association à *Celtis-Triplochiton* au sens de Taylor (1960) et, en partie, à la "moist semi-deciduous forest" définis par Hall & Swaine (1981) pour le Ghana. Sept types de formation végétale peuvent être distingués (Fig. 2.6).

Les types forestiers observés sont :

- la forêt dense ouverte moyennement dégradée sur sol ferme ;
- la forêt dense ouverte dégradée sur sol ferme ;
- la forêt dense ouverte sur sol hydromorphe.

Ces trois types de formation végétale occupent respectivement 1 202 hectares (27,7%), 1 180 hectares (27,2%) et 59 hectares (1,4%).

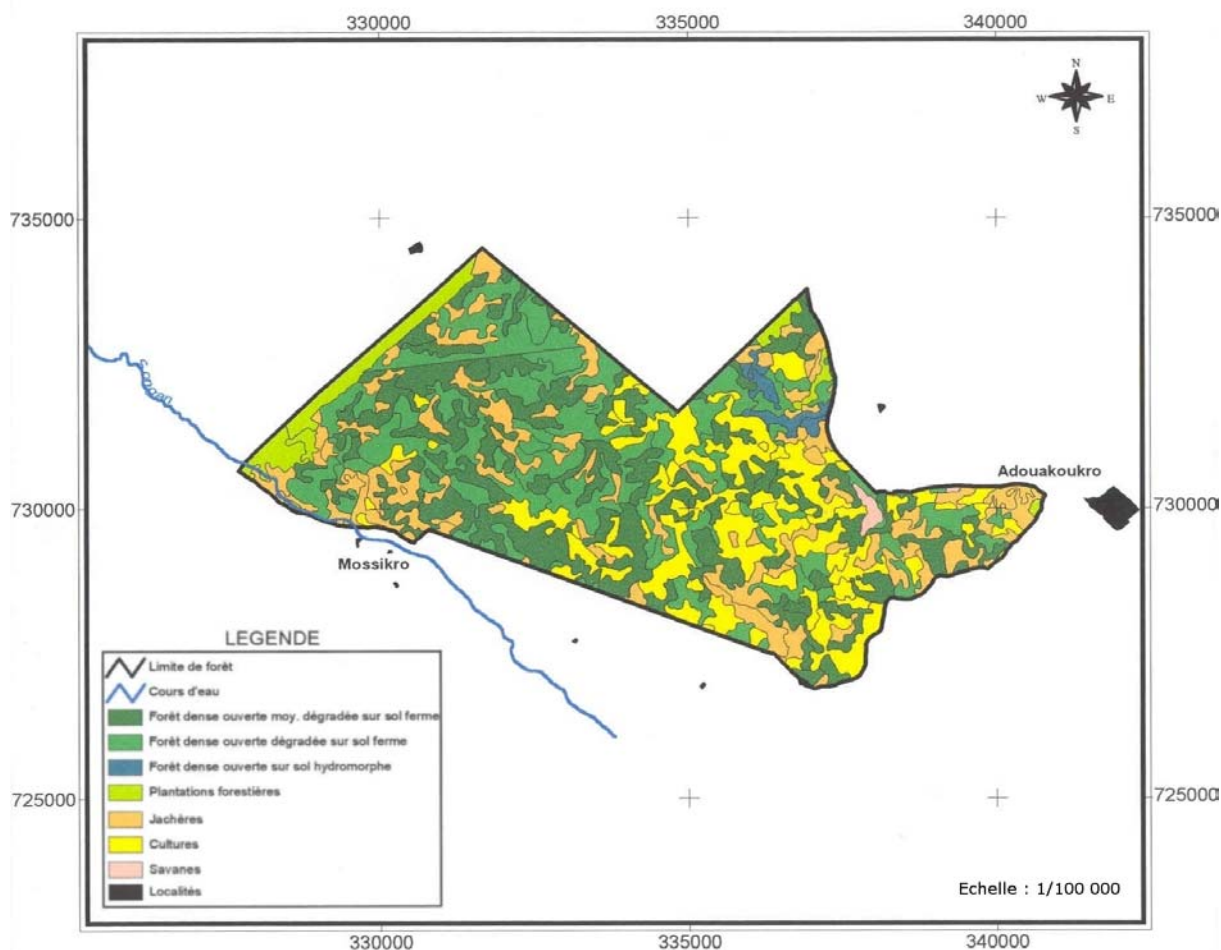


Figure 2.6 : Carte de végétation de la forêt classée de Sanaïmbo (source : SODEFOR, 2001)

La forêt classée compte 36 essences principales, soit 48% des essences forestières exploitées comme bois d'œuvre en Côte d'Ivoire. Les principales essences commerciales sont : *Antiaris africana* (nom vernaculaire : Ako), *Ceiba pentandra* (Fromager), *Celtis mildbraedii* (Ba), *C. zenkeri* (Asan), *Mansonia altissima* (Bété), *Morus mesozygia* (Difou), *Nesogordonia papaverifera* (Kotibé), *Ricinodendron heudelotii* (Eho), *Triplochiton scleroxylon* (Samba)... Cette richesse en espèces commerciales attire l'attention des exploitants forestiers de la région.

La forêt classée de Sanaïmbo, comme de nombreuses forêts denses semi-décidues, est parsemée de savanes guinéennes incluses. Ces savanes arborées n'occupent qu'une infime partie, environ 20 hectares (0,5%). Toute la forêt classée est parsemée de jachères d'âge varié (Fig. 2.7 & 2.8), résultant des nombreuses activités agricoles des populations riveraines. Ce type de formation végétale occupe une superficie de 723 hectares (16,7%). Les cultures (Fig. 2.9 & 2.10), quant à elles,

occupent une superficie de 874 hectares (20,2 %). La SODEFOR, chargée de la gestion des aires protégées, a entrepris un reboisement de production. Il se traduit par la mise en place de plantations forestières dans certaines jachères. Ces plantations initialement monospécifiques renferment soit *Gmelina arborea*, soit *Tectona grandis* (teck). Dans les dernières plantations, en plus de ces deux espèces, s'ajoutent secondairement quelques essences forestières dont *Ceiba pentandra*, *Terminalia ivorensis*, *Terminalia superba*, *Mansonia altissima*. Ces plantations couvrent une superficie de 264 hectares (6,1%). L'occupation du sol par les types de formation végétale est récapitulée dans le tableau 2.2, dans la dernière colonne duquel sont indiquées les formations végétales concernées par cette étude.

**Tableau 2.2: Les types de formation végétale** (Source : SODEFOR, 2001)

Type de formation végétale	Superficie (ha)	Pourcentage (%)	Végétation étudiée
Forêt dense ouverte moyennement dégradée sur sol ferme	1 202	27,8	Oui
Forêt dense ouverte dégradée sur sol ferme	1 180	27,3	Oui
Forêt dense ouverte sur sol hydromorphe	59	1,4	Oui
Jachères	723	16,7	Oui
Savanes	20	0,5	En partie
Cultures	874	20,2	En partie
Plantations forestières	264	6,1	Non
<b>Total</b>	<b>4 322</b>	<b>100</b>	<b>6/7</b>

## 2.2 Échantillonnage et relevés de terrain

### 2.2.1 Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage a été conçu de manière à inclure :

- des reliquats de forêt primaire non exploitée,
- des forêts villageoises attenantes à la forêt classée et uniquement exploitées pour leur bois d'œuvre, c'est-à-dire des zones pour lesquelles la continuité forestière est assurée, mais dont la dynamique a été modifiée par l'homme,
- des jachères de différents âges, qui correspondent à des stades plus ou moins matures de la succession secondaire post-culturale, sélectionnées de manière à reconstituer une chronoséquence de 30 ans (Tabl. 2.3).





**Figure 2.7 : Jachère de 3 ans en contact avec la forêt « primaire » (Cliché : J. Kassi)**



**Figure 2.8 : Jachère de 16 ans (Cliché : J. Kassi)**





**Figure 2.9 : Champ de bananes avec conservation de rémanents (Cliché : J. Kassi)**



**Figure 2.10 : Champ de cacao avec *Elaeis guineensis* (Cliché : J. Kassi)**



**Tableau 2.3 : Plan d'échantillonnage**

Type de végétation	Sol hydromorphe	Sol ferrallitique	Total
Jachères de 3-4 ans	3	3	6
Jachères de 5-9 ans	6	5	11
Jachères de 10-14 ans	4	5	9
Jachères de 15-19 ans	8	7	15
Jachères de 20-24 ans	5	9	14
Jachères de 25-30 ans	5	4	9
Forêts villageoises exploitées	4	2	6
Forêts anciennes non perturbées	5	5	10
<b>Total</b>	<b>40</b>	<b>40</b>	<b>80</b>

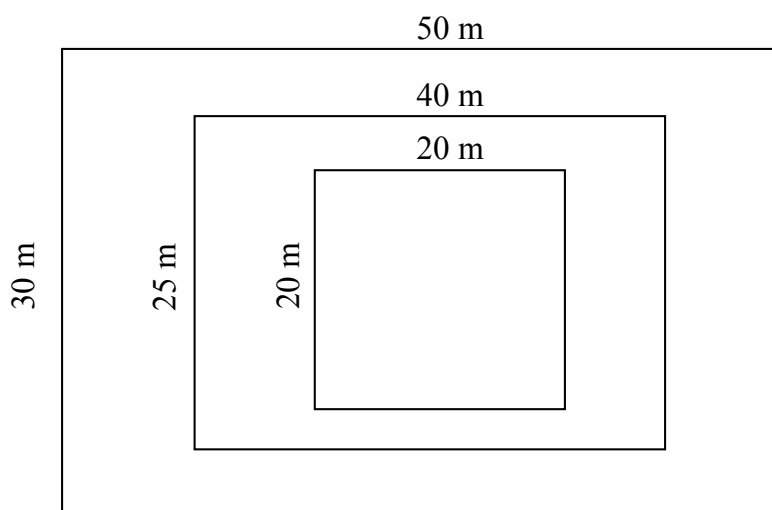
Nous avons considéré que ces trois types de forêt représentaient un gradient de pression humaine croissante sur la végétation. Les groupements de pente sont absents. La forêt a connu deux incendies récents : l'un en 1983 et un second en 1997. Il n'était pas possible pour nous de réunir plusieurs parcelles incendiées à différentes époques, raison pour laquelle nous avons privilégié la dynamique forestière post-culturale, par le choix de jachères dans des parties non incendiées de la forêt.

### 2.2.2 Relevés phytosociologiques et données mésologiques

Nous avons suivi la méthodologie phytosociologique sous son approche synusiale « intégrée » (Gillet *et al.*, 1991 ; Gillet & Gallandat, 1996 ; Decocq, 2000a, 2002). Cette méthode s'est révélée être la mieux adaptée aux végétations forestières tropicales (Senterre, 2005a) et permet ultérieurement une modélisation systémique qualitative de la dynamique végétale (Decocq, 2000a,b).

Un seul relevé phytosociologique a été effectué pour chaque jachère ou parcelle de forêt, de manière à ne pas échantillonner des végétations appartenant à un même « individu d'association » (*i.e.*, une même communauté élémentaire, caractérisée par son homogénéité floristique ; Gillet *et al.*, 1991). À l'intérieur de chacune des parcelles retenues, une placette temporaire qui consistait en un système de rectangles emboîtés (Fig. 2.11) a été disposée de manière aléatoire. Un tel dispositif permet de prendre en compte les aires minimales des communautés végétales qui varient en fonction des strates de végétation considérées (Gillet, 1998 ; Sinsin, 1993 ; DeWalt *et al.*, 2003 ; Senterre, 2005a). La taille des relevés était de 50 x 30 m (1 500 m<sup>2</sup>) pour les synusies arborescentes (A<sub>1</sub> : arbres > 25 m et A<sub>2</sub> : arbres de 15-25 m), de 40 x 25 m (1 000 m<sup>2</sup>) pour les synusies arbustives (S<sub>1</sub> : arbustes de 10 à 15 m et S<sub>2</sub> : arbustes de 5 à 10 m) et de 20 x 20 m (400 m<sup>2</sup>) pour les synusies sous-arbustives (S<sub>3</sub> : arbustes < 5 m et herbacée de 1 m) et herbacées (H : herbacée de moins 1 m). La détermination des hauteurs des strates découle d'une analyse architecturale sur le terrain et des résultats d'auteurs

précédents (Yongo, 2002 ; Senterre, 2005a). La hauteur a été mesurée grâce à un instrument de mesure de la hauteur des arbres (le dendromètre Suunto ® et sa mire, Kassi, 2001).



**Figure 2.11 : Dispositif utilisé pour les relevés de végétation**

À l'intérieur de chaque synusie, le relevé phytosociologique consistait en une liste exhaustive de toutes les espèces vasculaires présentes dans la surface-échantillon, accompagnées de leur coefficient d'abondance-dominance selon l'échelle suivante, celle de Braun-Blanquet (1964) modifiée (Gillet *et al.*, 1991) :

- 5 : espèce couvrant 75 à 100 % de la surface du relevé ;
- 4 : espèce couvrant 50 à 75 % de la surface du relevé ;
- 3 : espèce couvrant 25 à 50 % de la surface du relevé ;
- 2 : espèce couvrant 5 à 25 % de la surface du relevé ;
- 1 : espèce couvrant moins de 5 % de la surface du relevé, mais individus abondants ;
- + : espèce représentée par quelques individus épars et peu recouvrant ;
- i : espèce représentée par un seul individu.

Lorsque qu'une espèce était présente dans une synusie ne correspondant pas à son optimum de développement ontogénétique, son nom est suivi du symbole *j* pour « juvénile ».

Le recouvrement total de chaque strate est également déterminé par cette même méthode et exprimé en pourcentage. Les espèces sont par la suite relevées strate par strate. Dans le cas particulier des synusies herbacées, les germinations de ligneux n'ont pas été relevées faute de pouvoir les identifier avec certitude. Les synusies épiphytiques et bryophytiques n'ont pas été prises en compte.

L'ensemble des relevés de synusies a ensuite été compilé en un unique relevé de phytocœnose pour chaque placette, chaque synusie étant affectée de son pourcentage de recouvrement au sol. Les phytocœnoses sont des assemblages spatiaux de synusies, celles-ci pouvant être soit superposées lorsqu'elles appartiennent à des strates de végétation différentes, soit juxtaposées lorsqu'elles se partagent l'espace au sein d'une même strate. Les phytocœnoses « intègrent » donc l'ensemble des synusies végétales partageant une même portion de l'espace, dans les limites d'un biotope (Gillet *et al.*, 1991). Les épiphytes ont été prises en compte dans les inventaires. Cependant, étant donné leur faible nombre et l'impossibilité d'accéder à certaines d'entre elles, nous n'avons pas spécifiquement étudié les synusies épiphytiques qui, de toute façon, occupent une place anecdotique dans le type d'écosystème étudié.

En vue d'une analyse exploratoire multidimensionnelle des relevés phytosociologiques, nous avons retenu comme variables explicatives les facteurs suivants : âge de la jachère, type de sol (ferrallitique ou hydromorphe), la latitude, la longitude, la taille du champ, le type de culture pendant la dernière période, le nombre total d'années de culture, le nombre d'année de culture lors de la dernière période de culture, la proximité de la forêt primaire, la densité forestière environnante, la densité et la diversité des rémanents (*i.e.*, arbres laissés en place lors du défrichement) (Tabl. 2.4).

L'âge des jachères a été obtenu après enquête auprès des autorités forestières et des agriculteurs (ou leurs fils) qui ont cultivé les champs concernés. Ils ont, par la même occasion, fourni les renseignements sur les traitements des champs (pratiques culturales, espèces cultivées, durée des cultures). Nous avons considéré comme début de la jachère la date du dernier nettoyage pour les cultures caféières ou cacaoyères. Dans les champs d'arachides, d'ignames et de riz, la fin des récoltes correspond au début de la jachère. Dans tous les cas, la date de mise en jachère coïncide avec le moment où toutes les pratiques culturales sont interrompues.

### **2.2.3 Inventaires botaniques complémentaires**

Des inventaires itinérants dans toutes les parties de la forêt y compris les savanes et cultures ont permis de compléter la liste floristique. Puisque souvent certaines espèces sont épargnées lors des cultures (rémanents). L'identification de plus de la moitié des espèces végétales inventoriées a pu être faite sur le terrain grâce à notre prospecteur, actuellement conservateur au Centre Nationale de Floristique (CNF). Sur le terrain, nous avons souvent eu recours au Guide de terrain pour les arbres des forêts denses de la Côte d'Ivoire (Hawthorne, 1996), au Guide de terrain des espèces ligneuses soudano-guinéens (Geerling, 1982) et au Manuel de botanique forestière (Letouzey, 1982). Toute les

**Tableau 2.4 : Variables environnementales et historiques utilisées dans les analyses**

Variables environnementales et historiques	Définition	Echelle	Unités	Variabes
Âge des jachères	Date depuis abandon	3 à 30	années	Numérique
Type de sol	Profil pédologique	-	-	Binaire
Nombre total d'années de culture	Nombre total d'année de culture	1 à 17	années	Numérique
Nombre d'années de la dernière période de culture	Durée de la dernière culture	1 à 15	années	Numérique
Position du relevé	Coordonnées GPS	-	degrés	Numérique
Diversité des rémanents	Nombre d'espèces	0 à 3	espèces	Numérique
Densité des rémanents	Recouvrement	0 à 20	%	Numérique
Proximité de la forêt ancienne	Distance de la jachère à la forêt	0 à 500	m	Numérique
Taille du champ	Surface	1 à 2,5	hectare	Numérique
Type de culture pendant la dernière période	Plante (s) cultivée (s)	-	-	Nominale
Densité forestière environnante	Nombre de fois où la jachère est en contact avec la forêt	0 à 8	-	Ordinale

espèces ont été récoltées au moins une fois pour confirmer leur identification botanique à l'Herbarium de l'Université de Cocody-Abidjan, avec l'aide du Professeur L. Aké Assi. La nomenclature que nous avons adoptée est celle de Lebrun & Stork (1991-1997). Ces ouvrages ne traitent malheureusement pas des Ptéridophytes. C'est pourquoi nous avons eu recours à la nomenclature proposée par Aké Assi (1984, 2001, 2002).

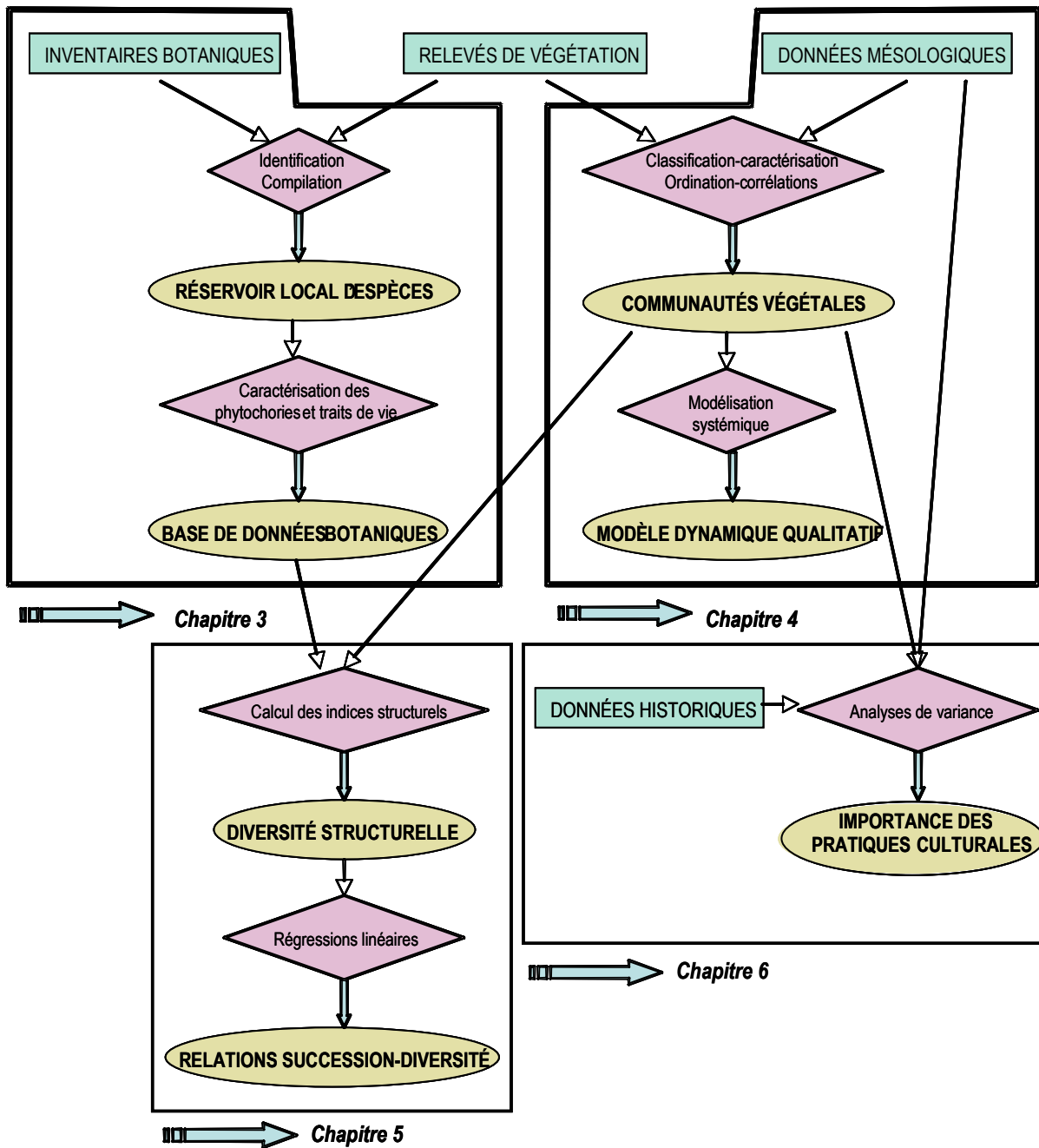
### 2.3 Analyse des données

Nous nous contenterons de donner ici l'organisation générale de nos analyses, ainsi que les principaux référentiels utilisés. Les méthodes précises utilisées pour répondre à chacune des questions de recherche initialement posées seront explicitées au début de chacun des chapitres qui vont suivre, de manière à permettre une lecture indépendante de chacun d'entre eux.

Le flux d'analyses que nous avons suivi est schématisé sur la figure 2.12. Nous l'avons décomposé en quatre parties distinctes mais complémentaires, qui correspondent aux quatre chapitres qui vont suivre.

#### 2.3.1 Analyses floristiques

De manière à connaître le plus précisément possible la flore de la forêt de Sanaïmbo, nous avons établi un catalogue floristique reprenant toutes les espèces présentes dans nos 80 relevés de phytocœnoses, auxquelles nous avons adjoint les espèces supplémentaires répertoriées au cours des



**Figure 2. 12 : Organisation générale du flux des analyses de données.** Les données originales collectées sur le terrain figurent dans les rectangles. Les méthodes de traitement de ces données sont reportées dans les losanges et les résultats qui en sont issus, dans les ovales. Les flèches indiquent le sens de ces analyses.

prospections itinérantes complémentaires. Toutes les espèces, qui ont systématiquement été récoltées au moins une fois, ont été soigneusement identifiées au préalable.

Dans un second temps, nous avons construit une base de données floristique contenant, outre les données taxonomiques (famille, genre, espèce, sous-espèce ou variété, nom de l'inventeur), des

données chorologiques et biologiques. Les informations portant sur les caractéristiques telles que le type biologique, la hauteur, la morphologie foliaire, le mode de dissémination, la taille des fruits et graines, la multiplication végétative, la phytochorie et la persistance du feuillage proviennent d'une part de la littérature, notamment des flores (Aubréville, 1959 ; Hutchinson & Dalziel, 1959 -1972 ; Aké Assi, 1984), de thèses (Yongo, 2002 ; Senterre 2005b), d'ouvrages botaniques (Geerling, 1982 ; Letouzey, 1982 ; Hawthorne, 1996) et de nos propres observations, soit sur le terrain, soit dans l'herbier du Centre National de Floristique de l'Université de Cocody-Abidjan (Tabl. 2.5). D'autres très de vie (*e.g.*, modèles architecturaux *sensu* Hallé & Oldeman, 1970, type morphologique, âge de la maturité sexuelle, durée de vie des fruits et graines, longévité des espèces, début de floraison, dureté du bois) n'ont pas été pris en compte par manque d'informations.

Les types de distribution phytogéographique ou phytochories ont été établis suivant les grandes subdivisions chorologiques pour l'Afrique proposées par White (1983, 1986). Les principaux types de distributions (TP) retenus sont :

- espèces à large distribution :

Pan = pantropicales ; espèces réparties dans toutes les régions tropicales du globe ;

Pal = paléotropicales ; espèces présentes en Afrique tropicale,

en Asie tropicale, Australie et à Madagascar ;

Aam = afro-américaines ; espèces présentes en Afrique et en Amérique tropicale ;

- espèces pluri-régionales africaines :

AM = afro-malgaches ; espèces distribuées en Afrique et à Madagascar ;

AT = afro-tropicales ; espèces rencontrées dans toute l'Afrique tropicale ;

P-A = espèces plurirégionales africaines, dont l'aire de distribution s'étend à plusieurs centres régionaux d'endémisme ;

- espèces endémiques :

GC = espèces guinéo-congolaises ; espèces largement distribuées dans la région guinéenne ;

GCW = espèces guinéo-congolaises endémiques du bloc forestier ouest-africain ;

GCi = espèces guinéo-congolaises endémiques de Côte d'Ivoire ;

S = espèces soudanaises, présentes dans le centre régional d'endémisme soudanien.

Les types biologiques utilisés sont ceux définis par Raunkiaer (1934) et qui tiennent compte des modifications et ajustements proposés par la suite pour les milieux tropicaux (Lebrun, 1947 ; Adjanohoun, 1964 ; Guillaumet, 1967). Nous distinguons :

- les thérophytes (Th) : plantes annuelles se multipliant au moyen de graines.

- les hémicryptophytes (H) : plantes dont les pousses ou bourgeons de remplacement sont situés au niveau du sol.

- les hydrophytes (Hdy) : plantes aquatiques dont les bourgeons persistants sont situés au fond de l'eau et dont le cycle de vie se passe dans l'eau.

- les chaméphytes (Ch) : plantes dont les bourgeons ou les extrémités des pousses persistantes sont situés au dessus de la surface du sol, sur des rameaux rampants ou dressés.
- les géophytes (G) : plantes dont les pousses ou bourgeons persistants sont situés dans le sol durant la mauvaise saison. En fonction de la nature de l'organe souterrain de réserve, elles sont subdivisées en géophytes bulbeuses (Gb), géophytes rhizomateuses (Gr) et géophytes tubéreuses (Gt).
- les phanérophytes (Ph) : plantes dont les pousses ou bourgeons persistants sont situés sur les axes aériens persistants. En fonction de la hauteur de ces axes aériens, elles sont subdivisées en mégaphanérophytes (MPH : arbres de plus de 30 m de haut), mésophanérophytes (Mph : arbres de 10 à 30 m de haut), microphanérophytes (mph : arbustes de 2 à 10 m de haut), nanophanérophytes (Nph : sous-arbuste moins de 2 m de haut).
- les épiphytes (Ept) : plantes qui utilisent les autres comme support.

**Tableau 2.5 : Traits de vie des espèces utilisés dans les analyses**

Trait de vie	Type de variable	N (%)	Références
Type biologique	Nominal (9) Géophytes, hémicryptophytes, chaméphytes, Thérophytes, Méga- méso-, micro-, nano-, phanérophytes, épiphytes	365 (100%)	Aubréville (1959) ; Hutchinson & Dalziel (1959 -1972) ; Aké Assi (1984) ; Hawthorne (1996) ;
Lianes	Binaire (oui / non)	365 (100%)	observation de terrain
Mode de dissémination des diaspores	Nominal (5) Anémochorie, endozochorie, épizoochorie, barochorie, hydrochorie	298 (81,64%)	Lebrun (1947) ; Aubréville (1959)
Hauteur à maturité	Ordinal (6) A <sub>1</sub> : arbres de plus de 25 m A <sub>2</sub> : arbres de 15-25 m S <sub>1</sub> : arbustes de 10 à 15 m S <sub>2</sub> : arbustes de 5 à 10 m S <sub>3</sub> : arbustes inférieures à 5 m et les herbacées de plus de 1m H : herbacées basses	365 (100%)	Yongo (2002) ; Senterre (2005a)
Épines	Binaire (oui / non)	364 (100%)	observation de terrain ; Herbier
Longévité des feuilles	Binaire (décidu, sempervirent)	260 (71,23%)	observation de terrain ; Herbier ; Aubréville (1959) Hutchinson & Dalziel (1959 -1972)
Surface foliaire	Normalité (3) Microphyllie, mésophyllie macrophyllie	362 (99,18%)	observation de terrain ; Herbier ; Schnell (1976) Hutchinson & Dalziel (1959 -1972) ; Geerling (1982) ; Aubréville (1959) ; Hawthorne (1996)
Forme du limbe foliaire	Normalité (4) Feuille simple, simple, disséquée, composée pennée, composée palmée	262 (71,23%)	observation de terrain ; Herbier ; Aubréville (1959) Hutchinson & Dalziel (1959 -1972) ; Geerling (1982) ; Hawthorne (1996)
Pilosité foliaire	Binaire (oui / non)	363 (99,18%)	observation de terrain ; Herbier
Dimension des diaspores	Nominal (3) Petit, moyen, gros	363 (99,18%)	observation de terrain ; Herbier ; Aubréville (1959) Hutchinson & Dalziel (1959 -1972) ; Geerling (1982) ; Hawthorne (1996)
Multiplication végétative	Binaire (oui / non)	298 (81,64%)	observation de terrain

N indique le nombre d'espèces pour lesquelles l'information est disponible ; le pourcentage correspondant figure entre parenthèses.

Comme Akoegninou (1984) et Moutsamboté (1985), nous précisons les formes lianescentes en faisant précéder les symboles précédents de la lettre L.

Concernant les modes de dissémination des diaspores en zone tropicale (graines, fruits ou toute autre partie de plante servant à la dissémination de l'espèce), nous avons suivi la classification de Lebrun (1947), qui distingue :

- l'anémochorie ou dissémination des diaspores par le vent : elle est prédominante chez les arbres des strates supérieures (Guillaumet, 1967).

- la zoochorie ou dissémination des diaspores par les animaux. Bertault (1986) signale que beaucoup d'espèces sont zoochores et sont disséminées par les oiseaux, les singes et d'autres mammifères arboricoles. Ce mode de dissémination peut être externe (épizoochorie) ou interne (endozoochorie). Les oiseaux peuvent jouer un rôle important dans le transport à moyenne ou longue portée des graines pour la régénération ou reconstitution des formations secondaires (Moutsamboté, 1985).

- l'hydrochorie ou dissémination par l'eau (ici, limité aux trois rivières) est observée principalement lors de la grande saison des pluies.

- la barochorie, qui, pour Molinier & Muller (1938), est la dissémination des diaspores sans adaptation apparente : à maturité les diaspores se détachent et tombent par gravité.

À noter que, bien que nous n'ayons pas utilisé directement ce concept dans nos analyses, Duvigneaud (1946) définit les groupes écologiques comme des groupes d'espèces à affinités écologiques similaires. Ces plantes présentent les mêmes comportements vis-à-vis des principaux facteurs de la station. D'autres travaux (Lebrun & Gilbert, 1954 ; Gounot, 1969 ; Schnell, 1952) ont proposé parfois des définitions qui sont, dans le fond, peu différentes et ont distingué sur cette base des groupes écologiques en Afrique. Les subdivisions adoptées par Yongo (2002) peuvent s'appliquer aux espèces de la forêt étudiée. Ces catégories sont les suivantes :

FP : espèces se rencontrant dans tous les types forestiers, tant de terre ferme que sur sols hydromorphes;

FPh : espèces de forêts sur sol hydromorphe, forêts riveraines;

Fs : espèces de jachères forestières ;

S : espèces de savanes ;

H : espèces se rencontrant dans les champs, espèces plantées.

Ces symboles peuvent être réunis par des traits d'unions lorsqu'une espèce est rencontrée dans au moins deux habitats différents (exemple : FP-Fs).

### **2.3.2 Analyses phytosociologique et systématique**

L'objectif de cette partie est d'appliquer la démarche typologique de la phytosociologie à une succession de communautés végétales le long d'un continuum dynamique (chronoséquence de jachères) et comparativement aux forêts matures, perturbées ou non par les activités humaines. Après



Yongo (2002) qui appliqua pour la première fois la méthode synusiale intégrée aux forêts denses semi-décidues, nous visons à évaluer les performances de cette méthode dans le cas de végétations où aucune discontinuité flagrante ne s'impose a priori, puisqu'il s'agit d'étudier un gradient successional.

Dans cette partie, nous avons procédé à une classification hiérarchique des 80 relevés de végétation effectués indépendamment pour chaque type de synusie, afin de rechercher d'éventuelles discontinuités. Pour valider ces dernières d'un point de vue composition floristique, nous avons ensuite appliqué une analyse des espèces indicatrices (Dufrêne & Legendre, 1997) pour chacun des niveaux d'agglomération du dendrogramme obtenu. Dans un second temps, afin d'apprécier l'agencement des communautés végétales ainsi mises en évidence et de rechercher les gradients environnementaux susceptibles d'expliquer cet agencement, nous avons ensuite procédé à une ordination des mêmes relevés synusiologiques par analyse des correspondances détendancées (DCA).

Nous avons proposé une interprétation phytosociologique des résultats aux deux échelles, synusiales et phytocœnotiques. Les nouveaux syntaxons phytosociologiques ont été nommés conformément au Code International de Nomenclature en vigueur (Weber *et al.*, 2000), bien que celui-ci ne prévoit pas spécifiquement le cas des associations synusiales. Seuls les tableaux phytosociologiques définitifs sont présentés dans les résultats (les espèces accidentelles et la localisation des relevés figurant en annexe). La fréquence d'apparition d'une espèce au sein d'un syntaxon est donnée par le rapport entre le nombre de relevés où apparaît cette espèce et le nombre total de relevés constituant le syntaxon. Le pourcentage correspondant est discrétisé en classe de présence (CP) selon l'échelle de Braun-Blanquet (1964) modifiée (Gillet *et al.*, 1991) :

<u>Classe de présence</u>	<u>Présence</u>
V	Espèces présentes dans 81 à 100% des relevés
IV	Espèces présentes dans 61 à 80% des relevés
III	Espèces présentes dans 41 à 60% des relevés
II	Espèces présentes dans 21 à 40% des relevés
I	Espèces présentes dans 11 à 20% des relevés
+	Espèces présentes dans 5 à 10% des relevés
R	Espèces présentes dans moins de 5 % des relevés

Enfin, de manière à obtenir une vue d'ensemble sur la succession post-culturale et l'agencement spatio-temporel des différentes communautés végétales mises en évidence, nous avons adopté la méthode de modélisation systémique qualitative mise au point par de Foucault (1993) et déjà appliquée aux systèmes de recolonisation par Decocq (1999, 2000b).

### **2.3.3 Analyses structurelles et fonctionnelles**

Dans cette troisième partie, nous avons cherché à mettre en relation les attributs structurels de la diversité (aspects quantitatifs) et les traits de vie des espèces (aspects fonctionnels) avec la

succession de communautés végétales préalablement mise en évidence. Nous avons travaillé à l'échelle phytocœnotique, c'est-à-dire que, pour chacun des 80 relevés, nous avons utilisé les données cumulées de chaque synusie constitutive. Lorsqu'une espèce apparaissait dans plusieurs synusies avec des coefficients d'abondance-dominance différents, nous avons retenu le coefficient affecté pour la synusie la plus haute dans la stratification.

Nous avons utilisé une série d'attributs structurels pour décrire la diversité végétale à l'échelle de l'habitat (diversité  $\alpha$  *sensu* Whittaker, 1971) :

- richesse spécifique (S) : la richesse spécifique d'une communauté est simplement le nombre d'espèces que compte cette communauté ou nombre d'espèces dans un relevé dans nos travaux ;

- indice de diversité de Simpson (D) : cet indice mesure la probabilité pour que deux individus extraits au hasard d'une communauté appartiennent à la même espèce :

$$D = 1 - \sum (p_i)^2$$

où  $p_i = n_i / \sum n_i$ , avec  $n_i$  le recouvrement moyen de l'espèce  $i$  et  $\sum n_i$  le recouvrement total de toutes les espèces. C'est un indice de dominance car, d'une part, sa valeur maximale est atteinte lorsqu'il n'y a qu'une seule espèce présente (dominance complète) et, d'autre part, sa valeur tend vers 0 lorsqu'il y a un grand nombre d'espèces, chacune de ces espèces ne représentant qu'une très petite fraction du total (absence de dominance).

- indice de diversité de Shannon (H') :

$$H' = - \sum p_i \log p_i$$

où  $p_i$  est la proportion relative du recouvrement moyen de l'espèce  $i$  dans la communauté. Cet indice de diversité varie à la fois en fonction du nombre d'espèces présentes et en fonction de la proportion relative du recouvrement de ces espèces.

- Indice d'équitabilité de Pielou ou 'evenness' (J') :

$$J' = H' / \log S$$

où  $H'$  et  $S$  sont les indices définis ci-dessus. L'équitabilité est une mesure du degré de diversité atteint par le peuplement et correspond au rapport entre la diversité effective ( $H'$ ) et la diversité maximale théorique ( $H'_{\max}$ ). L'équitabilité varie entre 0 et 1 : elle tend vers 1 quand chacune des espèces est représentée par le même nombre d'individu ou le même recouvrement.

Afin de comparer différents types de communauté végétale, nous avons également utilisé un indice de diversité inter-habitats (diversité  $\beta$  *sensu* Whittaker, 1971), le coefficient de similarité de Sørensen, calculé grâce à la formule suivante :

$$S = 2a / (b+c)$$

où  $a$  est le nombre d'espèces partagées par deux communautés végétales,  $b$  et  $c$  les richesses spécifiques totales de chacune des deux communautés végétales. Ce coefficient a été calculé, d'une

part pour mesurer la variabilité interne aux communautés végétales ( $\beta_1$ ) et, d'autre part pour mesurer la similarité entre un stade successional donné et la forêt « primaire » sur sol ferrallitique, prise comme état de référence ( $\beta_2$ ).

Les analyses fonctionnelles concernaient les phytochories et les traits de vie des espèces et, donc, ont utilisé la base de données floristique construite au préalable (cf. 2.3.1). Étant donné le nombre limité de traits de vie pour lesquels les données étaient disponibles, nous avons préféré traiter ceux-ci de manière individuelle, plutôt que de définir de véritables groupes fonctionnels (*Plant functional types*) d'effet ou de réponse (cf. 1.3.2.3).

Attributs structurels de la diversité, phytochories et traits de vie des espèces ont ensuite été incorporés dans des analyses de type régression linéaire, afin de rechercher leur évolution le long de la chronoséquence étudiée et, notamment, s'il existait une corrélation entre ces différents paramètres et l'âge des jachères. Finalement, pour le groupe des jachères les plus âgées, nous avons comparé la valeur de ces paramètres avec celle mesurée au niveau des forêts « primaires », afin d'évaluer le degré de convergence dynamique de la succession vers le climax. Autrement dit, nous avons recherché si les attributs structurels et fonctionnels de la forêt « primaire » tendaient à se rétablir après l'épisode cultural.

### **2.3.4 Recherche de l'importance des facteurs historiques**

Les deux parties précédentes se sont surtout attachées à quantifier le rôle de l'âge des jachères dans la nature, la structure et l'organisation fonctionnelles des communautés végétales post-culturelles. Il nous a paru intéressant de compléter ces analyses en évaluant l'importance des pratiques culturelles qui ont précédé la mise en jachère des anciens champs sur la dynamique post-culturelle. Pour cela, nous avons incorporé les différentes données historiques colligées sur le terrain (taille du champ, durées de mise en culture, types de culture, proximité forestière, etc.) dans différentes analyses statistiques exploratoires multidimensionnelles, afin de rechercher si elles avaient un effet significatif sur la composition floristique, les attributs structurels et l'organisation fonctionnelle des communautés végétales post-culturelles à un âge donné.

Par ailleurs, nous avons recherché si les espèces conservées comme rémanents dans les champs se régénéraient in situ en plus grande abondance que lorsqu'elles doivent re-migrer depuis l'extérieur des jachères.

## Chapitre 3

### **La flore de la forêt de Sanaïmbo : analyse floristique du réservoir local d'espèces**

d'après :

**Kassi NJ & Decocq G (2006) Régénération de la forêt dense semi-décidue dans les stades post-cultureux en forêt classée de Sanaïmbo (Côte d'Ivoire). *Acta Botanica Gallica* (sous presse).**

**Résumé** - Les investigations de terrain réalisées dans la forêt classée de Sanaïmbo (Côte d'Ivoire) ont permis d'inventorier 670 espèces, qui se répartissent en 422 genres et 96 familles. Parmi ces espèces, 507 (72,5%) sont des phanérophtes et 56 (8,4%) des hémicryptophytes. 170 espèces (25,4%) sont des lianes. La plupart des espèces possèdent de petites diaspores charnues dont la dissémination est assurée par les animaux, soit par endozoochorie (318 espèces = 47,5%), soit par ectozoochorie (93 espèces = 15%). Une part non négligeable des espèces (218 = 32%) possède des diaspores pourvues d'appendices permettant leur dissémination par le vent. L'analyse des phytochories montre une contribution équilibrée des espèces endémiques, des espèces de liaison et des espèces à large répartition. 46 espèces (7%) sont des guinéo-congolaises endémiques de l'Afrique de l'Ouest, dont une seule est endémique de Côte d'Ivoire. Ces différentes proportions confirment l'appartenance de la forêt étudiée à la zone de transition guinéo-congolaise/soudanienne de White (1986) qui correspond au secteur mésophile de Guillaumet & Adjahoun (1971).

**Summary** – Six hundred seventy species have been recorded in Sanaïmbo forest (Ivory Coast) during field investigations, distributed among 422 genera and 95 families. Among those species, 507 (72.5%) and 56 (8.4%) are phanerophytes and hemicryptophytes, respectively. 170 species (25.4%) are lianas and vines. Most species bear small, fleshy fruits that are dispersed by animals, either by endozoochory (318 species = 47.5%) or by epizoochory (93 species = 15%). A significant amount of species (218 = 32%) exhibits fruits with appendices facilitating their wind-dispersion. Phytochory analysis shows equivalent proportions of endemic, transition, and widespread species. 46 species (7%) are Guineo-Congolian species that are endemic from West Africa, among which only one is endemic from Ivory Coast. Those proportions indicate that the forest under study is included in the transition zone between the Guineo-Congolian and Sudanian centres of endemism sensu White (1986), and in the mesophilous zone defined by Guillaumet & Adjahoun (1971).

### **3.1 Introduction**

La flore ivoirienne est bien connue (Aké Assi & Pfeffer, 1975). Les travaux de Chevallier (1948), Emberger *et al.* (1950a, b), Mangenot (1955), Guillaumet (1967), Guillaumet & Adjanohoun (1971), Spichiger (1975) et Aké Assi (1984, 2001, 2002) en témoignent. Des échantillons de chacune des espèces inventoriées, principalement par MM. Mangenot, Miège, Hallé et Aké Assi sont déposés à l'Herbier du Centre National de Floristique (CNF) de l'Université de Cocody-Abidjan et peuvent y être consultés (Aké Assi, 1963). De précieuses flores ont été réalisées, mais elles ne concernent que quelques groupes taxonomiques (Aubréville, 1959 ; Balle & Hall, 1961; des Abbayes *et al.*, 1951; Hallé & Aké Assi, 1962; Hutchinson & Dalziel, 1959-1972; Lorougnon, 1971; Perez Vera, 1976) sous forme d'études systématiques ou monographiques. Cependant, si les forêts sempervirentes et particulièrement le Parc National de Taï (réserve de biosphère de l'UNESCO, qui a également le statut de patrimoine mondial de l'humanité naturel et culturel) et ses alentours ont depuis longtemps attiré l'attention des chercheurs, les forêts semi-décidues restent, quant à elles, particulièrement mal connues et peu prospectées (Devineau, 1984). Localement, la forêt classée de Sanaimbo n'a jamais fait l'objet d'étude ou de prospection floristique, Aké Assi (1984) ne l'a pas visitée. À cela, il convient de signaler les pressions, surtout humaines (pratiques agricoles entre 1972 et 1997 dans la forêt classée de Sanaimbo), qui ont sans aucun doute des effets sur la flore.

Dans le but d'une meilleure connaissance floristique, garante d'une bonne gestion des ressources naturelles (Yangakola *et al.*, 2004) et pour apporter notre contribution à la réalisation de la flore ivoirienne (qui reste une préoccupation majeure, malgré les travaux antérieurs), nous nous proposons de faire une interprétation floristique des inventaires botaniques que nous avons réalisés, sur la base de spectres systématique (au niveau des espèces), biologique, de dissémination des diaspores et phytogéographique de la forêt classée de Sanaimbo qui est, rappelons-le, l'un des derniers îlots forestiers de la zone de transition entre forêt tropicale humide et savane guinéenne.

### **3.2 Aire d'étude et méthode**

Cf. Chapitre 2

### 3.3. Résultats

#### 3.3.1 Composition floristique

Les 80 parcelles échantillonnées pour l'étude phytosociologique contenaient 365 espèces. Les relevés itinérants ont permis d'élever cette richesse spécifique à 670 espèces pour l'ensemble de la forêt classée, réparties en 422 genres et 96 familles selon APG II (2003) (Tabl. 3.1). Deux cent dix sept espèces ont été inventoriées uniquement dans les savanes. Mais de nombreuses espèces forestières (*Trichilia prieureana*, *Olax subscorpioidea*, *Montandra guineensis*, *Antiaris africana*, *Ceiba pentandra*, *Milicia excelsa*...) sont présentes dans les galeries forestières des savanes. Cinquante sept autres espèces (e.g. *Balanites wilsoniana*, *Leea guineensis*, *Ongokea gore*, *Placodiscus boya*, *Synsepalum brevipes*...) ont été inventoriées uniquement en forêt. Ces espèces, probablement en limite d'aire, n'ont pas été observées dans les parcelles de forêts étudiées. Deux espèces (*Canna indica* et *Pistia stratiotes*) ont été trouvées le long des routes. Les espèces dominantes de la voûte forestière sont, par ordre d'abondance décroissante : *Ceiba pentandra*, *Triplochiton scleroxylon*, *Mansonia altissima*, *Nesogordonia papaverifera*, *Celtis zenkeri*, *Antiaris africana*, *Ricinodendron heudelotii*, *Morus mesozygia*, *Milicia excelsa*, *Pterygota macrocarpa*... Parmi les espèces du sous-bois, on distingue de jeunes arbres de la voûte en pleine croissance, très représentées, des arbustes (*Trichilia prieureana*, *Olax subscorpioidea*, *Teclea verdoorniana*, *Acacia kamerunensis*...), des lianes (*Montandra guineensis*, *Griffonia simplicifolia*, *Calycobolus africanus*, *Cnestis ferruginea*, *Cissus petiolata*...) et des herbacées (*Olyra latifolia*, *Streptogyna crinita*, *Sansevieria liberica*...), généralement en touffe au niveau des taches de lumière. Les espèces du sous-bois se maintiennent toute l'année grâce à la protection des strates supérieures. Toutes les espèces ont pu être déterminées.

Les familles les mieux représentées, c'est-à-dire avec au moins vingt espèces sont : les Fabaceae (85 espèces, soit 12,69%), les Rubiaceae (59 espèces, soit 8,81%), les Poaceae (44 espèces, soit 6,57%), les Apocynaceae (33 espèces, soit 4,93%), les Malvaceae (30 espèces, soit 4,48%), les Euphorbiaceae (21 espèces, soit 3,13%), les Celastraceae (21 espèces, soit 3,13%), les Annonaceae et les Moraceae avec 20 espèces (soit 2,99%) chacune. Ce sont des familles caractéristiques d'une flore de forêt dense humide sempervirente, à l'exception des Poaceae très présentes en savanes. La liste exhaustive des espèces inventoriées est présentée en annexe 1.

La répartition des genres dans le cortège floristique de la forêt est présentée dans le tableau 3.2. Parmi les genres, 3 ont au moins 9 espèces. Ce sont les genres *Ficus* (15 espèces, soit 3,5% de l'effectif total), *Salacia* (10 espèces, soit 2,4%) et *Panicum* (9 espèces, soit 2,1%).

**Tableau 3.1 : Familles botaniques représentées en forêt classée de Sanaimbo**

N°	Familles	Genres		Espèces	
		Effectifs	%	Effectifs	%
1	Fabaceae	56	13,27	85	12,69
2	Rubiaceae	34	8,06	59	8,81
3	Poaceae	27	6,40	44	6,57
4	Apocynaceae	23	5,45	33	4,93
5	Malvaceae	20	4,74	30	4,48
6	Euphorbiaceae	16	3,79	21	3,13
7	Celastraceae	9	2,13	21	3,13
8	Annonaceae	13	3,08	20	2,99
9	Moraceae	5	1,18	20	2,99
10	Cyperaceae	8	1,90	19	2,84
11	Sapindaceae	10	2,37	15	2,24
12	Lamiaceae	6	1,42	12	1,79
13	Combretaceae	2	0,47	11	1,64
14	Asteraceae	8	1,90	10	1,49
15	Menispermaceae	8	1,90	10	1,49
16	Asparagaceae	3	0,71	10	1,49
17	Connaraceae	5	1,18	9	1,34
18	Convolvulaceae	3	0,71	9	1,34
19	Acanthaceae	7	1,66	8	1,19
20	Meliaceae	5	1,18	8	1,19
21	Orchidaceae	5	1,18	8	1,19
22	Phyllanthaceae	5	1,18	8	1,19
23	Commelinaceae	6	1,42	7	1,04
24	Anacardiaceae	6	1,42	7	1,04
25	Vitaceae	3	0,71	7	1,04
26	Ebenaceae	1	0,24	7	1,04
27	Amaranthaceae	5	1,18	6	0,90
28	Brassicaceae	4	0,95	6	0,90
29	Rutaceae	4	0,95	6	0,90
30	Cucurbitaceae	4	0,95	6	0,90
31	Olacaceae	4	0,95	5	0,75
32	Araceae	4	0,95	5	0,75
33	Bignoniaceae	4	0,95	5	0,75
34	Ochnaceae	4	0,95	5	0,75
35	Sapotaceae	4	0,95	5	0,75
36	Urticaceae	4	0,95	5	0,75
37	Solanaceae	3	0,71	5	0,75
38	Chrysobalanaceae	2	0,47	5	0,75
39	Loganiaceae	1	0,24	5	0,75
40	Marantaceae	4	0,95	4	0,60
41	Boraginaceae	3	0,71	4	0,60
42	Rhamnaceae	3	0,71	4	0,60
43	Clusiaceae	3	0,71	4	0,60
44	Cannabaceae	2	0,47	4	0,60
45	Passifloraceae	2	0,47	4	0,60
46	Pteridaceae	1	0,24	4	0,60
47	Dioscoreaceae	1	0,24	4	0,60
48	Achariaceae	3	0,71	3	0,45
49	Melastomataceae	3	0,71	3	0,45
50	Alliaceae	2	0,47	3	0,45
51	Violaceae	1	0,24	3	0,45
52	Verbenaceae	1	0,47	2	0,30

**Tableau 3.1 : Familles botaniques représentées en forêt classée de Sanaimbo (suite)**

N°	Familles	Genres		Espèces	
		Effectifs	%	Effectifs	%
53	Adiantaceae	2	0,47	2	0,30
54	Salicaceae	2	0,47	2	0,30
55	Arecaceae	2	0,47	2	0,30
56	Rhizophoraceae	2	0,47	2	0,30
57	Icacinaceae	2	0,47	2	0,30
58	Oleaceae	2	0,47	2	0,30
59	Ulmaceae	2	0,47	2	0,30
60	Zingiberaceae	1	0,24	2	0,30
61	Costaceae	1	0,24	2	0,30
62	Oleandraceae	1	0,24	2	0,30
63	Linaceae	1	0,24	2	0,30
64	Malpighiaceae	1	0,24	2	0,30
65	Myrtaceae	1	0,24	2	0,30
66	Gentianaceae	1	0,24	1	0,15
67	Araliaceae	1	0,24	1	0,15
68	Dryopteridaceae	1	0,24	1	0,15
69	Aspleniaceae	1	0,24	1	0,15
70	Balanophoraceae	1	0,24	1	0,15
71	Buxaceae	1	0,24	1	0,15
72	Cannaceae	1	0,24	1	0,15
73	Colchicaceae	1	0,24	1	0,15
74	Crassulaceae	1	0,24	1	0,15
75	Dilleniaceae	1	0,24	1	0,15
76	Flagellariaceae	1	0,24	1	0,15
77	Hoplostigmataceae	1	0,24	1	0,15
78	Irvingiaceae	1	0,24	1	0,15
79	Lecythidaceae	1	0,24	1	0,15
80	Loranthaceae	1	0,24	1	0,15
81	Melanthaceae	1	0,24	1	0,15
82	Moringaceae	1	0,24	1	0,15
83	Nyctaginaceae	1	0,24	1	0,15
84	Oxalidaceae	1	0,24	1	0,15
85	Onagraceae	1	0,24	1	0,15
86	Opiliaceae	1	0,24	1	0,15
87	Pandaceae	1	0,24	1	0,15
88	Plumbaginaceae	1	0,24	1	0,15
89	Polygalaceae	1	0,24	1	0,15
90	Polygonaceae	1	0,24	1	0,15
91	Polypodiaceae	1	0,24	1	0,15
92	Portulacaceae	1	0,24	1	0,15
93	Santalaceae	1	0,24	1	0,15
94	Simaroubaceae	1	0,24	1	0,15
95	Smilacaceae	1	0,24	1	0,15
96	Zygophyllaceae	1	0,24	1	0,15

**Tableau 3.2. Représentation des genres dans la flore de la forêt de Sanaimbo**

	1 espèce	2 espèces	3 espèces	4 espèces	5 espèces	6 espèces	7 espèces	9 espèces	10 espèces	15 espèces
Nombre de genres	292	77	28	12	5	1	4	1	1	1
%	69,2	18,2	6,6	2,8	1,2	0,2	1	0,2	0,2	0,2



### 3.3.2 Phytochories

La flore de la forêt classée est constituée à 64% (428 espèces) d'espèces endémiques et à 36,12% (242 espèces) à distribution plus ou moins large (Fig. 3.1). Parmi les endémiques, ce sont les guinéo-congolaises (GC) qui sont les plus représentées avec 38,65% (259 espèces) suivies des espèces de liaison (GC-S, 92 espèces, soit 14%) puis des endémiques ouest- africaine (GCW, 47 espèces, soit 7%). Les espèces soudaniennes y atteignent 4,5% (30 espèces). Les différentes proportions des espèces à large répartition est la suivante : afro-tropicales (AT, 111 espèces, soit 17%) ; pantropicales (Pan, 61 espèces, soit 9,11%) ; espèces plurirégionales africaines (PA, 34 espèces, soit 5,07%) ; paléotropicales (Pal, 17 espèces, soit 2,53%) ; afro-malgaches (AM, 6 espèces, soit 1%) ; afro-américaines (Aam, 13 espèces, soit 2%).

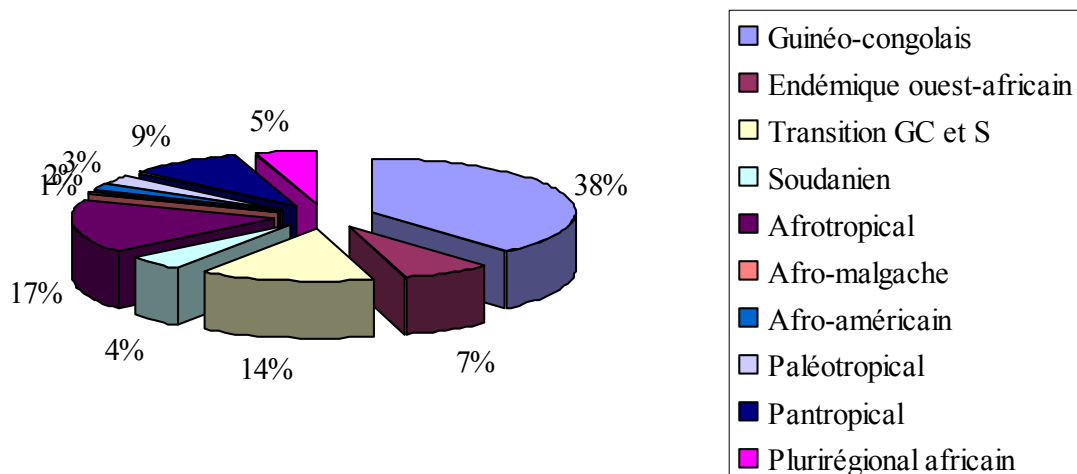


Figure 3.1 : Spectre des phytochories de la flore de Sanaimbo

### 3.3.3 Types biologiques et modes de dispersion des diaspores

#### *Types biologiques*

Le spectre biologique des espèces inventoriées (Fig. 3.2) met en évidence une nette dominance des phanérophtes, soit 72,53% (507 espèces) du total des espèces. Viennent ensuite les hémicryptophytes avec 8,37% (56 espèces). Les géophytes, les thérophytes, les chaméphytes et les épiphytes présentent respectivement des pourcentages de 5,23% (35 espèces), 5,1% (34 espèces), 4,48% (30 espèces) et 1% (7 espèces) de l'effectif total.

Parmi les phanérophytes, 28 espèces (4,2% de l'effectif total) sont des individus de première grandeur (hauteur supérieure à 30 m), mais ce sont les microphanérophytes qui dominent avec 276 espèces (41,26% de l'effectif total) suivi des nanophanérophytes (119 espèces, soit 17,79%) et des mésophanérophytes (84 espèces, soit 12,56%).

Les lianes ligneuses représentent 25,4% (170 espèces) de l'effectif total.

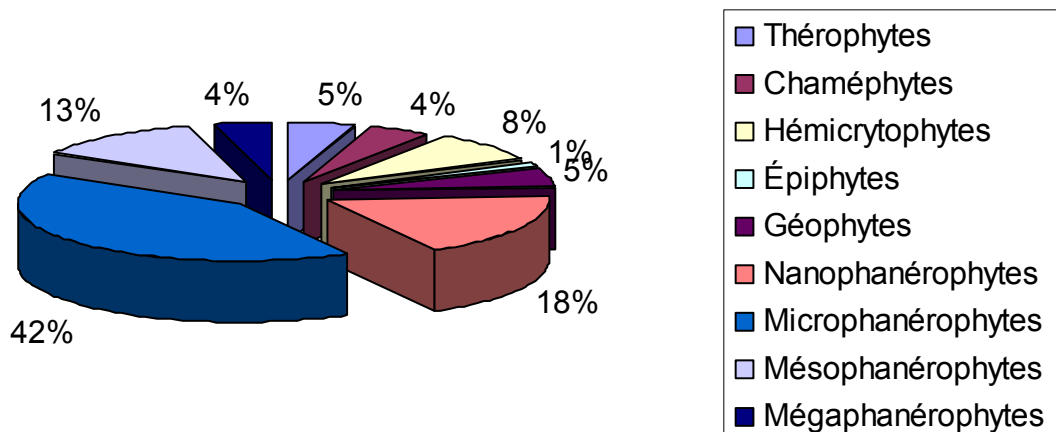


Figure 3.2 : Spectre des types biologiques de la flore de Sanaïmbo

### *Dissémination des diaspores*

Avec 47,5% (318 espèces) de l'effectif total viennent en tête les espèces endozochores, suivies des espèces anémochores avec 32,54% (218 espèces). Les autres espèces se répartissent selon les types de disséminations suivants (Fig. 3.3) : épizochores (93 espèces, soit 13,9%), barochores (24 espèces, soit 3,58%), et les hydrochores (10 espèces, soit 1,5%). Le type de dissémination de 7 espèces n'a pu être déterminé par manque d'information, ce qui représente 1,05% de l'effectif total.

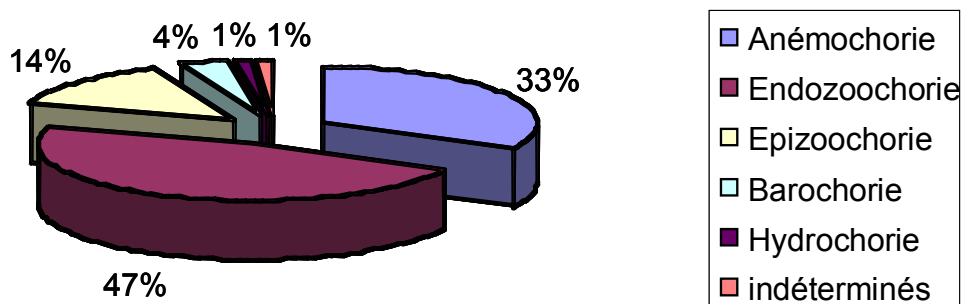


Figure 3.3 : Spectre des modes de dispersion de diaspores de la flore de Sanaïmbo

### 3.4 Discussion

La forêt classée de Sanaimbo, ne disposait pas de flore de référence. Nos inventaires botaniques ont permis de dénombrer 670 espèces sur une surface de 4 322 hectares. Nos résultats permettent d'établir une première ébauche de catalogue floristique, valable non seulement pour cette forêt mais aussi pour toute la zone de transition forêt-savane. Les espèces cultivées (*Theobroma cacao*, *Coffea arabica*, *Musa sapientum*, *Dioscorea alata*, *D. cayenensis*, *Manihot esculenta*...) ne figurent pas parmi les 670 espèces inventoriées puisqu'elles disparaissent dans les vieilles jachères, à l'exception toutefois du *Theobroma cacao* observé quelquefois dans ces vieilles jachères, mais qui disparaîtra sans aucun doute une fois la forêt reconstituée. Les stades pionniers des jachères sont dominés par une espèce invasive : *Chromolaena odorata* auquel se mêle progressivement d'autres espèces pionnières : *Ficus spp.*, *Albizia spp.*, *Rauwolfia vomitoria*, *Trema orientalis*... qui sont à leur tour remplacés par des espèces cicatricielles : *Trichilia prieureana*, *Olex subscorpioidea*, *Teclea verdoorniana*... La forêt se présente comme une mosaïque de peuplements à différents stades de maturités.

Bien qu'ayant subi de nombreuses perturbations anthropiques dans un passé récent, la forêt de Sanaimbo reste encore une forêt diversifiée au même titre que les autres forêts ivoiriennes. Elle compte seulement 16 familles (sur les 96, soit 16,67%) dont l'effectif excède ou égale 10 espèces ; 31 (32,29%) autres familles n'étant représentées que par une seule espèce. La richesse spécifique de la forêt est cependant moindre par rapport au Sud-Ouest ivoirien. Néanmoins, nos résultats sont comparables à ceux obtenus dans d'autres forêts classées de la Côte d'Ivoire. Au sud du Parc National de Taï (100 000 ha), 1 233 espèces ont été inventoriées dans la forêt dense sempervirente (Denguéadé *et al.*, 2006). Kouadio (2000) a recensé 682 espèces dans la forêt classée de la Haute Dodo (196 733 ha). Dans la forêt de Banco (3 000 ha), bien connue sur le plan botanique, 624 espèces ont été déterminées par de Koning (1983). Rappelons que la flore de la Côte d'Ivoire (322 460 km<sup>2</sup>) comporte 3 660 espèces réparties en 1 218 genres et 192 familles (Aké Assi, 1984). Ces résultats montrent que la forêt de Sanaimbo est aussi diversifiée que les autres forêts ivoiriennes. Elle est dominée par les familles des Fabacées *sensu lato* et des Rubiacées, les Poacées occupant une place non négligeable. La dominance des Légumineuses a souvent été citée comme le trait botanique caractéristique des forêts ivoiriennes (Aubréville, 1958 ; Guillaumet & Adjanohoun, 1971), bien que les forêts sempervirentes soient plutôt dominées par les Rubiacées (Kouassi, 2000 ; Denguéadé *et al.*, 2006), comme les forêts de la région Guinéo-Congolaise en général (Sonké, 1998 ; Yongo, 2002). La richesse en Fabaceae *s.l.*, en Rubiaceae, en Euphorbiaceae (Tabl. 3.3) et la présence de familles paléotropicales comme les Irvingiaceae distinguent selon Yangakola *et al.* (2004) ces forêts de leurs homologues néotropicales,

plus riches en Lecythidaceae, Caryocaraceae..., alors que les forêts asiatiques sont bien connues pour leur richesse en Dipterocarpaceae. Cette comparaison entre forêts tropicales offre une amorce de définition de structures formelles systématiques, c'est-à-dire de définition de syntaxons sur des compositions floristiques de familles (de Foucault, 1987 in Yangakola *et al.*, 2004).

**Tableau 3.3 : Diversité spécifique et générique de quelques familles de forêts afrotropicales**

	Sanaimbo (Côte d'Ivoire)		Haute Dodo (Côte d'Ivoire) Kouassi (2000)		Côte d'Ivoire Aké Assi (1984)		Forêt de N'Gotto (Centrafrique) Yongo (2002)	
	genres	espèces	genres	espèces	genres	espèces	genres	espèces
Fabaceae	56	85	35	48	120	387	26	36
Rubiaceae	34	59	35	68	72	306	29	38
Poaceae	27	44	5	5	39	304	6	6
Apocynaceae	23	33	12	20	29	74	11	16
Malvaceae	20	30	28	40	34	102	15	24
Euphorbiaceae	16	21	20	33	49	150	25	42

Dans la forêt classée de Sanaimbo, le pourcentage des genres représentés par une espèce est très élevé. Il est égal à 69,25% (Tabl. 3.2). Il est du même ordre de grandeur que ceux observés dans quelques forêts d'Afrique Centrale : 67,2% dans la région de Kikwit en ex- Zaïre (Masens, 1997), 68% dans la réserve de faune de Dja au Cameroun (Sonké, 1998) et 72,8% dans la forêt de N'Gotto (Yongo, 2002). La proportion obtenue par Kouka (2000) est par contre plus élevée que la nôtre : elle atteint en effet 77,3% dans le parc national d'Odzala au Congo-Brazzaville. Deux des genres les plus diversifiés en Côte d'Ivoire avec plus de 20 espèces (selon Aké Assi, 1984) sont aussi très bien représentés dans la forêt classée de Sanaimbo. Ce sont le genre *Ficus* (avec 43 espèces en Côte d'Ivoire et 15 espèces dans nos travaux), le genre *Salacia* (avec 27 espèces en Côte d'Ivoire et 10 espèces dans nos travaux).

Cependant, le genre *Cyperus*, qui est le deuxième genre le plus fourni dans la flore ivoirienne (45 espèces), est seulement représenté dans la forêt de Sanaimbo avec 7 espèces. Tout comme les orchidées du genre *Bulbophyllum* (genre le plus fourni en Côte d'Ivoire avec 47 espèces) n'ont pas été inventoriées dans la forêt de Sanaimbo.

Le genre *Diospyros* est représenté par 7 espèces. Il arrive en tête dans les forêts de N'Gotto (7 espèces) et d'Odzada (8 espèces). Une richesse en *Diospyros* est souvent considérée comme un indicateur de vieille forêt (Wilks & Issembé, 2002).

Le spectre biologique de la forêt classée de Sanaimbo se caractérise par la dominance des phanérophytes (72,53%). Les autres formes biologiques sont peu représentées dans la forêt. De nombreuses analyses de spectres biologiques de forêts semi-décidues aboutissent aux mêmes conclusions; c'est-à-dire aux mêmes proportions (Tabl. 3.4).

**Tableau 3.4 : Spectre biologique de quelques forêts denses semi-décidues d'Afrique**

	Ph	Hc	G	Th	Ch	Ept
<b>Forêt de Sanaimbo</b> (Côte d'Ivoire)	72,53%	8,37%	5,23%	5,1%	4,48%	1%
Forêt de Pobé au Bénin (Mondjannagni, 1969)	84%	6,5%	4%	0%	4,5%	1%
Forêt de N'Gotto (Yongo, 2002)	83%	5,4%	4,5	2,9%	2,7%	2,7%

Ph : phanérophytes, Ch : chaméphytes, G : géophytes, Hc, hémicryptophytes, Th : thérophytes, Ept : épiphytes.

En moyenne, selon Trochain (1980), les arbres et les arbrisseaux représentent 52% des espèces et les lianes ligneuses 32%. Selon cet auteur, les spectres biologiques peuvent présenter certaines différences selon les régions ou les types de végétations inventoriés, mais les hémicryptophytes, les géophytes et les thérophytes sont toujours faiblement représentés, parfois même absents. Les herbacées forestières sont généralement héliophiles, ce qui limite leur installation et prolifération. Ces herbes sont très rares, on en compte moins d'une quinzaine. Le rôle des lianes dans les milieux forestiers tropicaux en régénération a fait l'objet de nombreux travaux (Schnitzer & Carson, 2001 ; Schnitzer & Bongers, 2002).

L'importance de la zoochorie est signalée dans la plupart des travaux portant sur les forêts de Côte d'Ivoire (Alexandre, 1978c, 1982c ; Chapman, 1995 ; Hoppe-Dominik, 1999 ; Kassi, 2001), tout comme la dominance des espèces zoochores dans le bassin du Congo avec des proportions très généralement supérieures à 50% (Mosango, 1990 ; Sonké, 1998 ; Kouka, 2000). Dans la forêt classée de Sanaimbo, les modes de dissémination des fruits et graines sont dans l'ensemble favorisés par des animaux (endozoochorie : 47,5%, épizoochores : 13,9%). Cette dissémination implique surtout les oiseaux et quelques vertébrés frugivores, notamment les antilopes, les singes, les rats et les écureuils.

Dans la forêt du Dja, au Cameroun, Sonké (1998) a montré qu'un nombre important d'animaux dépendaient des espèces à fruits charnus pour leur alimentation. À l'inverse, la régénération et le maintien de ces espèces ne peuvent être assurés que si les diaspores ont été dispersées par les animaux. L'existence d'un bon équilibre entre ces deux facteurs constitue donc un gage pour la durabilité de cette forêt. Rowell & Mitchell (1991), quant à eux, ont montré qu'au Panama certains singes Capucins (*Cebus capucinus*) transportaient les graines à 200 voire 1000 m de l'arbre parent. Et les plantules issues des graines transportées par endozoochories sont plus compétitives, compte tenu du fait qu'elles évitent la compétition avec la plante mère. Ces considérations suggèrent que le braconnage observé dans la forêt classée de Sanaimbo pourrait avoir des effets négatifs sur le processus de régénération de la forêt.

Il apparaît dans nos résultats (Fig. 3.2) que deux modes de dissémination prédominent dans la forêt classée, en l'occurrence la zoochorie et l'anémochorie. En effet, les espèces anémochores ont une contribution non négligeable avec un pourcentage de 32,54%. L'importance des anémochores dans la forêt classée est due surtout à l'abondance des jachères (723 hectares soit 16,7%). Ces formations secondaires sont connues pour leur richesse en des espèces anémochores comme : *Albizia spp.*, *Ceiba pentandra*, *Chromolaena odorata*, etc. et de nombreuses lianes également anémochores. À cela s'ajoutent la majorité des grands phanéropytes qui forment la canopée de la forêt. Le rôle du vent dans la dispersion des diaspores a été mis en évidence en Centrafrique dans la forêt de Ngotto (16,6%) par Yongo (2003), alors qu'il atteint 39% dans les savanes de cette même forêt (Yangakola *et al.*, 2004). En revanche, le mode barochore est faiblement représenté dans cette forêt (9,7%) tout comme dans la forêt classée de Sanaimbo (3,58%). Le mode hydrochore (1,5%) est presque inexistant dans la forêt classée de Sanaimbo. La forêt n'est pas traversée par de grands cours d'eau.

L'examen de la figure 3.3 indique que les espèces à large distribution phytogéographique et les espèces des savanes soudaniennes sont peu nombreuses. Les espèces afro-tropicales limitées à la zone intertropicale africaine représentent 17% du spectre, dont les espèces *Anthocleista djalonensis*, *Crossopteryx febrifuga*, *Piliostigma thonningii*, *Pouteria alnifolia*, *Rourea coccinea*, *Vitex doniana*. La flore de Sanaimbo et, d'une façon générale, la flore ivoirienne doivent être alors analysées dans un contexte de flore afro-tropicale. Les espèces guinéennes *s.l.* (guinéo-congolaises GC : 38,65% ; espèces de liaison GC-S : 14% ; endémiques ouest-africain GCW : 7%) sont largement dominantes, avec des proportions qui atteignent 59,65%. Selon Sonké (1998), la forte proportion des espèces guinéennes dans le fond floristique d'une zone, est une preuve que cette zone appartient bien à la région guinéo-congolaise de White (1983). Dans la forêt classée de Sanaimbo, seulement 38,65% des espèces sont strictement confinées au centre régional d'endémisme guinéo-congolais, auxquelles s'ajoutent les endémiques ouest - africaines : 7%) ; ce pourcentage n'approche pas la prévision faite

par White (1986). En effet, ce dernier considère que la flore guinéo-congolaise est remarquablement pure avec plus de 80 à 90% d'endémiques et seulement environ 10% d'espèces d'éléments de liaison. Nos résultats sont plutôt assez proches des travaux réalisés dans les zones de transition (Vanden Berghen 1998 ; Yongo & de Foucault, 2001 ; Yongo, 2002). Les effectifs fournis par Yongo & de Foucault (2001) dans une zone de transition (forêt de Ngotto) sont : endémisme guinéo-congolais (31,4%), espèces de liaison (39,1%) et espèces à large distribution (28,5%).

Selon Aké Assi (1984, 1988), la flore ivoirienne compte 62 espèces endémiques propres (ivoiriennes). Parmi ces espèces, seul *Synsepalum brevipes* est présent dans la flore de Sanaimbo. 46 autres espèces (*Chrysophyllum welwitschii*, *Copaifera salikounda*, *Crotolaria goreensis*, *Diospyros vignei*, *Ehretia trachyphylla*, *Okoubaka aubrevillei*, *Uvariadendron occidentaleis*...) endémiques ouest-africaines, ont été inventoriées dans la forêt de Sanaimbo contre 408 espèces dans la flore ivoirienne. Certaines de ces espèces (Tabl. 3.5) sont rares ou en voie de disparition selon Ecosyn (1999).

**Tableau 3.5 : Les espèces « rares » selon la liste d'Ecosyn (1999) présentes dans la forêt de Sanaimbo**

Espèces	Familles	Distribution	Types biologiques
<i>Crotonogyne chevalieri</i>	Euphorbiaceae	CI & GH	petit arbuste ≤ 4 m
<i>Diospyros vignei</i>	Ebenaceae	CI, GH & Lib	petit arbuste ≤ 3 m
<i>Ehretia trachyphylla</i>	Boraginaceae	CI & GH	petit arbre ≤ 10 m
<i>Okoubaka aubrevillei</i>	Santalaceae	CI & GH	arbre moyen ≤ 12 m
<i>Placodiscus boya</i>	Sapindaceae	CI & GH/ Ca ?	petit arbre de 6 à 8 m

Ca : Cameroun, CI : Côte d'Ivoire, GH : Ghana, Lib : Liberia

L'endémisme générique de la forêt de Sanaimbo se limite à l'unique genre *Okoubaka* qui est un endémique Ouest - africain. Aucune des familles de la flore de Sanaimbo et de la flore ivoirienne n'est endémique de l'Ouest - africain.

En prenant en compte l'aspect historique, c'est-à-dire les pressions humaines sur cette forêt classée (de 1972 à 1997), nous pouvons dire que la flore n'a pas complètement perdu sa spécificité, car la proportion des espèces à large répartition n'est que de 36%, avec 14% d'espèces de liaison. En effet, selon Devineau *et al.* (1997), une forte proportion d'espèces à large répartition peut être un indice de dégradation. Au contraire, ces différentes proportions confirment l'appartenance de cette zone d'étude à la zone de transition régionale guinéo-congolaise/soudanienne de White (1983, 1986), qui correspond au secteur mésophile défini par Guillaumet & Adjanohoun (1971). La flore semblerait refléter plutôt l'histoire floristique globale, incluant l'endémisme végétal.

### **3.5 Conclusion**

De cette étude floristique, il ressort que la flore de la forêt classée de Sanaimbo est très diversifiée tant au niveau des espèces, des genres que de familles. Les phanérophytes dominent, ce qui est classique dans une forêt. Néanmoins, les lianes occupent une place de choix comme dans tout milieu forestier tropical en phase de régénération. Les principaux modes de dispersion des diaspores sont la zoochorie et l'anémochorie. Les animaux joueraient un rôle assez notable dans la dissémination. Des observations sur les relations plantes -animaux permettront de préciser le rôle spécifique des animaux dans la dissémination et indirectement dans la régénération de cette forêt jadis anthropisée. La structure chorologique de la forêt classée telle qu'elle apparaît dans nos résultats est très comparable à celle des formations des zones de transition. Néanmoins, des études ultérieures sur un plus grand nombre d'espèces permettront d'expliquer davantage cette structure chorologique transitionnelle de cette forêt et par extension toute la région.



## Chapitre 4

# La diversité phytocœnologique de la forêt de Sanaïmbo : analyses phytosociologique intégrée et systémique des assemblages d'espèces

d'après :

**Kassi NJ** & Decocq G. Succession secondaire post-culturale en système forestier tropical semi-décidu de Côte d'Ivoire : approche phytosociologique intégrée et systémique. *Phytocoenologia* (sous presse).

**Résumé** - Nous avons analysé la végétation de jachères incluses dans une matrice de forêt dense semi-décidue (forêt classée de Sanaïmbo, Côte d'Ivoire), comparativement à celle de forêts anciennes intactes (forêts « primaires ») ou seulement exploitées pour leurs bois, de manière à rechercher si les espèces s'assemblaient en communautés. Soixante-quatre jachères ont été échantillonnées le long d'une chronoséquence post-culturale de 30 ans, ainsi que des forêts anciennes intactes ou exploitées, sur deux types de sol : ferrallitique et hydromorphe. Une typologie phytosociologique a été conduite selon la méthode synusiale intégrée. La classification hiérarchique (CH) des relevés synusiologiques suivie d'une analyse des espèces indicatrices (ISA) et de leur ordination par analyse des correspondances détendancées (DCA) ont permis de décrire 49 syntaxons, interprétés comme 20 associations végétales. La CH, l'ISA et la DCA des relevés phytocœnotiques ont abouti à la distinction de 12 cœnotaxons interprétés comme 7 cœnoassociations. L'ensemble de ces résultats a finalement été synthétisé dans un modèle qualitatif de la succession post-culturale grâce à une approche systémique, fondée sur le postulat d'isomorphisme spatio-temporel.

**Summary**- I aimed at testing whether plant species assemble themselves into discrete plant communities along a 30 yr-chronosequence of former fields. For this purpose I surveyed plant communities in 64 fallows that were embedded in a semi-deciduous tropical forest matrix (Sanaïmbo forest, Ivory Coast) comparatively to those of unexploited (i.e., primary) or selectively logged old-growth forest stands, distributed among ferrallitic and hydromorphic soils. A phytosociological typology has been conducted using an integrated synusial approach. Hierarchical clustering, indicator species analysis and detrended correspondence analysis of the relevés helped into successively grouping relevés into 49 syntaxa and syntaxa into 12 coenotaxa. 20 plant associations and 7 coenoassociations were finally retained. Ultimately, a qualitative model of postcultural secondary succession was built up using a space-for-time substitution procedure and a systemic approach.

## 4.1 Introduction

La croissance démographique et les déséquilibres socio-économiques entraînent, dans la quasi-totalité des régions tropicales, une accélération de la déforestation, qui s'accompagne d'une érosion de la biodiversité et d'une mise en péril du développement durable de ces régions (e.g. Amelung & Dield, 1992 ; Puig, 2001 ; Wright, 2005). Ceci a conduit certains auteurs à dresser des priorités en matière de conservation (e.g. Myers *et al.*, 2000). Des « points chauds » de la biodiversité (*'biodiversity hotspots'*) ont ainsi été définis, pour lesquels le taux d'endémisme est aussi exceptionnel que le rythme de dégradation des habitats. L'un des 25 points chauds retenus par Myers *et al.* (2000) correspond aux forêts d'Afrique de l'Ouest, dont il ne resterait plus aujourd'hui que 10 % de la forêt primaire d'autrefois. Les forêts du sud de la Côte d'Ivoire, qui sont incluses dans cette zone de conservation prioritaire, n'échappent pas à cette tendance. Au moment de l'indépendance, dans les années 1960, en Côte d'Ivoire, ce sont près de 500 000 hectares de forêt qui ont été défrichés annuellement, au profit des cultures de café et de cacao (sources SODEFOR, *in* Kahn, 1982). La prise de conscience de cette catastrophe écologique par les autorités, à la fin des années 1980, suivie de la chute des cours du café et du cacao au milieu des années 1990, ont provoqué l'abandon progressif de nombreuses cultures et le renforcement de la protection des derniers fragments forestiers. Dans les jachères, les recrûs ligneux ne tardèrent pas à recoloniser la place, avant que ne s'installe progressivement une forêt secondaire. Parce que les forêts primaires ont quasiment disparu dans le pays (Denguéadhé *et al.*, 2006), les forêts secondaires jouent un rôle essentiel dans la conservation de la biodiversité et la protection des sols. Ce phénomène n'est pas localisé, mais concerne l'ensemble des pays tropicaux où l'urbanisation et l'industrialisation prennent de plus en plus d'importance, conduisant à une désaffectation des zones rurales et, par conséquent, à une augmentation des surfaces de forêts secondaires (Thomlinson *et al.*, 1996 ; Guariguata & Ostretrag, 2001). La restauration des forêts sur les sols dégradés et leur gestion durable devient donc un enjeu majeur pour l'écologie tropicale du XXI<sup>ème</sup> siècle (Brown & Lugo, 1994 ; Duncan & Chapman, 2003). Ceci requiert une compréhension des successions secondaires se mettant en place après l'abandon de l'agriculture (Moreau & De Namur, 1978 ; De Namur, 1978a ; Kahn, 1982 ; Wright, 2005). Curieusement, le sujet n'a été que peu abordé, en particulier en Afrique tropicale (van Gemerden *et al.*, 2003b), la plupart des études concernant surtout la recolonisation forestière des cultures sur brûlis (Kennard, 2002) ou des pâturages (Rivera *et al.*, 2000 ; Marcano-Vega *et al.*, 2004).

L'objectif de ce travail est de reconstituer la succession secondaire se mettant en place après l'abandon de champs temporaires inclus dans une matrice forestière ancienne du type forêt dense semi-décidue, afin de vérifier que cette forêt ancienne, considérée comme primaire, est capable de se

régénérer après un épisode cultural. Pour ce faire, nous avons analysé la structuration des espèces en communautés végétales le long d'une chronoséquence de 30 ans, grâce à une analyse phytosociologique et systématique des communautés végétales, comparativement aux fragments de forêt ancienne.

## **4.2 Aire d'étude et méthode**

### **4.2.1 Aire d'étude**

Cf. Chapitre 2

### **4.2.2 Plan d'échantillonnage et relevés**

Cf. 2.2.1

### **4.2.3 Analyse structurelle**

De manière à estimer la cinétique de reconstitution d'un écosystème forestier, nous avons analysé l'évolution du recouvrement des différentes strates le long de la chronoséquence et comparé aux forêts anciennes. À l'aide d'une représentation graphique, nous avons apprécié le délai de mise en place d'un compartiment architectural, mais aussi le temps écoulé avant que le recouvrement ne se stabilise. Pour mettre en évidence la réelle indépendance floristique entre ces différents compartiments, nous avons ensuite calculé l'indice de similarité de Sørensen entre les flores de chaque strate, en utilisant la formule  $S = 2a/(b+c)$ , où  $a$  est le nombre d'espèces communes entre deux strates,  $b$  et  $c$  les richesses spécifiques totales de chacune des deux strates.

### **4.2.4 Analyse phytosociologique intégrée**

#### **4.2.4.1 Étape synusiologique**

Pour chaque strate, les 80 relevés de synusies ont d'abord fait l'objet d'une classification hiérarchique (méthode de Ward, distances euclidiennes relatives) afin de faire ressortir les principaux groupes floristiques. Le dendrogramme obtenu a été coupé à un niveau d'information tel que chaque groupe possédait au moins une espèce exclusive. Seuls ces groupes ont été retenus pour la suite de

l'analyse. Dans un second temps, nous avons réalisé une ordination par analyse factorielle des correspondances détendancée (DCA) de manière à mettre en évidence les grands gradients écologiques le long desquels ces groupes floristiques s'agençaient. De manière à en faciliter la lecture, les groupes issus de la CH ont été superposés aux plans factoriels. Seuls les groupes s'individualisant nettement dans l'espace factoriel défini par les 2 premiers axes de la DCA ont finalement été considérés comme des syntaxons de rang associatif et ont été utilisés pour la construction des tableaux phytosociologiques définitifs. Lorsqu'à l'intérieur d'un tel syntaxon plusieurs groupes floristiques issus de la CH étaient regroupés, ceux-ci ont été interprétés comme des variations de l'association.

#### **4.2.4.2 Étape phytocœnotique**

Dans une seconde étape, toujours conformément à la méthode synusiale intégrée, nous avons construit une nouvelle matrice contenant les syntaxons avec leur pourcentage de recouvrement au sol au sein des 80 relevés de phytocœnose. Une nouvelle CH, suivie d'une nouvelle DCA ont été réalisées sur cette matrice, selon la même procédure et les mêmes principes que pour les synusies. Les groupes issus de cette analyse ont été interprétés comme des cœnotaxons et nommés selon les recommandations de Gillet *et al.* (1991).

#### **4.2.5 Modélisation systémique**

La dynamique post-culturale a finalement été reconstituée le long de la chronoséquence étudiée, grâce à une approche systémique (Gillet *et al.*, 1991 ; de Foucault, 1993 ; Decocq, 2000b), déjà validée dans l'étude des systèmes de recolonisation (Decocq, 1999). Cette méthode de modélisation qualitative permet de représenter schématiquement les relations de dynamique spatiale (superposition/subordination et juxtaposition) et temporelle (succession) qui relie les différents syntaxons issus de l'analyse phytosociologique au sein d'un même système écologique, ici une forêt dense semi-décidue de Côte d'Ivoire. Ce type de modèle permet, outre d'étudier le fonctionnement d'un système dynamique complexe, mais aussi de procéder ultérieurement à des comparaisons avec d'autres systèmes similaires et à des généralisations, voire des prédictions (de Foucault, 1993).

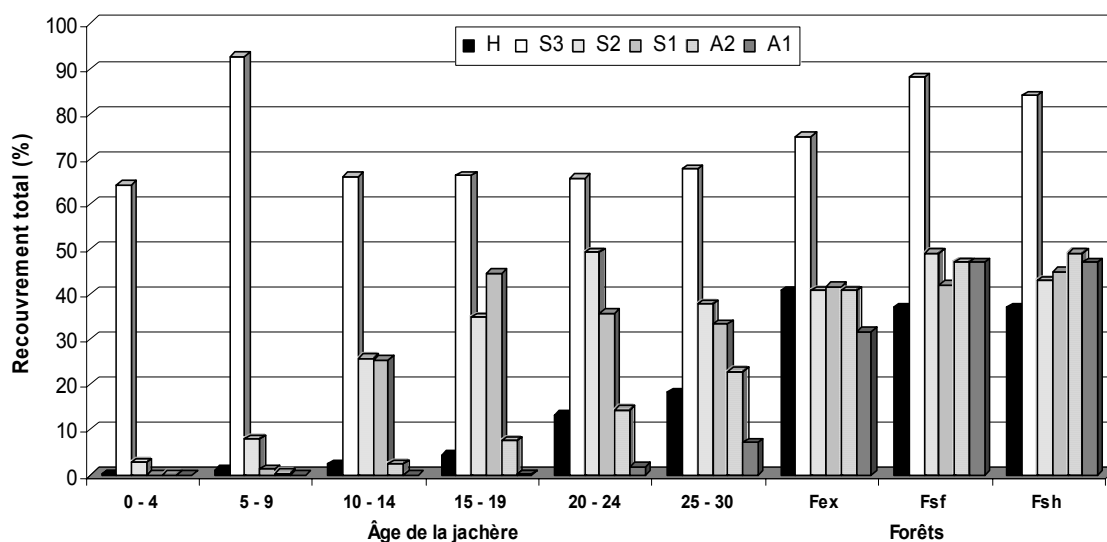
Le modèle qui a été construit repose sur les résultats de l'analyse synchronique d'une chronoséquence spatiale, l'espace se substituant au temps. Cette technique a déjà fait les preuves de sa fiabilité dans ce type de système dynamique (Pickett, 1989 ; Adler & Lauenroth, 2003).

## 4.3 Résultats – Discussion

### 4.3.1 Structure spatio-temporelle de la végétation

L'analyse du développement des strates (Fig. 4.1) montre que le processus de recolonisation forestière des jachères débute dès les toutes premières années de déprise, par la mise en place d'un recrû ligneux d'une hauteur n'excédant généralement pas 5 m ( $S_3$ ), mais assez recouvrant ( $> 60\%$ ). À partir de la cinquième année, les premiers ligneux à croissance rapide percent le toit de ce recrû pour aller construire les ensembles structurels arbustifs bas ( $S_2$ ) et haut ( $S_1$ ). Ces ensembles n'atteindront leur recouvrement maximal que vers 20 et 15 ans respectivement, lorsque les premiers arbres ont déjà initié l'ensemble structurel supérieur ( $A_2$ ) et que la strate herbacée (H) commence à se développer. La voûte forestière, formée par la strate arborescente dominante ( $A_1$ ), ne commence à se reconstituer qu'à partir de la vingt-cinquième année, avec quelques arbres à croissance rapide qui émergent des compartiments inférieurs. Dans les vieilles jachères, le recouvrement des différentes strates ne s'est pas encore stabilisé, en particulier pour les strates arborescentes. La comparaison avec la structure des forêts anciennes non exploitées montre en particulier qu'une augmentation du recouvrement des 6 compartiments architecturaux est attendue au-delà de 30 ans, âge auquel s'interrompt notre chronoséquence. Nous en concluons que la forêt ancienne met environ 30 ans à recouvrir la totalité de ses ensembles structurels en système dense semi-décidu (structure verticale), mais que la saturation de ces ensembles (structure horizontale) n'est pas encore acquise.

Le calcul de l'indice de Sørensen entre les ensembles structurels (Tabl. 4.1) montre que la similarité spécifique n'atteint jamais 50%. Elle est naturellement nulle entre les strates H et  $S_3$  puisque les germinations de ligneux n'ont pas été prises en compte. Elle est maximale entre les strates  $S_3$  et  $S_2$ , puis diminue régulièrement pour les paires de strates suivantes. L'hypothèse d'indépendance floristique relative des ensembles structuraux est confirmée : chaque ensemble possède son propre réservoir d'espèces potentielles.



**Figure 4.1 : Évolution du recouvrement total de la végétation au sein des différentes strates le long de la chronoséquence et dans les forêts anciennes.** Fex : forêt exploitée ; Fsf : forêt sur sol ferrallitique ; Fsh : forêt sur sol hydromorphe.

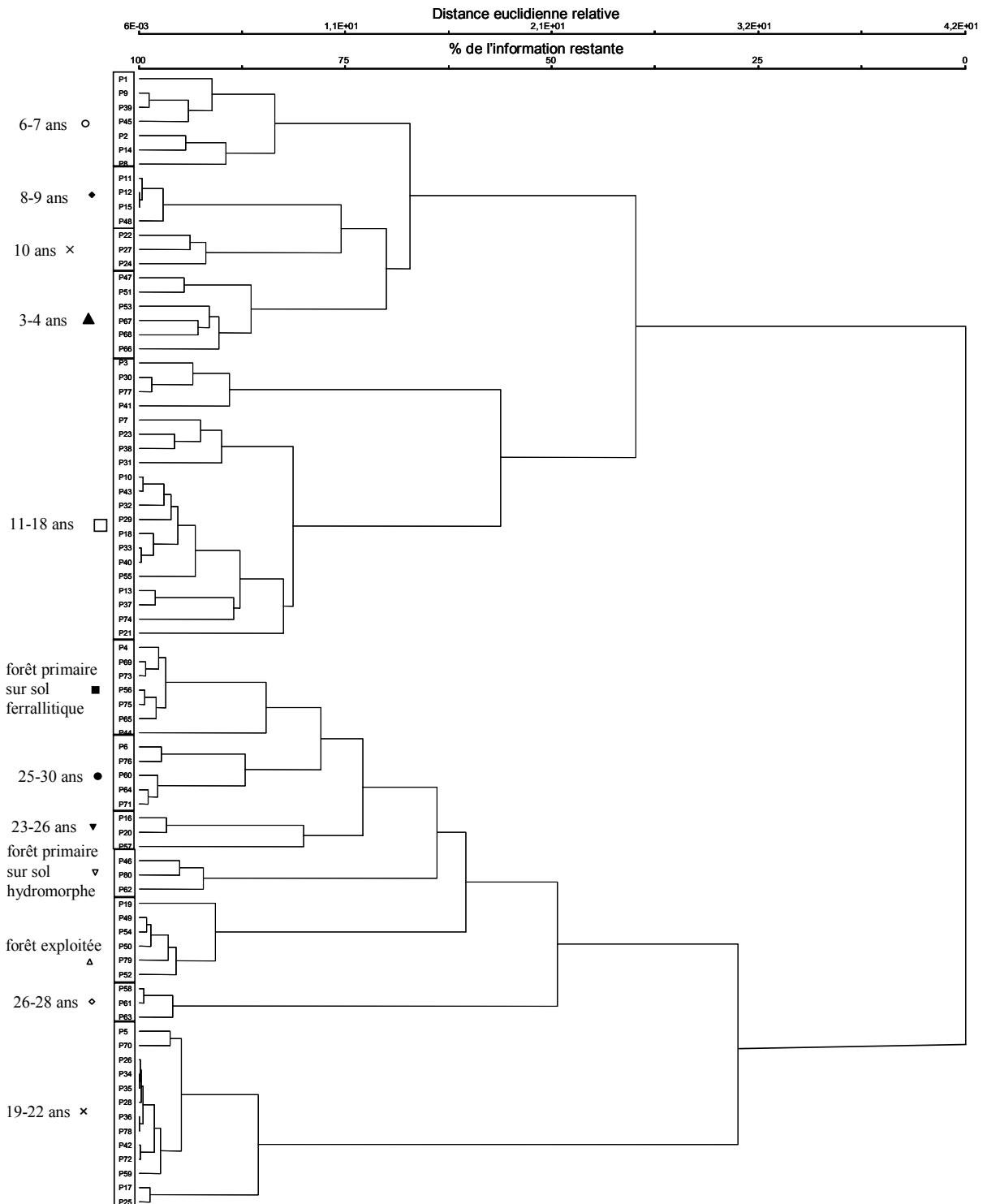
**Tableau 4.1 : Matrice de similarité floristique entre les différentes strates de végétation**

	S <sub>3</sub>	S <sub>2</sub>	S <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub>
S <sub>3</sub>	1,00				
S <sub>2</sub>	0,49	1,00			
S <sub>1</sub>	0,28	0,45	1,00		
A <sub>2</sub>	0,16	0,27	0,43	1,00	
A <sub>1</sub>	0,08	0,13	0,24	0,33	1,00
H	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

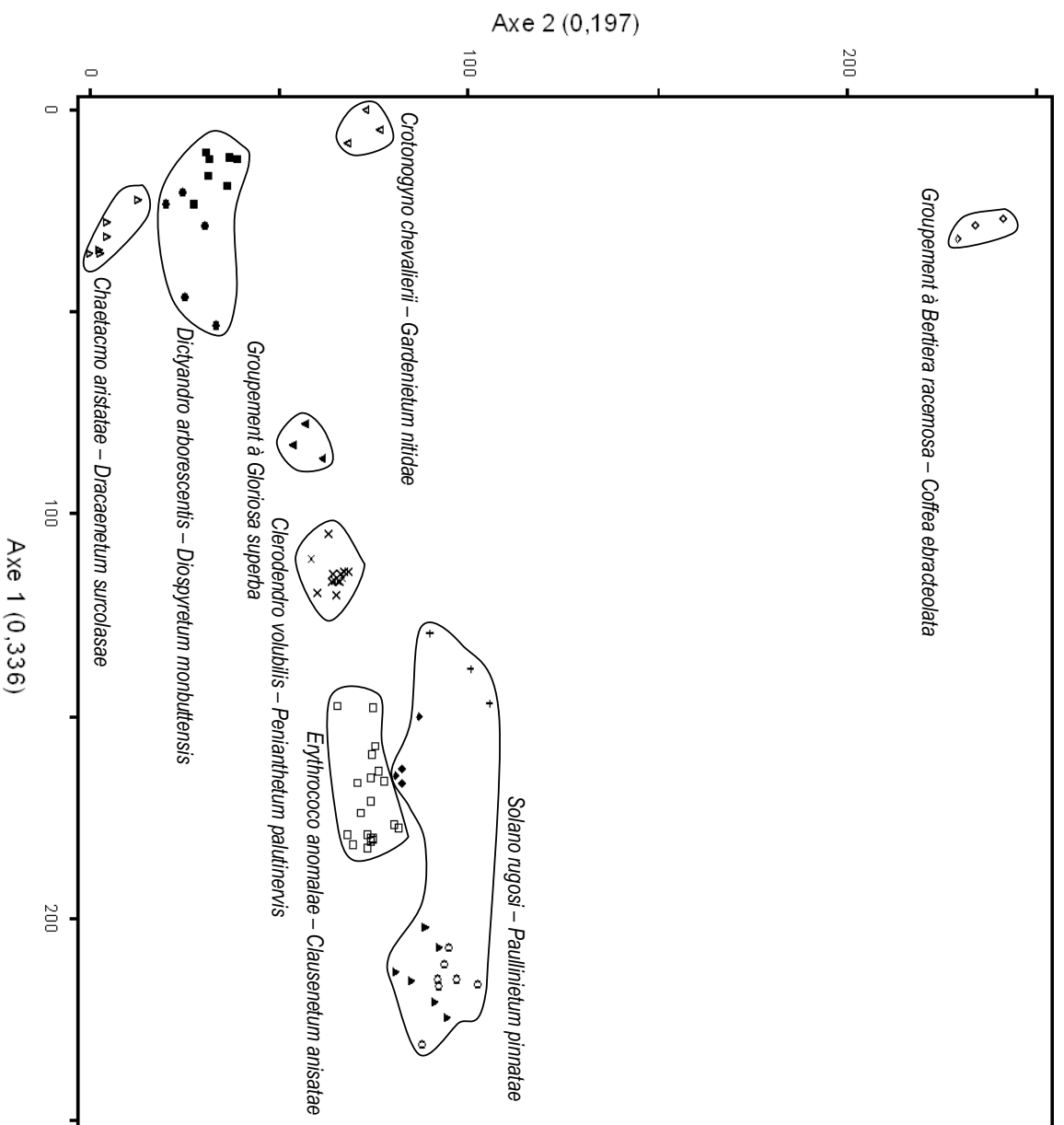
A<sub>1</sub>: strate arborescente haute, A<sub>2</sub>: strate arborescente dominée, S<sub>1</sub>: strate arbustive haute, S<sub>2</sub>: strate arbustive basse, S<sub>3</sub>: strate sous-arbustive, H: strate herbacée.

### 4.3.2 Synusies sous-arbustives (strate S<sub>3</sub>)

Elles sont les premières à se mettre en place et ce, dès la première année qui suit l'abandon des cultures. Elles sont constituées d'arbustes bas, de lianes et de quelques herbacées de grande taille, mais les individus juvéniles d'espèces ayant leur optimum dans les compartiments supérieurs dominant. Le dendrogramme issu de la CH (Fig. 4.2) a été coupé à une distance relative de 7,5 (81% de l'information restante), ce qui aboutit à la distinction de 12 groupes. Le diagramme de la DCA (Fig. 4.3) montre très nettement que ces derniers s'agencent le long d'un gradient de maturité corrélé négativement avec l'axe 1. L'axe 2 met surtout en évidence un groupe de 3 relevés différents de tous les autres.



**Figure 4.2: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 80 relevés des synusies sous-arbustives (S<sub>3</sub>).** Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.3).



**Figure 4.3: Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies sous-arbustives (S3).** Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les associations végétales ou groupements finalement retenus.



Les 2 groupes ayant les plus hauts scores sur l'axe 1 forment un même ensemble dans le plan factoriel ; on peut en rapprocher 2 autres groupes, qui appartiennent d'ailleurs au même cluster, mais qui sont plus riches spécifiquement (Tabl. 4.2). Cet ensemble correspond aux jachères les plus jeunes ( $\leq 10$  ans) où se met progressivement en place un recrû assez dense, de deux mètres de hauteur, à peine dépassé par quelques héliophytes à croissance rapide. Ce stade dynamique initial est surtout marqué par l'envahissement d'une espèce allochtone invasive : *Chromolaena odorata* (Fig. 4.4 et 4.5). C'est l'espèce structurante de cette communauté, responsable de la quasi-totalité du recouvrement total, qui est de 91% en moyenne. Toutefois, la richesse spécifique est assez élevée : de 33 à 36 espèces dans les premiers stades, jusqu'à 66 espèces vers l'âge de 10 ans ! L'envahissement de presque tous les milieux secondaires de la zone forestière par *Chromolaena odorata* à partir du début des années 1980 a fait l'objet de nombreux travaux (Gautier, 1992 ; Menzies, 2000). Il serait capable de ralentir, voire d'inhiber, la succession secondaire. La nature synchronique de notre travail ne permet pas de tester cette hypothèse. Depuis l'apparition de cette espèce dans les jachères, certaines espèces pionnières comme *Trema orientalis* ou *Sterculia tragacantha* seraient devenues rares ou parfois reléguées au second plan (Alexandre, 1978a).

Nous interprétons les communautés arbustives basses des jeunes jachères comme une association originale, le *Solano rugosi - Paullinietum pinnatae* ass. nov., qui se décline en 4 variations :

- une forme fragmentaire (Tabl. 4.2 : col. 1-6), assez pauvre spécifiquement (moins de 40 espèces), qui correspond surtout à une phase d'envahissement par *Chromolaena odorata*, durant les 4 premières années de recolonisation ;
- une variation type (*typicum*, Tabl. 4.2 : col. 7-13, holotype : col. 9), bien caractérisée par un ensemble de petits ligneux héliophiles (e.g. *Lantana camara*, *Entada gigas*, *Urera oblongifolia*), qui se développe malgré la fermeture totale du tapis de *Chromolaena odorata*. L'ensemble forme un fourré inextricable pouvant atteindre 3 m de haut pour un recouvrement proche de 100% !



**Figure 4.4:** Jachère de 4 ans presque entièrement couverte par *Chromolaena odorata* (Cliché : J. Kassi)



**Figure 4.5:** *Chromolaena odorata* (Cliché : G. Decocq)





- deux autres variations qui sont surtout marquées par une accumulation d'espèces, la richesse dépassant la soixantaine d'espèces et le recouvrement atteignant 90% en moyenne. Elles se différencient négativement du *typicum* par la disparition des arbustes héliophiles à croissance rapide et, positivement, par de nombreuses essences arbustives et arborescentes à l'état juvénile, qui forment l'ensemble de l'avenir. D'un point de vue synécologique, la distinction entre ces 2 variations n'est pas franche ; c'est pourquoi nous les dénommerons provisoirement « variante à *Raphiostylis beninensis* » (Tabl. 4.2 : col. 14-17) et « variante à *Sphenocentrum jollyanum* » (Tabl. 4.2 : col. 18-20).

Le groupe suivant caractérise les jachères de plus de 10 ans, où la strate S<sub>3</sub> se retrouve subordonnée à une ou plusieurs strates supérieures, encore peu recouvrantes, et où la flore héliophile est remplacée par des espèces semi-héliophiles. Les changements floristiques nous conduisent à considérer cette communauté comme une association distincte, *Erythrococco anomalae* - *Clausenetum anisatae* ass. nov. (Tabl. 4.3, holotype : col. 7). Le dépérissement du *Chromolaena odorata* y est net bien que cette espèce reste recouvrante dans les jachères longtemps exploitées, où le développement des autres héliophiles pionnières semble médiocre. Ce recouvrement atteint 64% en moyenne pour une richesse spécifique moyenne de 76 espèces.

Un sixième groupe, très homogène, rassemble les jachères de 20 ans, dans lesquelles les strates supérieures se sont complètement développées. La végétation de la strate S<sub>3</sub> devient franchement sciaphile et le *Clerodendro volubilis* - *Penianthetum palutinervis* ass. nov. remplace l'association précédente (Tabl. 4.4, holotype : col. 8). Les espèces y sont encore plus nombreuses (de 78 à 94) pour un recouvrement constant autour de 67% ; il s'agit majoritairement d'espèces de l'ensemble de l'avenir, qui atteindront leur optimum dans les strates supérieures.

Un groupe de 3 relevés réalisés dans des jachères âgées de 23 à 26 ans se trouve en position intermédiaire entre cette dernière association et les communautés de vieilles jachères et forêts anciennes (Tabl. 4.5). Devant le faible nombre de relevés, la faible différenciation synfloristique et l'absence de signification synécologique précise, nous le dénommerons provisoirement « groupement à *Gloriosa superba* ». Ce groupe n'est peut-être en effet, qu'un stade dynamique de transition.

**Tableau 4.3: L'*Erythrococco anomalae* - *Clausenetum anisatae* ass. nov.**

Nméros d'ordre	1	2	3	4	5	6	7*	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Numéros des relevés	3	30	77	41	7	23	38*	31	10	43	32	29	18	33	40	55	13	37	74	21
Age de la jachée (années)	14	14	14	14	17	16	18	16	15	15	15	15	15	15	15	15	15	15	13	11
Nombre d'espèces/relevés	72	74	75	77	79	81	90	77	78	74	73	75	73	74	77	78	75	77	71	
Recouvrement (%) total/moyen	65	45	65	60	65	70	75	80	50	35	90	60	60	80	60	75	45	80	60	65
Richesse spécifique moyenne																				

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces sous-arbustives**

<i>Clausena anisata</i>	i	i	i	i	i	+	+	+	+	i	+	i	i	i	+	i	i	+	i	i
<i>Erythrococca anomala</i>	i	i	i	i	+	+	+	+	+	i	+	i	i	i	i	i	i	i	i	i
<i>Rourea coccinea</i>		+	i	i	i		i	i	i		+	i	i	i	i	+	i	i	i	
<i>Croton hirtus</i>					i	i	i	+	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i
<i>Ritchiea capparoides</i>						+	i	i	i	i		i	i	i	i	+	i	i	i	i
<i>Anchomanes difformis</i>	+	i	+	i	2	2	2	1						i						
<i>Dracaena surculosa</i>					i		i					i	i					i		i
<i>Baissea multiflora</i>	+	+	+	+																

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Ficus ottonifolia</i> j	i	i	i	i	+	+	i	+	+	+	i	+	+	+	+	+	+	+	i	i
<i>Chasmanthera dependens</i> j	i	i	i	i	+	+	i	i	+	i	i	+	i	i	+	i	i	i	i	i
<i>Ceiba pentandra</i> j	i	+	i	i	+	+	+	+	+	i	i	i	l	i	i	i	+	i	i	i
<i>Morinda morindoides</i> j	l	l	l	l	i	i	i	l	i	i		i	i	i	i	i	i	i	i	i
<i>Ficus mucoso</i> j		l	l	3	l	l	l	l	l	l	l	2	l	l	l	l	2	2		
<i>Allophylus africanus</i> j	+	i	i	i	i	i	+		i	i	+	i	i	+	i	i	i	i	i	i
<i>Sterculia tragacantha</i> j	+	+	+	+			i	i	i	i		+	i	i	i	i	i	i	i	i
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	i	+	i	+	+	+	+	+	i		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Holarrhena floribunda</i> j					i	i	i	+	i	i	+	i	i	+	i	i	i	i	i	+
<i>Hildegardia barteri</i> j					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ehretia trachyphylla</i> j					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cuerva macrophylla</i> j					i	i	i	i	i	i	+	i	i	i	i	i	i	i	i	i
<i>Secamone afzelii</i> j					i	i	i	i	i	+	i	+	i	+	i	i	i	i	i	i
<i>Cissus producta</i> j					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Blighia unijugata</i> j					+	+	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Salacia baumani</i> j					i	i	i	i	i	i		i	i	i	i	i	i	i	i	i
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j					i		+	i	i	i	i	+		+	i	i	i	i	i	i
<i>Aeglopsis chevalieri</i> j					i	+	i		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Guibourtia ehi</i> j					+	l	l	l	l	l	l	l	+	l	l	l	l	l	l	l
<i>Trema orientalis</i> j						2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	1
<i>Landolphia hirsuta</i> j					i	i	i		i	i	+	i	i	i	l	i	i	i	+	+
<i>Neuropeltis acuminata</i> j					i	i	i	+	i	i	i	i		i	i	i	i	i	i	i
<i>Pouteria alnifolia</i> j					i	i	i		i	i	i	i		i	i	i	i	i	i	i
<i>Hexalobus crispiflorus</i> j						+	+	i	2	i	i	i	i	+	i	i	i	i	i	i
<i>Spondias mombin</i> j					i	+	+	i	i	i	+		+	i	i	+	+	+	+	+
<i>Musanga cecropioides</i> j					i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neuropeltis velutina</i> j						i	+	i	i	i	i	+		i		i	i	i	i	
<i>Albizia ferruginea</i> j	+	l	l	+																l
<i>Elaeis guineensis</i> j	+	i	+	+										i	i					

**Espèces compagnes**

<i>Chromolaena odorata</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	3	3	4	3	3
<i>Ficus exasperata</i> j	3	3	3	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1	1	2	2
<i>Ficus vogeliana</i> j	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>Rauwolfia vomitoria</i> j	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1
<i>Olax subscorpioidea</i> j	+	i	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> j	2	+	2	+	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	+	+
<i>Solanum rugosum</i>	+		+	+	2	2	+	2	2	2	2	2	2	2	2	+	2	2	+	1
<i>Mallotus oppositifolius</i>	+	2	+	2	2	2	+	2	2	1		+	1	1	1	2	2	1		
<i>Albizia adianthifolia</i> j	2	2	2	i	3	3	3	1	3	3	3	3	2	1	1	3				2
<i>Acacia kamerunensis</i> j	i	+	i	+	i	+	i	i	+	i	i	+	i	i	i	+	i	i	i	i
<i>Combretum racemosum</i> j	+	i	+	+	i	+	i	i	+	i	i	+	i	i	i	i	i	i	+	i
<i>Dichapetalum madagascariense</i> j	i	i	i	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dialium guineense</i> j	i	i	i	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cnestis ferruginea</i>	+	i	+	+	i	i	i		i	i	+	+	i	i	i	i	i	+	i	i
<i>Microdesmis keayana</i>	+	i	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+
<i>Trichilia prieureana</i> j	1	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	1	1	1	1	i	i	i		i	+	i	+	i	+	i	i	i	+	i	i
<i>Loeseneriella rowlandii</i> j	i	i	i	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Newbouldia laevis</i> j	+	l	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Teclea verdoorniana</i> j	i	i	i	i	2	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Mansonia altissima</i> j	i	i	i	i	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Montandra guineensis</i> j	+	+	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Millittia zechiana</i> j	+	+	+	+	i	i	i		i	i	i	2	i	i	i	i	i	i	i	i

Tableau 4.3 (suite)

<i>Periploca nigrescens</i> j	i	i	+	i		+	i		i	i	+	i	i	+	i	i	i	i	V	
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j					+	+	+	+	+	i	+	+	i	i	+	+	+	+	+	IV
<i>Diospyros soubreana</i>					+	i	+	+	i	+	+	i	+	i	+	+	+	+	+	IV
<i>Salacia erecta</i> j					+	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV
<i>Baphia pubescens</i> j					2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	IV
<i>Oxyanthus racemosus</i>					i	+	+	+	+	i	+	+	+	+	+	+	+	i	+	IV
<i>Adenia lobata</i> j					+	+	i	+	+	i	+	+	i	+	+	i	+	i	+	IV
<i>Premna quadrifolia</i> j					i		i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	IV
<i>Carpolobia lutea</i>					i	i	i	i	i	+	i	i		i	+	i	i	i	i	IV
<i>Monodora tenuifolia</i> j						+	+	+	i	i	i	+	i	+	i	i	i	i	i	IV
<i>Sterculia oblonga</i> j					1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	IV
<i>Lannea nigritana</i> j						i	+	1	+	i	+	+	+	+	i	+	+	i	+	IV
<i>Ochtocosmus africanus</i> j					i	i	i	i	i	i	i		i	i	i	i	i	i	i	IV
<i>Mezoneuron benthamiaum</i> j					i		i	i	i	i	i	+	i	i	i	i	i	i	i	IV
<i>Tapura fischeri</i> j					+	i	2	i	+	+	+		+	+	i	2	+	+	2	IV
<i>Zanthoxylum chevalieri</i> j							+	i	i	i	i	+	i	i	i	i	i	i	i	IV
<i>Albizia zygia</i> j	i	+	i	2	1	1	1	3				1				3	1	1	1	III
<i>Uvariadendron occidentale</i> j					i	+	i		i	+	i	i		+		i	i	i	i	III
<i>Landolphia heudelotii</i> j					i	i			i	i			+	i	i	i	i	i	i	III
<i>Cola caricaefolia</i> j	i	+	i	i	+	+	+	+											+	III
<i>Celtis zenkeri</i> j								i	+	i	+				i	i		+	i	III
<i>Rinorea oblongifolia</i>	+	i	i	i	+	+	+	+												II
<i>Hypselodelphys violacea</i>						+	1	1	+		i	+	+			+				II
<i>Uvaria chamae</i> j					i			i	i	i		+						i		II
<i>Blighia sapida</i> j	i	+	i	i														+	+	II
<i>Olyra latifolia</i>					i	+	2			i		i						i		II
<i>Adenia cissampeloides</i> j	i	i	i	i				1												II
<i>Diospyros heudelotii</i> j	i	i	i	i																I
<i>Cissus petiolata</i> j					+	i	+	+												I
<i>Landolphia landolphioides</i> j	+	+	+	+																I
<i>Trichilia monadelpha</i> j	+	+	+	+																I
<i>Chassalia kolly</i>	i	i	i	i																I
<i>Landolphia dulcis</i> j	i	i	i	i																I
<i>Uvaria ovata</i> j	i	i	i	i																I
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	+	i		i															+	I
<i>Diospyros viridicans</i> j					1	1	1	1												I
<i>Rytigyna canthioides</i> j	i	i	i	i																I
<i>Gloriosa superba</i>					i	+	i	i												I
<i>Adenopodia scelerata</i> j	i	+	+	i																I
<i>Schebera arborea</i> j	i	i	i	i																I
<i>Turraea heterophylla</i>	i	i	i	+																I
<i>Zehneria gillettii</i>					i	i	i												+	I
<i>Deinbollia pinnata</i> j	i	i	i	i																I
<i>Combretum paniculatum</i> j					1	1	1	1												I
<i>Funtumia elastica</i> j	+	+	+	+																I
<i>Dioscorea smilacifolia</i> j	+	+	+	+																I
<i>Dictyandra arborescens</i>	+	+	+	i																I
<i>Albertisia scandens</i>					+	+	+	i												I
<i>Milicia excelsa</i> j	i	+	i	i																I
<i>Psilanthus mammii</i> j	+	+	+	+																I
<i>Dalbergia afzeliana</i> j					i	i	+	i												I
<i>Ruellia praetermissa</i> j	i	i	i	+																I
<i>Ipomoea mauritiana</i>	i	+	i	i																I
<i>Clerodendrum buchholzii</i>	i	i	i	i																I
<i>Paullinia pinnata</i>	i	+	i	i																I
<i>Calycobolus africanus</i> j	+	+	+																	I
<i>Clerodendrum formicarum</i>					i	+	i													I
<i>Ficus sagittifolia</i> j	i			i	i															I
<i>Blighia welwitschii</i> j								+										i	i	I
<i>Albizia glaberrima</i> j					i	i	i													I
<i>Drypetes gilgiana</i> j										i					i			i		I
<i>Uvaria afzelii</i> j						i		i											+	I
<i>Psychotria peduncularis</i>	i				i	i														I
<i>Anthocleista djalonensis</i> j					1	2	2													I
<i>Tabernaemontana crassa</i> j	i	i			i															I
<i>Pterygota macrocarpa</i> j																				I
<i>Tiliacora dinklagei</i> j	i																			I
<i>Momordica calabrei</i> j						+											+			I
<i>Marantochloa leucantha</i>										1						+				I
<i>Entada gigas</i>										i										I
<i>Pyrenacantha vogeliana</i> j																				I
<b>Accidentelles</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>7</b>





**Tableau 4.4 (suite)**

<i>Afzelia africana</i> j	+	i	+	+	i	+	i	+	+	+	+	+	+	V
<i>Uvaria ovata</i> j	+	+	+	+	+	+	i	+	+		+	+	i	V
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	+	+	+	i	+		+	+	+	+	+	+	+	V
<i>Flagellaria guineensis</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	V
<i>Oxyanthus formosus</i>	+		+	i	+	+	i	+	+	+	+	+	+	V
<i>Rinorea oblongifolia</i>	i	+	i	i	i	i	+	i	i	i	+	i	+	V
<i>Diospyros heudelotii</i> j	i	i	i	+	i	i	i	+	i	+	+	i	i	V
<i>Cardiospermum grandiflorum</i>	i	i	+	l	i	i	+	i	i	i	+	i	i	V
<i>Argomuellera macrophylla</i>	i	i	i	i	i	i	+	i	i	i	i	i	+	V
<i>Eugenia salacioides</i>	+	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	V
<i>Periploca nigrescens</i> j	i	+	+	i	i	+	i	l	i	i	+		+	V
<i>Salacia erecta</i> j			i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	V
<i>Mezoneuron benthamiaum</i> j	i	i	i	+	i		+	i	i	+	i	i	i	V
<i>Clerodendrum formicarum</i>	i	+	i	i	+	i	i	+	+	i		i	i	V
<i>Hunteria umbellata</i> j	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i		i	i	V
<i>Ficus exasperata</i> j	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3			IV
<i>Landolphia dulcis</i> j			l	l	l	l	2	l	l	l	l	l	l	IV
<i>Olyra latifolia</i>	2	1		l	l	+	l	l	+	l	l	+		IV
<i>Blighia sapida</i> j		l	l	l	l	l	l	l	l		l	l	l	IV
<i>Tapura fischeri</i> j	1		l	+	l	l	+	l	l	l	l		l	IV
<i>Dialium guineense</i> j			+	i	i	+	+	i	+	i	+	+	+	IV
<i>Tiliacora dinklagei</i> j	+		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	IV
<i>Premna quadrifolia</i> j		+	+	+	+	+	+	+	i	+	+	+		IV
<i>Lannea nigritana</i> j		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	IV
<i>Trilepisium madagascariense</i> j		i	+	+	+	+	+	+	+	+	+			IV
<i>Adenia lobata</i> j		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	IV
<i>Acacia kamerunensis</i> j		+	+	+	+	i	+	i	+		l	+	i	IV
<i>Chassalia kolly</i>	+	+	+	+		+	+	i	i		+	+	+	IV
<i>Teclea verdoorniana</i> j	i	i		i		i	i	i	i	i	i	2	+	IV
<i>Aidia genipiflora</i> j		i	i	i	+	i	+		i	i	+	i	i	IV
<i>Monodora tenuifolia</i> j	i	i	i	i	i		+	i	+	i		i	i	IV
<i>Sterculia oblonga</i> j	i		i	i	i	i	i	i	i	i		i	i	IV
<i>Uvariadendron occidentale</i> j		i	i	i	i	+	i	i	i	i	i		+	IV
<i>Rinorea kibbiensis</i>	i	i	i	i	i		i	i	i	i		i	i	IV
<i>Pancovia bijuga</i> j	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i			i	IV
<i>Cnestis corniculata</i> j		i	i	i	i	i	i	i	i	i		i	i	IV
<i>Ochthocosmus africanus</i> j		i	i	i	i	i	i	i	i	i			i	IV
<i>Zanthoxylum chevalieri</i> j	i	+		i	i	i	i	i	i	i	i			IV
<i>Xilopia parviflora</i> j		i	i	+	i		i	i	i	i		i	i	IV
<i>Carpolobia lutea</i>		i	i	i	i	+	i	i	i		i	i	i	IV
<i>Uvaria chamae</i> j		i	i	+		+	i	i	i	i	i			IV
<i>Margaritaria discoidea</i> j			i	i	i	i	+	i	i		i		i	IV
<i>Zanthoxylum leprieurii</i> j			+	+	+		+		+	+	+		+	III
<i>Ficus sagittifolia</i> j	1	1							1	1			1	II
<i>Ficus sur</i> j	+	+							+	+			+	II
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	i				+		i					i		II
<i>Ficus mucoso</i> j												3	3	I
<i>Diospyros viridicans</i> j	i	i												I
<i>Flueggea virosa</i> j				i	i									I
<i>Okoubaka aubrevillei</i> j									i		i			I
<i>Corynanthe pachyceras</i> j				+							+			I
<i>Strophanthus barteri</i>	i												1	I
<b>Accidentelles</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>0</b>

**Tableau 4.5 : Le groupement à *Gloriosa superba***

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	16	20	57	
Age de la jachère (années)	24	23	26	24,3
Nombre d'espèces/relevés	63	66	43	3
Recouvrement (%) total/moyen	60	70	60	63
Richesse spécifique moyenne				86

**Combinaison spécifique caractéristique**

<i>Gloriosa superba</i>	i	+	i	3
<i>Adenopodia scelerata</i> j	1	1		2
<i>Blighia welwitschii</i> j	+	+		2
<i>Cissus aralioides</i> j	+	+		2

**Espèces compagnes**

<i>Trichilia prieureana</i> j	3	3	1	3
<i>Olyra latifolia</i>	1	2	2	3
<i>Montandra guineensis</i> j	2	2	1	3
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> j	2	2	1	3
<i>Mallotus oppositifolius</i>	2	2	1	3
<i>Teclea verdoorniana</i> j	+	1	4	3
<i>Microdesmis keayana</i>	1	1	1	3
<i>Cola caricaefolia</i> j	1	1	1	3
<i>Tapura fischeri</i> j	1	1	1	3
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	1	1	1	3
<i>Oxyanthus formosus</i>	1	1	i	3
<i>Diospyros vignei</i>	1	1	+	3
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	1	1	+	3
<i>Mansonia altissima</i> j	1	1	+	3
<i>Oxalys subscorpioidea</i> j	1	1	+	3
<i>Calycobolus africanus</i> j	1	1	i	3
<i>Millettia zechiana</i> j	1	1	i	3
<i>Baphia pubescens</i> j	+	+	+	3
<i>Hypselodelphys violacea</i>	1	+	+	3
<i>Diospyros heudelotii</i> j	+	+	+	3
<i>Uvaria ovata</i> j	+	+	i	3
<i>Clausena anisata</i>	+	+	i	3
<i>Premna quadrifolia</i> j	+	+	i	3
<i>Salacia debilis</i> j	+	+	i	3
<i>Cardiospermum grandiflorum</i>	+	+	i	3
<i>Ceiba pentandra</i> j	+	+	i	3
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	+	i	i	3
<i>Monodora tenuifolia</i> j	+	+	i	3
<i>Uvariadendron occidentale</i> j	+	+	i	3
<i>Cissus petiolata</i> j	i	i	1	3
<i>Hildegardia barteri</i> j	+	i	i	3
<i>Landolphia landolphioides</i> j	+	i	i	3
<i>Xilopia parviflora</i> j	i	i	i	3
<i>Adenia lobata</i> j	i	i	i	3
<i>Ochtocosmus africanus</i> j	i	i	i	3
<i>Mezoneuron benthamianum</i> j	i	i	i	3
<i>Eugenia salacioides</i>	i	i	i	3
<i>Ficus exasperata</i> j	3	3		2
<i>Albizia adianthifolia</i> j	2	2		2
<i>Ficus vogeliana</i> j	1	1		2
<i>Uvaria chamae</i> j	i		1	2
<i>Anchomanes difformis</i>	+	+		2
<i>Deinbollia pinnata</i> j	+	+		2
<i>Hymenocardia lyrata</i> j	+	+		2
<i>Corynanthe pachyceras</i> j	+	+		2
<i>Ficus sagittifolia</i> j	+	+		2
<i>Salacighia letestuan</i> j	+	+		2
<i>Milicia excelsa</i> j	+	+		2
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	+	+		2
<i>Dracaena arborea</i> j	+	+		2
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	+	+		2
<i>Salacia baumanii</i> j	+	+		2
<i>Neuropeltis acuminata</i> j	+	+		2
<i>Azelia africana</i> j	+	+		2
<i>Sorindeia warneckeii</i>	+	+		2
<i>Trichilia monadelphica</i> j	+	+		2
<i>Aganope leucobotrya</i> j	+	+		2
<i>Rinorea welwitschii</i> j	+	+		2
<i>Zehneria gillettii</i>		+	+	2
<i>Acacia kamerunensis</i> j		+	i	2
<i>Cnestis ferruginea</i>		+	i	2
<i>Clerodendrum formicarum</i>		+	i	2
<i>Carpolobia lutea</i>	i	+		2

<i>Holarrhena floribunda</i> j		+	i
<i>Zanthoxylum chevalieri</i> j	+		i
<i>Morinda morindoides</i> j	+		i
<i>Schebera arborea</i> j		i	+
<i>Pancovia bijuga</i> j		i	i
<i>Oxyanthus racemosus</i>	i	i	
<i>Periploca nigrescens</i> j		i	i
<i>Ehretia trachyphylla</i> j	i	i	
<i>Erythrococca anomala</i>	i	i	
<i>Campylostemon warnerckeanus</i>	i	i	
<i>Chromolaena odorata</i>	i	i	
<i>Turraea heterophylla</i>	i	i	
<i>Rothmannia urcelliformis</i>	i	i	
<i>Scotellia klaineana</i> j	i	i	
<i>Abrus canescens</i>	i	i	
<i>Morinda lucida</i> j	i	i	
<i>Dioscorea dumetorum</i> j	i	i	
<i>Elaeophorbia grandifolia</i> j	i	i	
<i>Strophanthus barteri</i>		2	
<i>Antiaris africana</i> j			1
<i>Adenia cissampeloides</i> j		1	
<i>Vangueriella spinosa</i> j		1	
<i>Entada gigas</i>			i
<i>Baïsea baillonii</i> j			i
<i>Acridocarpus smeathmannii</i> j	+		
<i>Distemonanthus benthamianus</i>	i		
<i>Combretum paniculatum</i> j			i
<i>Landolphia incerta</i> j			i
<i>Momordica calabrei</i> j	+		
<i>Excoecaria guineensis</i>	+		
<i>Tetracera alnifolia</i> j			+
<i>Rungia guineensis</i>			i
<i>Gongronema angolense</i> j			+
<i>Diospyros soubreana</i>			+
<i>Salacia erecta</i> j	+		
<i>Lannea nigritana</i> j			+
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j		+	
<i>Trilepisium madagascariense</i> j	+		
<i>Zanthoxylum leprieurii</i> j	+		
<i>Flueggea virosa</i> j			+
<i>Hunteria umbellata</i> j			+
<i>Euadenia trifoliolata</i>	+		
<i>Ficus ovata</i> j	+		
<i>Neuropeltis prevostioides</i> j		+	
<i>Vangueriella vanguerioides</i> j			+
<i>Celtis zenkeri</i> j			i
<i>Pterygota macrocarpa</i> j			i
<i>Dracaena surculosa</i>		i	
<i>Loeseneriella rowlandii</i> j			i
<i>Sterculia oblonga</i> j			i
<i>Sterculia tragacantha</i> j			i
<i>Albizia zygia</i> j			i
<i>Blighia sapida</i> j			i
<i>Tiliacora dinklagei</i> j			i
<i>Flagellaria guineensis</i> j			i
<i>Rourea coccinea</i>			i
<i>Hexalobus crisiflorus</i> j			i
<i>Aeglopsis chevalieri</i> j			i
<i>Vitex rivularis</i> j			i
<i>Guibourtia ehi</i> j			i
<i>Pericopsis laxiflora</i>			i
<i>Dioclea reflexa</i> j			i
<i>Funtumia elastica</i> j			i
<i>Marantochloa leucantha</i>			i
<i>Pergularia deamia</i> j			i
<i>Calopogonium mucunoides</i> j			i
<i>Prionostemma unguilata</i> j			i
<i>Lannea welwitschii</i> j			i

En liaison dynamique avec ce groupement et/ou avec le suivant, un autre groupe de 3 relevés est caractérisé par la co-existence d'espèces sciaphiles de forêt secondaire et d'espèces semi-héliophiles de chablis (e.g. *Mallotus oppositifolius*, *Millettia zechiana*; Devineau, 1984). Ce « groupement à *Bertiera racemosa* et *Coffea ebracteolata* » (Tabl. 4.6) possède d'ailleurs une structure et une physionomie assez proches des fourrés secondaires décrits par Devineau (1984). Il correspond à de vieilles jachères qui ont vraisemblablement été récemment perturbées par une exploitation extensive illégale de certains bois. La richesse spécifique y est élevée (83 à 90 espèces) et les lianes nombreuses.

Les 4 derniers groupes se concentrent vers l'origine de l'axe 1. Les plus vieilles jachères, âgées de 25 à 30 ans, sont assez proches floristiquement des forêts anciennes non exploitées sur sol ferrallitique, bien que la richesse spécifique reste globalement moins élevée (83 à 99 espèces, contre 111 à 118). On peut y voir une forme fragmentaire du *Dictyandro arborescentis* - *Diospyretum monbuttensis* ass. nov. (Tabl. 4.7 : col. 1-5), caractéristique de la strate sous-arbustive de ces forêts, dont le meilleur indicateur est *Raphiostylis beninensis*. Ainsi, quelques années seulement après le recouvrement du sol par les espèces des jeunes jachères, la



Figure 4.6: Strate sous-arbustive d'une jachère de 29 ans (Cliché : J. Kassi)

distinction au niveau de cette strate entre vieilles jachères et forêts matures semble délicate (Fig. 4.6), comme le signalaient déjà Brown & Lugo (1990).

**Tableau 4.6: Le groupement à *Bertiera racemosa* et *Coffea ebracteolata***

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	58	61	63	
Age de la jachère (années)	28	26	28	27,3
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	52	49	52	<b>3</b>
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	65	60	70	<b>65</b>
Richesse spécifique moyenne				51

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces sous-arbustives**

<i>Coffea ebracteolata</i>	2	2	2	<b>3</b>	<i>Sarcocephalus latifolius</i>	i	i	i
<i>Culcasia liberica</i>	1	2	1	<b>3</b>	<i>Albizia ferruginea</i> j	i	i	i
<i>Mikania cordata</i>	1	1	1	<b>3</b>	<i>Tricalysia pallens</i> j	i	i	i
<i>Abrus precatorius</i>	i	i	+	<b>3</b>	<i>Strophanthus sarmentosus</i> j	i	i	i
<i>Bertiera racemosa</i>	i	i	+	<b>3</b>	<i>Salacia pallescens</i> j	i	i	i

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Anthonotha macrophylla</i> j	1	2	1	<b>3</b>	<i>Trema orientalis</i> j		1	2
<i>Ficus variifolia</i> j	2	1	1	<b>3</b>	<i>Ventilago africana</i> j		1	1
<i>Agelaea pentagyna</i>	+	+	+	<b>3</b>	<i>Olyra latifolia</i>	1		1
<i>Combretum paniculatum</i> j	+	i	+	<b>3</b>	<i>Ficus sagittifolia</i> j	1		1
<i>Detarium senegalense</i> j	i	+	i	<b>3</b>	<i>Morinda morindoides</i> j		1	1
<i>Mondia whitei</i> j	i	i	i	<b>3</b>	<i>Campylospermum flavum</i>		1	1
<i>Majidea fosteri</i> j	2		2	<b>2</b>	<i>Tapura fischeri</i> j	1	1	
<i>Artabotrys velutina</i> j	+		+	<b>2</b>	<i>Baissea multiflora</i>		1	+
<i>Distemonanthus benthamianus</i> j	i		i	<b>2</b>	<i>Grewia mollis</i>		1	+

**Espèces compagnes**

<i>Albertisia scandens</i>	2	2	2	3	<i>Psychotria peduncularis</i>	+		+
<i>Mallotus oppositifolius</i>	2	1	2	3	<i>Hymenocardia lyrata</i> j	+		+
<i>Carpolobia lutea</i>	1	1	2	3	<i>Argomuellera macrophylla</i>	+		+
<i>Albizia glaberrima</i> j	1	2	1	3	<i>Oxyanthus formosus</i>	+		+
<i>Hypselodelphys violacea</i>	2	1	+	3	<i>Morinda lucida</i> j	+		+
<i>Olox gambecola</i>	1	1	1	3	<i>Vitex rivularis</i> j	i		+
<i>Teclea verdoorniana</i> j	1	1	1	3	<i>Salacia elegans</i> j	i		+
<i>Cissus petiolata</i> j	1	1	1	3	<i>Oxyanthus unilocularis</i>		i	1
<i>Mezoneuron benthamiaum</i> j	1	1	1	3	<i>Pouteria alnifolia</i> j		+	+
<i>Salacighia letestuan</i> j	1	1	1	3	<i>Sterculia oblonga</i> j		+	+
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	1	1	1	3	<i>Hexalobus crisiflorus</i> j		+	+
<i>Calycobolus africanus</i> j	1	1	1	3	<i>Dioscorea smilacifolia</i> j		+	+
<i>Dalbergia hostilis</i> j	+	+	+	3	<i>Strychnos afzelii</i> j		+	+
<i>Salacia chlorantha</i>	+	+	+	3	<i>Platysepalum hirsutum</i>		+	+
<i>Milicia excelsa</i> j	+	+	+	3	<i>Drypetes gilgiana</i> j		+	i
<i>Trilepisium madagascariense</i> j	+	+	+	3	<i>Zanthoxylum lepreurii</i> j		+	i
<i>Landolphia hirsuta</i> j	+	+	+	3	<i>Cissus producta</i> j		i	i
<i>Triclisia subcordata</i> j	1	+	i	3	<i>Chassalia kolly</i>		i	i
<i>Margaritaria discoidea</i> j	+	+	+	3	<i>Pyrenacantha vogeliana</i> j		i	i
<i>Landolphia dulcis</i> j	+	+	+	3	<i>Uvaria afzelii</i> j		i	i
<i>Cordia senegalensis</i> j	+	+	+	3	<i>Trichilia monadelpha</i> j	2		
<i>Aphania senegalensis</i> j	+	+	+	3	<i>Trichilia prieureana</i> j			1
<i>Warneckea cinnamomoides</i>	+	+	i	3	<i>Schebera arborea</i>			+
<i>Connarus africanus</i>	i	+	i	3	<i>Flueggea virosa</i> j			+
<i>Acridocarpus alternifolius</i>	+	i	+	3	<i>Euadenia trifoliolata</i>		+	
<i>Chasmanthera dependens</i> j	+	+	i	3	<i>Garcinia afzelii</i> j		+	
<i>Cuerva macrophylla</i> j	+	i	+	3	<i>Hugonia afzelii</i>		+	
<i>Landolphia heudelotii</i> j	+	i	+	3	<i>Excoecaria guineensis</i>		i	
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	i	+	+	3	<i>Vangueriella vanguerioides</i> j		i	
<i>Cnestis corniculata</i> j	+	i	+	3	<i>Okoubaka aubrevillei</i> j		i	
<i>Microdesmis keayana</i>	+	i	i	3	<i>Euadenia eminens</i> j		i	
<i>Chromolaena odorata</i>	i	i	+	3	<i>Vangueriella spinosa</i>		i	
<i>Acacia kamerunensis</i> j	i	+	i	3	<i>Ochthocosmus africanus</i> j	i		
<i>Dialium guineense</i> j	i	i	+	3	<i>Momordica calabrei</i> j	i		
<i>Ceiba pentandra</i> j	+	i	i	3	<i>Millettia zechiana</i> j	i		
<i>Celtis zenkeri</i> j	i	i	1	3	<i>Monodora tenuifolia</i> j	i		
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	i	+	i	3	<i>Rourea coccinea</i>	i		
<i>Uvaria chamae</i> j	i	i	+	3	<i>Pericopsis laxiflora</i>	i		
<i>Neuropeltis prevostioides</i> j	i	i	+	3	<i>Dioclea reflexa</i> j	i		
					<i>Diospyros vignei</i>	i		
					<i>Marantochloa leucantha</i>	i		

**Tableau 4.7: Le *Dictyandro arborescentis* - *Diospyretum monbuttensis* ass. nov.**

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*	12	CP	CP
Numéros d'ordre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*	12		
Numéros des relevés	6	76	60	64	71	4	69	73	56	75	65*	44		
Age de la jachère (années)	30	29	26	27	25	-	-	-	-	-	-	-	27,4	-
Nombre d'espèces/relevés	83	90	88	89	98	114	116	110	112	117	113	110	5	7
Recouvrement (%) total/moyen	75	70	70	65	70	85	85	90	90	90	90	75	70	86,4
Richesse spécifique moyenne													89,6	113

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces sous-arbustives**

<i>Turraea heterophylla</i>				i		1	1	1	1	1	1	+	I	V
<i>Connarus africanus</i>						+	+	+	+	+	+	2		V
<i>Vangueriella spinosa</i>	+					i	+	+	i	+	+	+	I	V
<i>Anchomanes difformis</i>	+	1				1	1	1	1	1	1	1	II	V
<i>Hugonia afzelii</i>			i			+	+	+	i	+	+	+	I	V
<i>Diospyros monbuttensis</i>						2	1	1	+	+	1			V
<i>Dictyandra arborescens</i>						i	i	i	i	i	i			V
<i>Rourea coccinea</i>						+	+	+	+	+	+			V
<i>Sorindeia warneckei</i>						+	+	+	i	+	+			V
<i>Oxyanthus unilocularis</i>						i	i	i	i	i	i			V
<i>Excoecaria guineensis</i>			+			+		+	i	+	i	i	I	V
<i>Olox gambecola</i>						i	i	+		i	+	+		V
<i>Euadenia trifoliolata</i>		i	i			+		i	i	i	i	i	II	V
<i>Baissea multiflora</i>							+	+	i	+	+			IV
<i>Diospyros vignei</i>		i				i	i	i		i	+		I	IV
<i>Eugenia salacioides</i>							1	1	1		1	+		IV
<i>Rothmannia longiflora</i>			+				i	i	+	i	i		II	IV
<i>Dracaena mannii</i>						+	i			i	i			III
<i>Carpolobia lutea</i>									i	i	i	i		III
<i>Ritchiea capparoides</i>									i	i	i	i		III

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Ehretia trachyphylla</i> j						+	+	+	+	+	+	3		V
<i>Celtis philippensis</i> j						i	i	i	i	i	i	+		V
<i>Isolona campanulata</i> j						+	+	+	i	+	+	+		V
<i>Landolphia dulcis</i> j						+	+	+	+	+	+	+		V
<i>Salacighia letestuan</i> j						1		+	+	1	+	i		V
<i>Cola gigantea</i> j						+	+	+	+	+	+	+		V
<i>Montandra guineensis</i> j						+	+	+	+	+	+			V
<i>Pouteria alnifolia</i> j						i	i	i	+	i	i			V
<i>Flagellaria guineensis</i> j						+	i	+	+	i	+			V
<i>Spondias mombin</i> j						i	i	i	i	i	i			V
<i>Aganope leucobotrya</i> j						i	i	+	i	i	i			V
<i>Crossostemma laurifolium</i> j						i	i	i	i	i	i			V
<i>Triclisia subcordata</i> j						i	i	i	i	+	i	i		V
<i>Neuropeltis prevosteoides</i> j						+		1	2	+	2			IV
<i>Rinorea welwitschii</i> j		+			i		i	i		+	i	+	II	IV
<i>Dennettia tripetala</i> j		i				+	i	i		i	i		I	IV
<i>Salacia pallescens</i> j						i	i	i	i		i			IV
<i>Scotellia klaineana</i> j						i	i	i		i	i			IV
<i>Artabotrys insignis</i> j							+	+	+	+	+			IV
<i>Zanthoxylum lepreurii</i> j	+						+				1	i	I	III
<i>Uvaria ovata</i> j					+	1	i				1	2	I	III
<i>Cuerva macrophylla</i> j							+	1	+	+				III
<i>Albizia ferruginea</i> j							i	i	+		i			III
<i>Strychnos afzelii</i> j						i		+		i	i			III
<i>Aganope lucida</i> j						i				i	+			III
<i>Amorphophallus johnsonii</i> j										i	i	+		III

**Espèces différentielles de la forme fragmentaire**

<i>Cissus producta</i> j	+	1	+	+	+									V
<i>Manotes expansa</i> j	+	+	+	+	+									V
<i>Raphiostylis beninensis</i>	i	i	i	i	i									V
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	+	+	+	+	+							+		V
<i>Landolphia landolphioides</i> j	+	+	+	i	+							+		V
<i>Blighia sapida</i> j	i	+	i	i	i		+		+	+	+			V



**Tableau 4.7 (suite et fin)**

<i>Pterygota macrocarpa</i> j	+	+		+	+	1	1	1	1	1	+	IV	V	
<i>Drypetes gilgiana</i> j		i	+	i	i	+	+	+	+	+	+	IV	V	
<i>Napoleonaea vogelii</i> j	i	i		+	i	+	+	+	+	i	+	IV	V	
<i>Dialium guineense</i> j	i	i		i	i	+	+	+	+	+	+	IV	V	
<i>Celtis zenkeri</i> j		i	i	i	i	i	i	i	i	i	+	IV	V	
<i>Salacia erecta</i> j	i	i		i	i	i	i	+	i	i	1	IV	V	
<i>Rinorea kibbiensis</i>		1	1	1	+	i	i	i	i	i	1	IV	V	
<i>Strychnos camptoneura</i> j	+		+	+	+	+	+	+	+	+	i	IV	V	
<i>Tapura fischeri</i> j	i	i	i		i	2	+	+	+	+	+	IV	V	
<i>Oxyanthus racemosus</i>	+		i	+	+	1	1	1	1	1	+	IV	V	
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	1	1		1		2	2	2	2	2	+	III	V	
<i>Flueggea virosa</i> j		+	i		+	i	+	+	i	+	+	III	V	
<i>Schebera arborea</i>		+		i	i	+	+	+	+	1	+	III	V	
<i>Cnestis ferruginea</i>			i	+	+	+	+	+	+	+	+	III	V	
<i>Pancovia bijuga</i> j			i	i	i	i	+	i	i	+	1	III	V	
<i>Acacia kamerunensis</i> j		1		2	2		1	2	1	1	2	+	III	V
<i>Mallotus oppositifolius</i>	1	2	1	+	1		2	i		+		V	III	
<i>Acridocarpus altenifolius</i>	i	+	+	i		+	+	i	i		+	IV	IV	
<i>Acridocarpus smeathmannii</i> j		+	+	+	+	+	+	+	i	+		IV	IV	
<i>Albizia glaberrima</i> j	i	i			i	i	i	+	i			III	IV	
<i>Chassalia kolly</i>	+	+	+			+	+	+	i		+	III	IV	
<i>Morinda morindoides</i> j			+	+	+	i	i	i	i		i	III	IV	
<i>Ventilago africana</i> j	i		+	+	+				+	+		IV	II	
<i>Strophanthus barteri</i>			+			i	+	+		+	+	I	IV	
<i>Zanthoxyum xanthoxyloides</i> j		i	i	i		i				i	i	III	III	
<i>Pyrenacantha vogeliana</i> j			+	i	i		i		+	+		III	III	
<i>Neuropeltis velutina</i> j	i	i							+		+	II	III	
<i>Zehneria gillettii</i>			+	+			i			+	i	II	III	
<i>Tiliacora dinklagei</i> j					+	i				i	i	I	III	
<i>Vangueriella vanguerioides</i> j						i	i		+		i		III	
<i>Pericopsis laxiflora</i>			+		+				+	+		II	II	
<i>Cissus petiolata</i> j			i		+		i				i	II	II	
<i>Baissea baillonii</i> j					i	i	i					I	II	
<i>Trichilia monadelphica</i> j			i		i						i	II	I	
<i>Salacia elegans</i> j			i		i		+					II	I	
<i>Adenia cissampeloides</i> j	1	1							i			II	I	
<i>Rytigyna canthioides</i> j			i		i						i	II	I	
<i>Hoslundia opposita</i>			i		i	+						II	I	
<i>Sterculia oblonga</i> j	i				i						i	II	I	
<i>Rungia guineensis</i>									+	+			II	
<i>Gongronema angolense</i> j									+	+			II	
<i>Ficus ottoniifolia</i> j										i			II	
<i>Dracaena ovata</i>						i					+		II	
<i>Aeglopsis chevalieri</i> j									i		+		II	
<i>Aptandra zenkeri</i> j						i			i				II	
<i>Psychotria peduncularis</i>						i					i		II	
<i>Mussaenda elegans</i> j						i	+						II	
<i>Ficus sagittifolia</i> j										i	+		II	
<i>Uvaria afzelii</i> j						i				i			II	
<i>Guibourtia ehi</i> j											+	+	II	
<i>Calycobolus heudelotii</i> j									i		+		II	
<i>Gardenia nitida</i> j						i		i					I	I
<i>Strychnos usambariensis</i>			+								+		I	I
<i>Garcinia afzelii</i> j			+								i		I	I
<i>Erythrococca anomala</i>	i					i							I	I
<i>Milicia excelsa</i> j	1							i					I	I
<i>Hunteria umbellata</i> j					+						+		I	I
<i>Antidesma venosum</i> j						i		i					I	I
<i>Diospyros viridicans</i> j	i								i				I	I
<i>Detarium senegalense</i> j						+		i					I	I
<i>Amphimas pterocarpoides</i>			i							i			I	I
<i>Salacia owabiensis</i> j						i					i		I	I
<i>Sphenocentrum jollyanum</i>						+					i		I	I
<b>Accidentelles</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>12</b>		



Le *Dictyandro arborescentis* - *Diospyretum monbuttensis* ass. nov. (Tabl. 4.7 : col. 6-12, holotype : col. 11) du sous-bois des forêts anciennes de terre ferme est typiquement sciaphile et ombrophile (Fig. 4.7), à l'instar du sous-bois des forêts sempervirentes (Taylor, 1960 ; Schenell, 1952, 1971 & 1976 ; Dugerdil, 1970 ; Denguéadhé *et al.*, 2006). Son recouvrement moyen est de 86%. Ce sont parmi les espèces qui occupent en permanence cet étage inférieur de la forêt que se rencontrent les véritables sciaphytes (Whitmore, 1975). Leur faible point de compensation pour la photosynthèse et la dissémination des diaspores majoritairement par zoochorie en font une entité fonctionnelle originale (Alexandre, 1989 ; Riera, 1983). Les herbacées hautes, parmi lesquelles *Hypselodelphys violacea*, sont souvent éparées, mais en populations denses au niveau des taches de lumière (Schnell, 1971 ; Paradis & Hounnon, 1977). Cette association semble très sensible aux perturbations, en particulier aux altérations du microclimat forestier induites par l'exploitation forestière. En effet, dans les stades de dégradation des forêts villageoises, on assiste à une disparition de la plupart des espèces caractéristiques au profit d'un nombre considérable d'espèces semi-héliophiles propres à cette strate et de régénérations de grands ligneux. Les changements floristiques sont suffisamment importants pour que l'on y voit une association végétale distincte de la précédente : le *Chaetacmo aristatae* - *Dracaenetum surculosae* ass. nov. (Tabl. 4.8, holotype : col. 2). Le recouvrement moyen (75%), comme la richesse spécifique (93 à 104) s'y infléchissent.



**Figure 4.7 :** Strate sous-arbustive d'une forêt ancienne sur sol ferrallitique (Cliché : J. Kassi)



**Tableau 4.8: Le *Chaetacmo aristatae* - *Dracaenatum surculosae* ass. nov**

Numéros d'ordre	1	2*	3	4	5	6	<b>CP</b>
Numéros des relevés	19	49*	54	50	79	52	
Age de la jachère (années)	-	-	-	-	-	-	-
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	94	98	103	94	92	97	<b>6</b>
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	80	75	75	70	70	80	<b>75</b>
Richesse spécifique moyenne							96,3

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces sous-arbustives**

<i>Stephania dinklagei</i>	i	2	i	i	i	+	<b>V</b>
<i>Dracaena surculosa</i>	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Chaetacme aristata</i>	2	i		1	+	+	<b>IV</b>
<i>Holoptelea grandis</i>	+		+		1	i	<b>IV</b>
<i>Amphimas perocarpoides</i>		i	i		i	i	<b>IV</b>

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Ximения americana</i> j	i	+	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Apodostigma pallens</i> j	+	i	i	+	i	i	<b>V</b>
<i>Terminalia superba</i> j	+	i		+	+	+	<b>V</b>
<i>Salacia owabiensis</i> j	i	i		i	i	i	<b>V</b>

**Espèces différentielles**

<i>Tiliacora dinklagei</i> j	+	i	i	+	i	i	<b>V</b>
<i>Sterculia oblonga</i> j	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Sphenocentrum jollyanum</i>	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Albizia zygia</i> j	+	+	+	i	+	+	<b>V</b>
<i>Ficus sagittifolia</i> j	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Uvaria afzelii</i> j	i	i	+	i	i	i	<b>V</b>
<i>Chasmanthera dependens</i> j	i	+	i	i	+	i	<b>V</b>
<i>Dalbergia hostilis</i> j	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Allophylus africanus</i> j	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Dioclea reflexa</i> j	i	i	i	+	i	i	<b>V</b>
<i>Cordia senegalensis</i> j	i	i	i	i	i	i	<b>V</b>
<i>Newbouldia laevis</i> j	i	i	i	i	i		<b>V</b>
<i>Rothmannia urcelliformis</i>	i	i	i	i	i		<b>V</b>
<i>Hypselodelphys violacea</i>	3	2	2	3	1	2	<b>V</b>
<i>Microdesmis keayana</i>	1	2	3	2	2	2	<b>V</b>
<i>Olaх subscorpioidea</i> j	i	3	2	3	3	1	<b>V</b>
<i>Loeseneriella rowlandii</i> j		1	1	1	1	2	<b>V</b>
<i>Albertisia scandens</i>	i	1	i	i		i	<b>IV</b>
<i>Albizia adianthifolia</i>		+	+	+	+		<b>IV</b>
<i>Lannea nigritana</i> j		i	i	i		i	<b>IV</b>
<i>Croton hirtus</i>		+	+		+	+	<b>IV</b>
<i>Guibourtia ehi</i> j	i	+	+			+	<b>IV</b>
<i>Adenia lobata</i> j	i	+	i	i			<b>IV</b>
<i>Chlorophytum orchidastrum</i>	i	i		i		+	<b>IV</b>
<i>Calycobolus heudelotii</i> j		i	1	1		i	<b>IV</b>
<i>Grewia mollis</i>			i	+	+		<b>III</b>

**Espèces compagnes**

<i>Calycobolus africanus</i> j	3	3	3	3	3	3	<b>V</b>
<i>Campylostemon warnerckeanum</i>	3	3	3	3	3	3	<b>V</b>
<i>Cola caricaefolia</i> j	3	3	3	3	3	3	<b>V</b>
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	2	+	2	2	2	2	<b>V</b>
<i>Mansonia altissima</i> j	2	2	2	2	2	3	<b>V</b>
<i>Olyra latifolia</i>	2	3	3	2	2	3	<b>V</b>
<i>Teclea verdoorniana</i> j	2	2	2	2	2	2	<b>V</b>
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> j	2	2	2	2	2	+	<b>V</b>
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	1	1	+	1	1	+	<b>V</b>
<i>Antiaris africana</i> j	1	1	1	1	1	1	<b>V</b>
<i>Neuropeltis acuminata</i>	1	1	1	1	1	1	<b>V</b>

**Tableau 4.8 (suite)**

<i>Mallotus oppositifolius</i>	+	+	1	+	+	1	V
<i>Tricalysia pallens</i> j	i	+	+	+	+	+	V
<i>Baphia pubescens</i> j	i	i	+	+	+	+	V
<i>Diospyros heudelotii</i>	+	+	+	i	+	+	V
<i>Pouteria alnifolia</i> j	+	i	+	+	+	+	V
<i>Montandra guineensis</i> j	+	+	+	+	+	2	V
<i>Pancovia bijuga</i> j	+	+	+	+	+	+	V
<i>Chassalia kolly</i>	+	+	+	+	+	+	V
<i>Flagellaria guineensis</i> j	+	+	i	+	+	i	V
<i>Sterculia tragacantha</i> j	+	+	+	+	i	+	V
<i>Uvariadendron occidentalis</i>	1	+	+	i	+	+	V
<i>Xylopi parviflora</i>	+	+	+	+	+	+	V
<i>Monodora tenuifolia</i>	+	+	+	+	+	+	V
<i>Uvaria chamae</i> j	+	+	+	+	+	+	V
<i>Corynanthe pachyceras</i> j	+	+	+	+	+	i	V
<i>Celtis zenkeri</i> j	+	i	+	+	+	+	V
<i>Salacia erecta</i> j	i	+	+	+	+	+	V
<i>Zanthoxylum chevalieri</i> j	+	+	+	+	+	+	V
<i>Drypetes gilgiana</i> j	i	i	i	i	i	i	V
<i>Pterygota macrocarpa</i> j	+	+	+	+	+	+	V
<i>Salacia baumanii</i> j	i	+	i	i	+	i	V
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	+	+	+	+	i	i	V
<i>Argomuelleria macrophylla</i>	i	i	i	+	i	i	V
<i>Schebera arborea</i>	+	i	i	i	+	+	V
<i>Rinorea kibbiensis</i>	i	i	i	+	i	i	V
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	+	i	i	+	+	+	V
<i>Cnestis ferruginea</i>	+	+	i	+	+	+	V
<i>Morinda morindoides</i> j	i	i	i	i	i	i	V
<i>Hugonia afzelii</i>	i	+	i	i	i	+	V
<i>Cola gigantea</i> j	i	i	+	i	i	i	V
<i>Combretum racemosum</i> j	i	i	i	i	i	i	V
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	i	i	i	i	i	i	V
<i>Strophanthus hispidus</i> j	i	i	+	i	i	i	V
<i>Azelia africana</i>	1	1	1	1	+		V
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	i	+	+	i	i		V
<i>Ceiba pentandra</i> j		1	1	+	1	1	V
<i>Tapura fischeri</i> j	i	i	+	i	i	i	V
<i>Vitex rivularis</i> j	+	i	+	i	+		V
<i>Eugenia salacioides</i>		1	1	1		1	IV
<i>Anchomanes difformis</i>	+			+	+	+	IV
<i>Artabotrys insignis</i> j		+	i	i		i	IV
<i>Cuerva macrophylla</i> j	i	i	i			i	IV
<i>Manotes expansa</i> j			i	i	i	i	IV
<i>Chlorophytum inornatum</i>			i	i	i		IV
<i>Oxyanthus racemosus</i>	+		+		+	+	IV
<i>Hildegardia barteri</i>		+	+		+	+	IV
<i>Acacia kamerunensis</i> j		1	1		1	1	IV
<i>Cissus petiolata</i> j	+	i	i		i		IV
<i>Ventilago africana</i> j	+	+				+	III
<i>Pyrenacantha vogeliana</i> j		i				i	II
<i>Strophanthus barteri</i>	+					i	II
<i>Vangueriella spinosa</i>	+		+				II
<i>Vangueriella vanguerioides</i> j	+				i		II
<i>Rungia guineensis</i>				i		i	II
<i>Lasiodiscus mildbraedii</i> j		+				i	II
<i>Flueggea virosa</i> j	+					i	II
<i>Psilanthus mannii</i> j		+				+	II
<i>Pergularia daemia</i> j			i	+			II
<i>Chromolaena odorata</i>			+			i	II
<b>Accidentelles</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	

**Tableau 4.9: Le *Crotonogyno chevalierii* – *Gardenietum nitidae* ass. nov. prov.**

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	46	80	62	
Age de la jachère (années)	-	-	-	-
Nombre d'espèces/relevés	71	70	68	3
Recouvrement (%) total/moyen	80	90	85	85
Richesse spécifique moyenne				69,7

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces sous-arbustives**

<i>Gardenia nitida</i>	2	+	1	3
<i>Didymosalpinx abbeokutae</i>	i	1	1	3
<i>Dracaena ovata</i>	+	+	+	3
<i>Crotonogyno chevalieri</i>	2		2	2
<i>Rungia guineensis</i>	+	+		2

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Cynometra megalophylla</i> j	4	4	1	3
<i>Cuviera nigrescens</i>	1	1	1	3
<i>Erythroxylum emarginatum</i> j	1	+	1	3
<i>Drypetes floribunda</i> j	+	+	+	3
<i>Okoubaka aubrevillei</i> j	+	i	i	3
<i>Euadenia eminens</i> j	i	i	i	3
<i>Tetracera alnifolia</i> j	i	i	i	3
<i>Strychnos usambarensis</i> j	i	i	i	3
<i>Lasiodiscus mildbraedii</i> j	1	1		2
<i>Rothmannia whitfieldii</i>	+	+		2
<i>Garcinia afzelii</i> j	+	+		2
<i>Keetia leucantha</i>		i	i	2
<i>Gongronema angolense</i> j	i		i	2

**Espèces compagnes**

<i>Hypselodelphys violacea</i>	3	3	3	3
<i>Olyra latifolia</i>	2	3	3	3
<i>Mansonia altissima</i> j	2	2	2	3
<i>Oxalis subscorpioides</i> j	2	2	2	3
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	2	2	2	3
<i>Teclaea verdoorniana</i> j	2	2	2	3
<i>Calycobolus africanus</i> j	2	2	2	3
<i>Campylostemon warnerckeanum</i>	2	i	2	3
<i>Antiaris africana</i> j	1	1	3	3
<i>Connarus africanus</i>	1	+	2	3
<i>Baphia pubescens</i> j	1	1	1	3
<i>Microdesmis keayana</i>	1	1	1	3
<i>Diospyros soubreana</i>	1	1	1	3
<i>Anchomanes difformis</i>	1	1	1	3
<i>Oxyanthus racemosus</i>	1	1	1	3
<i>Hunteria umbellata</i> j	1	1	1	3
<i>Cnestis corniculata</i> j	1	1	1	3
<i>Uvariadendron occidentale</i> j	1	1	1	3
<i>Strychnos afzelii</i> j	1	1	1	3
<i>Salacia chlorantha</i>	1	1	1	3
<i>Salacia elegans</i> j	1	1	1	3
<i>Dichapetalum madagascariense</i> j	1	1	i	3
<i>Trichilia priureana</i> j	+	2	+	3
<i>Zanthoxylum lepreurii</i> j	+	+	2	3
<i>Ehretia trachyphylla</i> j	+	2	+	3
<i>Xilopia parviflora</i> j	+	1	+	3
<i>Platysepalum hirsutum</i>	i	+	+	3
<i>Warneckea cinnamomoides</i>	+	+	+	3
<i>Milicia excelsa</i> j	+	+	+	3
<i>Secamone afzelii</i> j	+	+	+	3
<i>Aeglopsis chevalieri</i> j	+	+	+	3
<i>Sphenocentrum jollyanum</i>	+	+	+	3
<i>Dialium guineense</i> j	+	+	+	3
<i>Drypetes gilgiana</i>	+	+	+	3
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	+	+	+	3
<i>Diospyros heudelotii</i> j	+	+	+	3
<i>Strychnos camptoneura</i> j	+	+	+	3
<i>Tiliacora dinklagei</i> j	+	+	+	3
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	+	+	+	3
<i>Dracaena arborea</i> j	+	+	+	3
<i>Cuerva macrophylla</i> j	+	+	+	3
<i>Pouteria alnifolia</i> j	+	+	+	3
<i>Eugenia salacioides</i>	+	+	+	3
<i>Chrysophyllum welwitschii</i> j	+	+	+	3
<i>Landolphia heudelotii</i> j	i	+	+	3
<i>Deinbollia pinnata</i> j	+	+	+	3
<i>Capparis biloba</i>	+	+	+	3
<i>Aidia genipiflora</i> j	+	+	+	3
<i>Grewia carpinifolia</i> j	+	+	+	3
<i>Dioscorea dumetorum</i> j	+	+	+	3
<i>Strophanthus hispidus</i> j	+	+	+	3
<i>Celtis zenkeri</i> j	+	+	+	3
<i>Salacia erecta</i> j	+	+	+	3
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	i	+	+	3

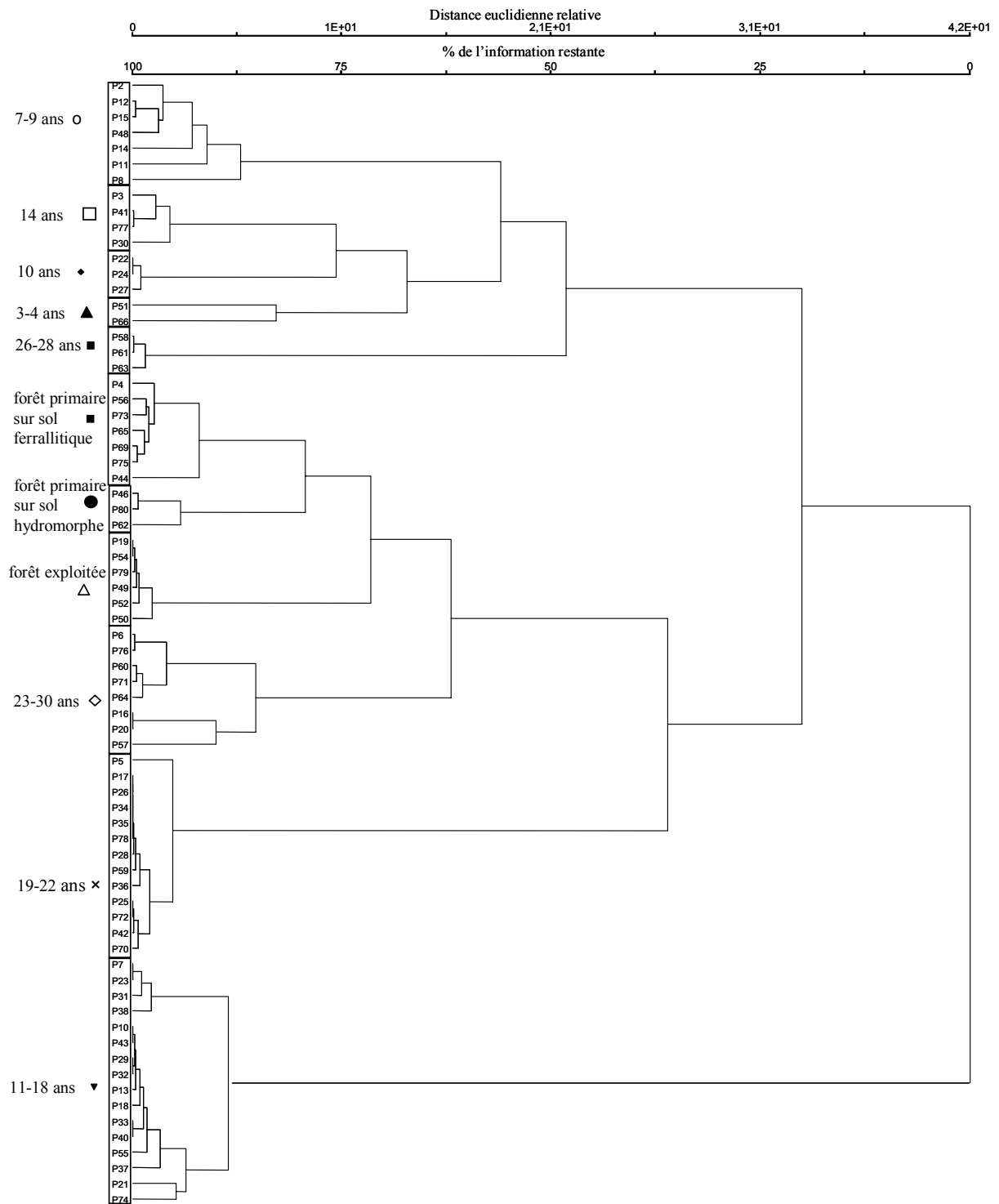
<i>Combretum grandiflorum</i> j	i	+	i	3
<i>Celtis philippensis</i> j	+	i	+	3
<i>Chasmanthera dependens</i> j	i	+	i	3
<i>Acacia kamerunensis</i> j	i	+	i	3
<i>Calycobolus heudelotii</i> j	i	i	+	3
<i>Isolona campanulata</i> j	+	i	i	3
<i>Tricalysia macrophylla</i> j	i	i	i	3
<i>Morinda morindoides</i> j	i	i	i	3
<i>Vitex rivularis</i> j	i	i	i	3
<i>Sterculia tragacantha</i> j	i	i	i	3
<i>Rinorea oblongifolia</i>	i	i	i	3
<i>Artabotrys insignis</i> j	i	i	i	3
<i>Triclistia subcordata</i> j	i	i	i	3
<i>Pyrenacantha vogeliana</i> j	i	i	i	3
<i>Landolphia landolphioides</i> j	i	i	i	3
<i>Salacighia letestuan</i> j	i	i	i	3
<i>Dalbergia hostilis</i> j	i	i	i	3
<i>Oxalis gambecola</i>	i	i	i	3
<i>Aphania senegalensis</i> j	i	i	i	3
<i>Elaeophorbium grandifolia</i> j	i	i	i	3
<i>Neuropeltis acuminata</i>	2		2	2
<i>Ficus sur</i> j	1			2
<i>Premna quadrifolia</i> j		+	+	2
<i>Grewia mollis</i>	+		+	2
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	+		+	2
<i>Morus mesozygia</i> j	+		+	2
<i>Flueggea virosa</i> j	+	+		2
<i>Rinorea welwitschii</i> j	+	+		2
<i>Chlorophytum orchidastrum</i>		+	i	2
<i>Chlorophytum inornatum</i>	+	i		2
<i>Vangueriella spinosa</i>	+	i		2
<i>Euadenia trifoliolata</i>	+	i		2
<i>Pericopsis laxiflora</i>	i	+		2
<i>Strophanthus barteri</i>	i	+		2
<i>Flagellaria guineensis</i> j	i		i	2
<i>Guibourtia ehi</i> j	i		i	2
<i>Newbouldia laevis</i> j		i	i	2
<i>Allophylus africanus</i> j	i	i		2
<i>Erythrocarpa anomala</i>	i	i		2
<i>Aganope lucida</i>	i	i		2
<i>Campylospermum flavum</i>	+		i	2
<i>Milletia zechiana</i> j	i		i	2
<i>Rinorea kibbiensis</i>		2		1
<i>Afzelia africana</i>		2		1
<i>Hugonia planchonii</i>	+			1
<i>Mallotus oppositifolius</i>	+			1
<i>Mussaenda elegans</i> j	+			1
<i>Ceiba pentandra</i> j			+	1
<i>Sarcocephalus latifolius</i> j			+	1
<i>Rothmannia urcelliformis</i>			+	1
<i>Montandra guineensis</i> j			+	1
<i>Salacia owabiensis</i> j	i			1
<i>Denmettia tripetala</i> j	i			1
<i>Momordica calabrei</i> j	i			1
<i>Excoecaria guineensis</i>	i			1
<i>Ventilago africana</i> j	i			1
<i>Ficus ovata</i>	i			1
<i>Pergularia daemia</i> j	i			1
<i>Oxyanthus formosus</i>	i			1
<i>Agelaea pentagyna</i>	i			1
<i>Hexalobus crisiflorus</i> j	i			1
<i>Penianthus palutinervis</i>	i			1
<i>Lannea welwitschii</i> j	i			1
<i>Crossostemma laurifolium</i> j	i			1
<i>Dracaena mamii</i>	i			1
<i>Pterygota macrocarpa</i> j	i			1
<i>Acridocarpus smeathmannii</i> j	i			1
<i>Diospyros vignei</i>	i			1
<i>Vangueriella vanguerioides</i> j	i			1
<i>Amorphophallus johnsonii</i> j	i			1
<i>Aptandra zenkeri</i> j	i			1
<i>Antidesma venosum</i> j	i			1
<i>Eriosema griseum</i> var. <i>togoense</i>	i			1
<i>Robinsia glabra</i> j	i			1
<i>Celtis mildbraedii</i> j			i	1
<i>Chassalia kolly</i>			i	1
<i>Uvaria ovata</i> j			i	1

Enfin, sur sol hydromorphe, malgré le faible nombre de relevés, apparaît un ensemble très homogène d'espèces spécialisées, qui nous permet de définir provisoirement un *Crotonogyno chevalierii* – *Gardenietum nitidae* ass. nov. prov. (Tabl. 4.9). Celui-ci partage avec les forêts de terre ferme un certain nombre d'espèces sciaphiles et ombrophiles, mais possède en plus un groupe d'espèces inféodé aux forêts riveraines (e.g. *Gardenia nitida*, *Didymosalpinx abbeokutae*) ou inondables (e.g. *Cynometra megalophylla*, *Lasiodiscus mildbraedii*), à croissance très lente (Grime, 1965 ; Alexandre, 1982b ; Hladik & Blanc, 1987 ; Riera & Alexandre, 1988).

#### 4.3.3 Synusies arbustives basses (strate S<sub>2</sub>)

Ces synusies commencent à se développer dès la troisième année de jachère, avec l'émergence de ligneux héliophiles à croissance rapide, qui n'auront d'ailleurs pas leur optimum dans cette strate, e.g. *Ficus exasperata*, *Sterculia tragacantha*, *Antiaris africana*. Le dendrogramme issu de la CH (Fig. 4.8) a été coupé à une distance relative de 7,5 (81% de l'information restante), ce qui aboutit à la distinction de 11 groupes. Ceux-ci sont dispersés dans le plan factoriel défini par les 2 premiers axes de la DCA, sans que l'on puisse mettre en évidence un gradient de maturité (Fig. 4.9).

Les 4 premiers groupes font partie d'un même cluster et rassemblent les relevés des jachères jeunes ( $\leq 14$  ans). Les 2 relevés des jachères les plus jeunes (3 et 4 ans) constituent le premier groupe. Ils sont dispersés dans le plan factoriel, tandis que les autres se concentrent vers l'origine de l'axe 1, avec des scores moyens sur l'axe 2. Les espèces pionnières pré-citées s'associent rapidement avec d'autres espèces de l'ensemble de l'avenir, comme *Albizia zygia* et *A. adianthifolia*, *Anthocleista djalonensis*, *Morinda morindoides*, *Periploca nigrescens*, etc., mais la strate S<sub>2</sub> reste très discontinue, si bien que l'on peut considérer que nous sommes en présence de formes fragmentaires paucispécifiques d'une association végétale ayant son optimum dans les stades ultérieurs (Tabl. 4.10 : col. 1-16). La relative dispersion des relevés dans le plan factoriel indique le caractère stochastique des premiers stades de la recolonisation, qui se font au gré des processus de dispersion des espèces du voisinage et d'expression des banques de graines du sol. Selon Kahn (1982), les modalités de développement de ces héliophytes pionnières conditionnent le devenir des jachères. Ils favorisent le bon développement des autres héliophytes (semi-



**Figure 4.8: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 72 relevés des synusies arbustives basses ( $S_2$ ).** Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.9).

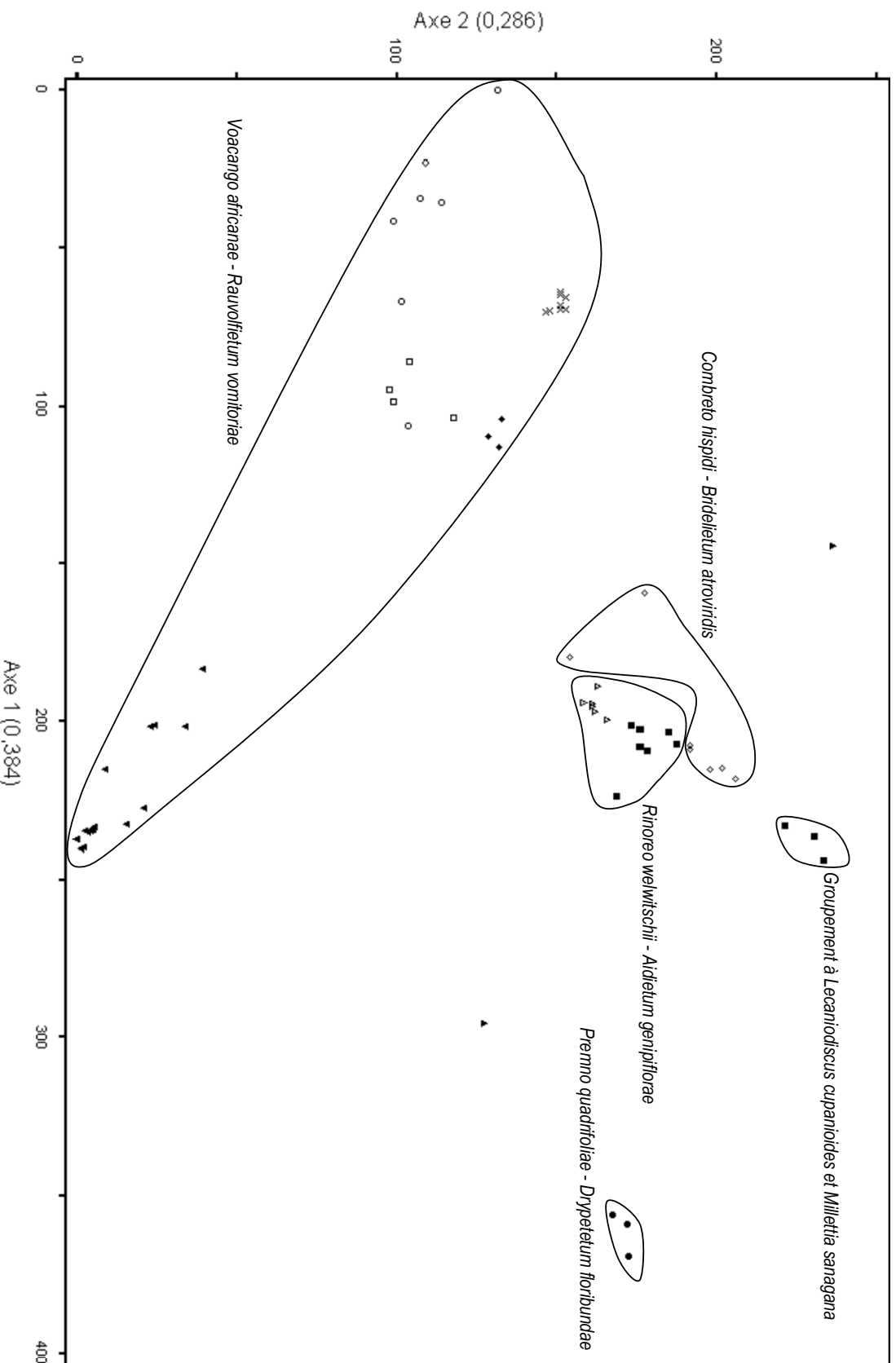


Figure 4.9: Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arborescentes basses (S<sub>2</sub>). Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les associations végétales ou groupements finalement retenus.







tolérants et tolérants) qui se développeront sous leur couvert. De plus, ces espèces servent de support aux plantes grimpantes dont le rôle est déterminant dans la régénération forestière (Rollet, 1983 ; Bertault, 1986 ; Schnitzer & Bonger, 2002 ; Schnitzer *et al.*, 2000, 2001). Les lianes peuvent en effet avoir soit un rôle négatif (leur grand nombre peut infliger des traumatismes aux jeunes arbres), soit un rôle positif (favorisant l'installation des essences sciaphiles forestières).

Ce n'est que vers l'âge de 15 ans que la communauté arbustive moyenne commence à s'enrichir des espèces et, plus tard, d'autres espèces trouvant leur optimum dans ce compartiment s'y développent très progressivement, *e.g. Rauvolfia vomitoria, Baissea baillonii*.

Le cinquième groupe issu de la CH forme un ensemble très compact dans le plan factoriel, mais d'un point de vue synfloristique, il est surtout caractérisé par des espèces de l'ensemble de l'avenir, *e.g. Mesoneuron benthamianum, Neuropeltis prevosteoides, Dichapetalum madagascariense, Anthocleista djalonensis* (Tabl. 4.10 : col. 17-32). La richesse spécifique observée par relevé est de 25 à 45 espèces, pour un recouvrement moyen encore faible. Ceci le rapproche du groupe suivant, pourtant très nettement séparé par la CH et la DCA, mais qui rassemble les relevés des jachères âgées de 19 à 22 ans. On peut alors l'interpréter comme une variante héliophile d'une association originale, le *Voacango africanae - Rauvolfietum vomitoriae* ass. nov. (Tabl. 4.10 : col. 33-45, holotype : col. 36), qui n'atteint son optimum que vers l'âge de 20 ans. Elle s'est enrichie de quelques sciaphytes longévives de la forêt primaire (*e.g. Baphia pubescens, Rinorea welwitschii, Teclea verdoorniana*), en phase de reconstitution progressive. Le recouvrement atteint, avec 60%, son maximum pour cette strate.

Pour les jachères âgées (plus de 23 ans), la CH et la DCA montrent très nettement une convergence vers la végétation des forêts anciennes, témoignant de la maturation de ce compartiment. D'importants changements floristiques se sont opérés par rapport à l'association précédente, notamment sous l'influence de l'ombrage apporté par le développement des ensembles structuraux supérieurs (S<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> et A<sub>1</sub>). On peut y voir une nouvelle association, le *Combretum hispidi - Bridelietum atroviridis* ass. nov. (Tabl. 4.11, holotype : col. 2), dominée par des espèces cicatriciennes durables ou nomades longévives (*e.g. Trichilia prieureana, Olax subscorpioidea, Uvariadendron occidentale*). Le recouvrement moyen varie de 35 à 50 %, pour une richesse spécifique de 34 à 50.



En liaison dynamique avec cette dernière association, la CH et la DCA isolent un ensemble de 3 relevés formant un groupement spécifiquement plus riche, se différenciant positivement par le recouvrement important des arbustes de milieux dégradés (e.g. *Millettia zechiana*, *Albizia glaberima*) et de certaines lianes (e.g. *Sarcocephalus latifolius*, *Dalbergia afzeliana*). Le recouvrement moyen est aussi plus faible (35%). Ce « groupement à *Lecaniodiscus cupanioides* et *Millettia sanagana* » peut être assimilé à un faciès de dégradation de l'association précédente, lié à des forêts secondaires dont le sous-bois a été récemment exploité de manière extensive (Tabl. 4.12).

Les forêts anciennes forment un ensemble très homogène, avec une séparation très nette des 3 groupes distingués par la CH. En position intermédiaire, on peut d'abord reconnaître une combinaison spécifique caractérisant les forêts anciennes non exploitées sur sol ferrallitique, très largement dominée par des individus juvéniles des ensembles structuraux supérieurs. Seules quelques espèces de lianes ou d'arbustes ont réellement leur optimum dans cette strate (e.g. *Aidia genipiflora*, *Scheberia arborea*, *Rinorea welwitschii*) permettant de définir un *Rinoreo welwitschii* - *Aidietum genipiflorae* ass. nov. (*typicum*, tableau 4.13 : col. 1-7, holotype : col. 3), association sempervirente sciaphile du sous-bois se développant sous un microclimat intraforestier proche de celui des forêts sempervirentes (Avit *et al.*, 1999). Le recouvrement moyen atteint 46% pour une richesse spécifique moyenne de 45 espèces.

Le groupe des relevés de forêts exploitées montre des scores plus bas sur l'axe 2 : on assiste à la disparition ou à la régression d'un nombre important d'espèces sciaphiles, au profit de lianes ou d'arbustes semi-héliophiles, inféodées aux ouvertures. Selon Hladik (1982), il n'y a pas de similitude entre les phénomènes de restauration interne d'une forêt non perturbée et les phénomènes de reconstitution d'une forêt exploitée ; la différenciation floristique est en effet ici très nette, si bien que l'on peut élever cette forme dégradée au rang de sous-association : *aganopetosum leucidae* subass. nov. (Tabl. 4.13 : col. 8-13, holotype : col. 9).

Les relevés de forêts « primaires » sur sol hydromorphe présentent les scores les plus élevés sur l'axe 1 : la végétation diffère significativement de celle des forêts de terre ferme, même si elle partage un certain nombre d'espèces compagnes. Dans l'attente d'un nombre suffisant de relevés, nous considérerons provisoirement cette communauté comme une association originale, le *Premno quadrifoliae* - *Drypetetum floribundae* ass. nov. prov. (Tabl. 4.14).

**Tableau 4.12 : Le groupement à *Lecaniodiscus cupanioides* et *Millettia sanagana***

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	58	61	63	
Age de la jachère (années)	28	26	28	27,3
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	<b>46</b>	<b>40</b>	<b>49</b>	<b>3</b>
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	40	30	35	<b>35</b>
Richesse spécifique moyenne				45

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces arbustives basses**

<i>Millettia sanagana</i>	3	2	+	<b>3</b>
<i>Lecaniodiscus cupanioides</i>	2	1	+	<b>3</b>
<i>Sarcocephalus latifolius</i>	+	+	1	<b>3</b>
<i>Grewia capinifolia</i>	+	1	i	<b>3</b>
<i>Dalbergia afzeliana</i>	+	+	+	<b>3</b>
<i>Phyllanthus muellerianus</i>	i		i	<b>2</b>

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Albizia glaberrima</i> j	+	3	3	<b>3</b>
<i>Trilepisium madagascariense</i> j	1	2	1	<b>3</b>
<i>Campylostemon warnerckeanum</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Uvaria ovata</i> j	+	+	1	<b>3</b>
<i>Calycobolus africanus</i> j	1	+	+	<b>3</b>
<i>Ehretia trachyphylla</i> j	1	+	+	<b>3</b>
<i>Combretum racemosum</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Bombax costatum</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Cissus aralioides</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Strychnos camptoneura</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Alafia barteri</i> j		1	2	<b>2</b>
<i>Majidea fosteri</i> j	+		1	<b>2</b>
<i>Cynometra megalophylla</i> j	+		+	<b>2</b>
<i>Allophylus africanus</i> j		+	+	<b>2</b>
<i>Ficus vogeliana</i> j	+		+	<b>2</b>
<i>Diospyros viridicans</i> j	i		+	<b>2</b>
<i>Acridocarpus smeathmannii</i> j		i		<b>1</b>

**Espèces compagnes**

<i>Ochthocosmus africanus</i>	2	1	2	<b>3</b>
<i>Combretum grandiflorum</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Anthocleista djalensis</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Trichilia prieureana</i> j	1	+	1	<b>3</b>
<i>Celtis mildbraedii</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Millettia zechiana</i> j	i	+	2	<b>3</b>
<i>Cola gigantea</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Mondia whitei</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Morinda lucida</i>	+	+	+	<b>3</b>
<i>Detarium senegalense</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Baphia pubescens</i> j	+	i	i	<b>3</b>
<i>Landolphia landolphioides</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Cissus petiolata</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Flagellaria guineensis</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Neuropeltis velutina</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Ficus exasperata</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Dalbergia hostilis</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Trichilia monadelphica</i> j	3		3	<b>2</b>
<i>Piptadeniastrum africana</i> j	1		1	<b>2</b>
<i>Baissea baillonii</i>	1		1	<b>2</b>
<i>Tapura fischeri</i> j	+	1		<b>2</b>
<i>Tetrapleura tetraptera</i> j	+	1		<b>2</b>
<i>Ficus sagittifolia</i> j	i		i	<b>2</b>
<i>Alstonia boonei</i> j			1	<b>1</b>
<i>Capparis biloba</i> j			1	<b>1</b>
<i>Cnestis ferruginea</i> j			1	<b>1</b>
<i>Teclea verdoorniana</i> j			+	<b>1</b>
<i>Afzelia africana</i> j		1		<b>1</b>
<i>Margaritaria discodea</i> j	+			<b>1</b>

**Tableau 4.13 : Le *Rinorea welwitschii* - *Aidietum genipiflorae* ass. nov.**

Numéros d'ordre	1	2	3*	4	5	6	7	8	9*	10	11	12	13	CP	CP
Numéros des relevés	4	56	73*	65	69	75	44	19	54*	79	49	52	50	-	-
Age de la jachère (années)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	55	46	47	26	43	42	53	39	42	39	41	43	38	7	6
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	60	50	45	40	50	45	35	45	45	35	40	45	35	45	40
Richesse spécifique moyenne														46	41
<b>Combinaison spécifique caractéristique</b>															
<b>Espèces arbustives basses</b>															
<i>Rinorea welwitschii</i>	+	i	i	i	i	i	+	+	i	i	i	+	i	V	V
<i>Aidia genipiflora</i>	i	i	i	+	i	+								V	I
<i>Schreberia arborea</i>		+	i		+									II	
<i>Drypetes floribunda</i>						+	1								
<b>Stades juveniles d'autres ligneux</b>															
<i>Celtis mildbraedii</i> j	2	2	2	2	2	2	1							V	
<i>Trichilia prieureana</i> j	2	2	2	2	2	2	2							V	
<i>Celtis zenkeri</i> j	1	1	1	1	1	1	2							V	
<i>Corynanthe pachycera</i> j	1	1	1	+	1	1	1							V	
<i>Morus mesozygia</i> j	1	+	1	1	1	1	+							V	
<i>Trilepisium madagascariense</i> j	+	+	+	1	+	+	2							V	
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	+	+	+	i	i	i	1							V	
<i>Diospyros heudelotii</i> j	+	+	+	i	+	+								V	
<i>Dalbergia hostilis</i> j	i	i	i	i	i	i	i							V	
<i>Neuropeltis acuminata</i> j	+	+	+	+	+	+								V	
<i>Vangueriella vanguerioides</i> j	i	1	i	+			i				i			IV	I
<i>Anthonota macrophylla</i> j	2		2	2	2	2								IV	
<i>Calycobolus africanus</i> j	1	+	1	+			+							IV	
<i>Landolphia landolphioides</i> j		1		1	1	1	+							IV	
<i>Tetrapleura tetraptera</i> j		+	1		1	1								III	
<i>Salacia chlorantha</i> j	i		+	+	+									III	
<i>Salacia owabiensis</i> j	i		i	+	i									III	
<i>Dichapetalum madagascariense</i> j	i		i	i										II	
<i>Holarrhena floribunda</i>		1	i	+										II	
<i>Dioclea reflexa</i> j	i		1											II	
<i>Blighia sapida</i> j	i					1								II	
<i>Ehretia trachyphylla</i> j	+						1							II	
<i>Entada rheedei</i> j		+					+							II	
<i>Gymnema sylvestris</i> j	i	+												II	
<b>Espèces différentielles de la sous-association <i>aganopetosum lucidae</i></b>															
<i>Salacia baumanii</i> j	i						1	+	+	+	+	+	1	II	V
<i>Albizia zygia</i> j		1					i	1	1	1	+	i	2	II	V
<i>Cola gigantea</i> j							+	+	i	i	i	+	+	I	V
<i>Dialium guineense</i> j							1	1	1	1	1	2	1	I	V
<i>Morinda morindoides</i> j							1	2	1	1	2	1	1	I	V
<i>Monodora tenuifolia</i>								1	2	2	1	1	2	I	V
<i>Aganope lucida</i>								+	1	1	i	i	1	I	V
<i>Ochtocosmus africanus</i>								i	i	+	i	i	+	I	V
<i>Apodostigma pallens</i> j								1	i	i	1	1	i	I	V
<i>Neuropeltis velutina</i> j								i	+	i	+	i	i	I	V
<i>Pouteria alnifolia</i> j								+	i	+	i	i	i	I	V
<i>Newbouldia laevis</i> j								i	i	i	+	i	i	I	V
<i>Ficus exasperata</i> j								i	+	i	i	i	i	I	V
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j							+	i	i	i	i	i	i	I	IV
<i>Smilax anceps</i> j								1		1	1	1	1	I	IV
<i>Christiana africana</i>									i	i	i	i	i	I	IV
<i>Combretum racemosum</i> j								i	1		1	1	i	I	IV
<i>Terminalia superba</i> j											i	i	i	III	
<b>Espèces compagnes</b>															
<i>Olax subscorpioides</i> j	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	V	V
<i>Teclea verdoorniana</i> j	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	1	2	2	V	V
<i>Cola caricaefolia</i> j	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	V	V
<i>Ceiba pentandra</i> j	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	V	V
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	2	2	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	V	V
<i>Mansonia altissima</i> j	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	V	V
<i>Antiaris africana</i> j	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	i	V	V
<i>Baphia pubescens</i> j	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	V	V
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1	V	V
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	V	V
<i>Montandra guineensis</i> j	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V
<i>Uvaria afzelii</i> j	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	2	V	V
<i>Napoleonaea vogelii</i>	+	+	+	i	+	i	+	i	+	1	+	+	+	V	V
<i>Calycobolus heudelotii</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V
<i>Spondias mombin</i> j	i	i	i	i	i	+	i	i	i	i	+	i	i	V	V
<i>Allophylus africanus</i> j	i	i	+	i	i	i	i	i	i	i	+	i	i	V	V
<i>Sterculia tragacantha</i> j	1	1	1	2	1	1		i	2	i	1	+	+	V	V
<i>Dracaena arborea</i> j	+	1	+	+	+	+		i	i	i	+	i	i	V	V
<i>Pterygota macrocarpa</i> j	+	+	+	+	+	+		i	+	i	+	+	+	V	V
<i>Mondia whitei</i> j		1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	IV
<i>Piptadeniastrum africanum</i> j	+	+	i	1	+	+			i	+	+	+	+	V	IV
<i>Vitex rivularis</i> j	1	1	2	1	1	1	2	+	+			+	+	V	IV
<i>Millettia zehiana</i> j	1	2	1	1	2				+	2	2	2	2	IV	IV
<i>Alstonia boonei</i> j	1			1	1							i	1	II	II
<i>Pyrenacantha vogeliana</i>		i				i						i		II	I
<i>Tapura fischeri</i> j	1							i	i					I	II
<i>Albizia adianthifolia</i> j							+				i			I	I
<i>Alafia barteri</i> j						i				i				I	I
<b>Accidentelles</b>	<b>7</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>		

**Tableau 4.14 : Le *Premno quadrifoliae* - *Drypetetum floribundae* ass. nov. prov.**

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	46	62	80	
Age de la jachère (années)	-	-	-	-
Nombre d'espèces/relevés	44	45	47	3
Recouvrement (%) total/moyen	50	45	40	45
Richesse spécifique moyenne				45

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces arbustives basses**

<i>Drypetes floribunda</i>	2	2	2	3
<i>Premna quadrifolia</i>	+	+	+	3
<i>Ehretia trachyphylla</i> j	+	+	+	3
<i>Majidea fosteri</i>	i	i	+	3

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Cynometra megalophylla</i> j	4	+	4	3
<i>Lasiodiscus mildbraedii</i> j	+	4	1	3
<i>Salacia debilis</i> j	1	1	1	3
<i>Hymenocardia lyrata</i> j	1	i	i	3
<i>Zanthoxylum lepreurii</i> j	1	1	i	3
<i>Strophanthus hispidus</i> j	+	+	+	3
<i>Cissus petiolata</i> j	+	+	+	3
<i>Uvaria ovata</i> j	+	+	+	3
<i>Acacia kamerunensis</i> j	+	+	+	3
<i>Lannea nigritana</i> j	+	+	+	3
<i>Strychnos camptoneura</i> j	+	+	+	3
<i>Campylostemon warnerckeanum</i> j	+	+	+	3
<i>Ficus sagittifolia</i> j	+	i	i	3

**Espèces compagnes**

<i>Teclea verdoorniana</i> j	3	3	3	3
<i>Cola caricaefolia</i> j	1	1	1	3
<i>Morus mesozygia</i> j	1	1	1	3
<i>Mansonia altissima</i> j	1	1	1	3
<i>Olax subscorpioidea</i> j	1	1	1	3
<i>Dracaena arborea</i> j	1	1	1	3
<i>Antiaris africana</i> j	1	1	1	3
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	1	1	1	3
<i>Trichilia prieureana</i> j	1	1	1	3
<i>Dialium guineense</i> j	1	1	1	3
<i>Christiana africana</i>	1	1	1	3
<i>Trilepisium madagascariense</i> j	1	+	1	3
<i>Pyrenacantha vogeliana</i>	+	1	+	3
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	+	+	+	3
<i>Ceiba pentandra</i> j	+	+	+	3
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	+	1	1	3
<i>Vitex rivularis</i> j	+	+	+	3
<i>Salacia baumanii</i> j	+	+	+	3
<i>Celtis zenkeri</i> j	+	+	+	3
<i>Dalbergia hostilis</i> j	+	+	+	3
<i>Baphia pubescens</i> j	+	+	i	3
<i>Montandra guineensis</i> j	+	i	i	3
<i>Vangueriella vanguerioides</i> j		1	i	2
<i>Calycobolus africanus</i> j		1	+	2
<i>Combretum racemosum</i> j		+	+	2
<i>Uvaria afzelii</i> j	i	+		2
<i>Millettia zechiana</i> j	i	i		2
<i>Albizia zygia</i> j	i	i		2
<i>Spondias mombin</i> j	i			1
<i>Terminalia superba</i> j			i	1
<i>Alafia barteri</i> j			i	1
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j			i	1
<i>Adenopodia scelerata</i> j	i			1
<i>Lonchocarpus sericeus</i> j			i	1
<i>Uvariadendron occidentale</i> j			i	1

#### 4.3.4 Synusies arbustives hautes (strate S<sub>1</sub>)

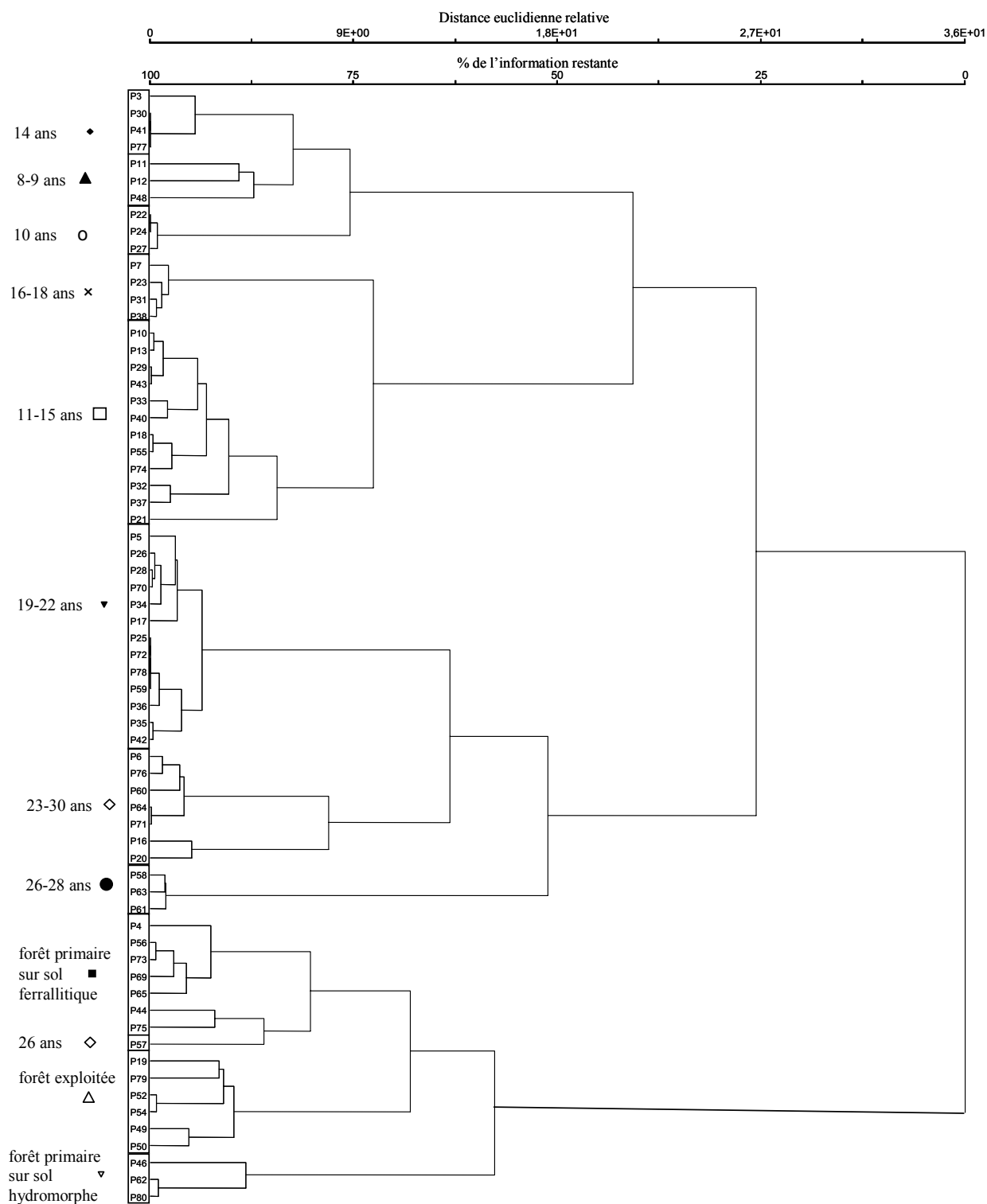
Elles se superposent aux synusies précédentes, surtout à partir de la dixième année d'abandon, en formant d'abord une strate très discontinue. Le dendrogramme issu de la CH (Fig. 4.10) a été coupé à une distance relative de 9 (75% de l'information restante), ce qui aboutit à la distinction de 11 groupes. Le diagramme de la DCA (Fig. 4.11) montre très nettement que ces derniers s'agencent le long d'un gradient de maturité corrélé négativement avec l'axe 1. L'axe 2 sépare surtout un groupe hétérogène de jeunes jachères (scores faibles) d'un groupe de 3 relevés (scores élevés), tous les autres étant en position intermédiaire.

Les 3 premiers groupes issus de la CH forment un ensemble très hétérogène floristiquement, comme le montre l'importante dispersion des relevés dans le plan factoriel. Cet ensemble inclut toutes les jeunes jachères (de 8 à 14 ans), dont la végétation arbustive haute est toujours paucispécifique (2 à 11 espèces) et surtout composée d'arbustes héliophiles à croissance rapide. On peut interpréter ce premier ensemble comme diverses formes fragmentaires d'une association végétale qui n'atteindra son optimum qu'ultérieurement (Tabl. 4.15 : col. 1-10).

Les 2 groupes suivants sont assez proches l'un de l'autre dans le plan factoriel, mais bien séparés du précédent et des suivants.

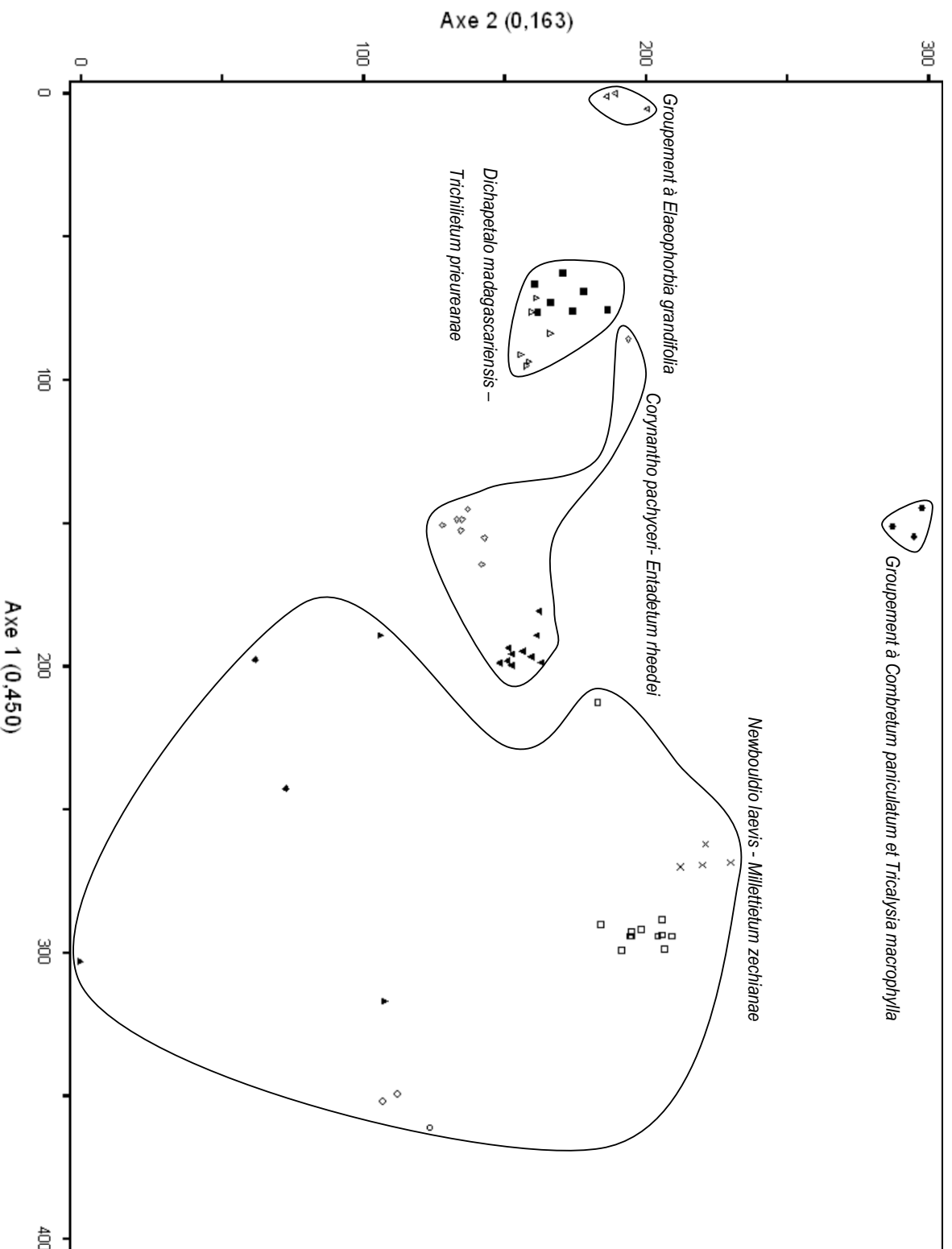
Le premier, qui forme un ensemble assez homogène, correspond à des jachères âgées d'une quinzaine d'années. La richesse spécifique n'excède guère la vingtaine d'espèces, mais le recouvrement peut atteindre 75%. On peut l'interpréter comme le type d'une association héliophile pionnière, le *Newbouldio laevis* - *Millettietum zechianae* ass. nov. (*typicum*, Tabl. 4.15 : col. 11-22, holotype : col. 14). Selon Aubréville (1947), ces espèces forment des peuplements denses paucispécifiques. L'espèce la mieux représentée est un petit arbre qui peut atteindre 15 m de haut, *Ficus exasperata*, qui apparaît dans les jachères les plus jeunes (3-4 ans) pour s'y maintenir durablement. Selon Kudzo (1990), *Ficus exasperata* est l'espèce qui caractérise les jachères de 10 à 15 ans, où sa canopée intercepte la plus grande partie de la lumière, provoquant la régression des espèces héliophiles du sous-bois, y compris l'espèce invasive *Chromolaena odorata*. C'est dans ce sens que Gautier (1992) estime que le rôle des petits arbres héliophiles pionniers est crucial dans la succession, en permettant de limiter l'action néfaste de la « brousse à *Chromolaena odorata* ».

Le second groupe, limité à 4 relevés, représente manifestement une forme mature de cette même association, dans laquelle la proportion d'héliophytes s'infléchit au profit des premières



**Figure 4.10: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 66 relevés des synusies arbustives hautes ( $S_1$ ). Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.11).**





**Figure 4.11 : Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arborescentes hautes (S<sub>1</sub>). Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les associations végétales ou groupements finalement retenus.**



sciaphytes (e.g., *Secamone afzelii*, *Teclea verdoorniana*, *Cola nitida*) annonçant le stade successional suivant. On peut définir une sous-association *secamonetosum afzelii* subass. nov. (Tabl. 4.15 : col. 23-26, holotype : col. 23), subordonnée aux ensembles structurels supérieurs, qui se met en place à partir de 16 à 18 ans et tend vers la saturation cœnologique. Il est intéressant de noter que le parasolier (*Musanga cecropioides*) trouve son optimum dans ces groupements, mais sans en constituer l'essence structurante, contrairement aux communautés arborescentes pionnières homologues d'Afrique centrale (Yongo, 2002) ou de basse Côte d'Ivoire (Alexandre, 1982a). Ceci s'explique par le fait qu'il est en limite d'aire vers le nord dans la forêt étudiée.

Les 2 groupes suivants occupent une position centrale dans le plan factoriel et rassemblent les relevés de jachères âgées de 20 à 30 ans. La forêt est incontestablement immature, mais les strates supérieures se sont néanmoins déjà développées. La richesse spécifique y est plus faible qu'en forêt ancienne et consiste majoritairement en des arbres de l'avenir. Son originalité floristique la classe en une association originale, le *Corynantho pachyceri - Entadetum rheedei* ass. nov. (Tabl. 4.16, holotype : col. 10), au caractère résolument post-pionnier. Les espèces constitutives sont en effet principalement des héliophytes tolérant l'ombre, caractéristiques des successions secondaires tardives (Mangenot, 1955). Les 2 groupes correspondent à 2 variations : une première formant le « cœur » de l'association dans les stades jeunes (Tabl. 4.16 : col. 1-13) et une seconde, surtout différenciée par des arbres juvéniles, caractérisant les stades plus matures, rencontrés dans les plus vieilles jachères, qui montrent une nette convergence vers la végétation arbustive de forêt ancienne, avec notamment un nombre important de sciaphytes longévives à fort recouvrement (Tabl. 4.16 : col. 14-21).

En liaison dynamique avec cet ensemble, un groupe de 3 relevés se détache très nettement le long de l'axe 2, en raison d'une composition floristique originale par rapport aux autres groupes. Ce « groupement à *Combretum paniculatum* et *Tricalysia macrophylla* » (Tabl. 4.17) pourrait témoigner d'une perturbation récente dans le sous-bois d'une forêt secondaire âgée de 26 à 28 ans (coupes de bois illégales ?), qui serait venue modifier la maturation de la forêt. L'observation de la structure de ces parcelles rappelle en effet la « réaction traumatique » décrite par Devineau (1984). D'autres auteurs ont aussi décrit de tels faciès de dégradation, comme les « groupements à *Pteridium aquilinum* » décrit par Moutsamboté (1985) au Congo ou les « brousses à Marantacées » décrites par Guillaumet (1967) et Mangenot (1955) en Côte d'Ivoire. Au Gabon, Florence (1981) a décrit un groupement similaire en périphérie de certains chablis.

**Tableau 4.16 : Le *Corynantho pachyceri* - *Entadetum rheedei* ass. nov.**

Numéros d'ordre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	CP	CP
Numéros des relevés	5	26	28	70	34	17	25	72	78	59*	36	35	42	6	76	60	64	71	16	20	57		
Age des relevés (en années)	22	21	20	21	19	20	22	22	20	21	20	20	22	30	29	26	27	25	24	23	26	20,8	26
Nombre d'espèces/relevés	21	19	20	20	20	23	20	20	20	20	21	20	20	23	25	28	28	27	34	34	16	13	8
Recouvrement (%) total/moyen	70	45	45	25	50	40	25	30	30	35	35	30	50	35	35	35	35	35	25	30	20	39	31
Richesse spécifique moyenne																						20	27

**Combinaison spécifiques caractéristiques**

<i>Entada rheedei</i>	+	+	+	+	+	+	+	i	+	+	+	i	+										V		
<i>Corynanthe pachyceras</i>	+	+	+	+	i	+	+	+	+	+	+	i	+	+	1	1								V	II
<i>Neuropeltis acuminata</i> j	i	+	i	i	i	+	i	+	i	+	i	i	i							+	+	+	V	II	

**Espèces différentielles de la variante mature**

<i>Celtis mildbraedii</i> j																								+	IV
<i>Dalbergia hostilis</i> j	1																							+	IV
<i>Salacia baumannii</i> j																									V
<i>Combretum grandiflorum</i> j																									V
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j																									V
<i>Celtis zenkeri</i> j																									V
<i>Combretum racemosum</i> j																									IV
<i>Ficus vogeliana</i> j																									IV
<i>Acacia kamerunensis</i> j																									III
<i>Margaritaria discodea</i>																									III
<i>Morus mesozygia</i> j																									III
<i>Elaeophorbium grandifolia</i>																									II
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j																									II
<i>Griffonia simplicifolia</i> j																									II
<i>Stereospermum acuminatissimum</i> j																									II
<i>Azelia africana</i> j																									II
<i>Trichilia monadelpha</i> j																									II
<i>Ficus variifolia</i> j																									II
<i>Mezoneuron benthamianum</i> j																									II
<i>Secamone afzelii</i> j																									II
<i>Pouteria alnifolia</i> j																									II
<i>Pterygota macrocarpa</i> j																									II
<i>Bombax costatum</i> j																									II
<i>Strychnos afzelii</i> j																									II

**Espèces compagnes**

<i>Albizia adianthifolia</i> j	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	i	V	V
<i>Ficus mucosa</i> j	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	i	i	V	V
<i>Albizia zygia</i> j	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	+	1	1	1			V	V
<i>Ceiba pentandra</i> j	1	+	1	1	1	1	1	2	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	+	V	V
<i>Antiaris africana</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	i	2	2	2	2	2	+	+			V	V
<i>Ficus exasperata</i> j	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1			V	V
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	i	i	i	i	+	i	+	i	i	+	i	+	i	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V
<i>Cola caricaefolia</i> j	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	V	V
<i>Trilepisium madagascariense</i>	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V
<i>Sterculia tragacantha</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	1	1	1	1					+	V	IV
<i>Baphia pubescens</i>	+	+	1	+	+	i	i	+	+	i	+	+	+	+	+	i	+	+	i	i			V	V
<i>Antrocaryon micraster</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1					+	V	III
<i>Bridelia ferruginea</i>	+	1	i	i	+	i	+	i	i	i	i	+		i	+	i	i						V	III
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	+	1	+	+	+	+	i	+	+	1	+	+	+			+	+	+					V	II
<i>Diospyros heudelotii</i>	+	+	+	+	i	+	+	+	+	+	1		+		+	+	+	+				1	V	IV
<i>Diospyros viridicans</i>	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1		+	+	+	i	+				i	i	V	IV
<i>Sterculia oblonga</i> j					i			1	1	+	1	+	+	+	+					1	1		III	III
<i>Ehretia trachyphylla</i>													+	+									I	
<i>Blighia sapida</i> j					1											i				+		1	+	II
<i>Dioscorea smilacifolia</i> j													+	+							+		+	II
<i>Calycobolus africanus</i> j								1														i	+	I
<i>Lasiodiscus mildbraedii</i> j								+						1									+	I
<i>Dioclea reflexa</i>								i													1		+	I

**Accidentelles**

1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

**Tableau 4.17 : Le groupement à *Combretum paniculatum* et *Tricalysia macrophylla***

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	58	63	61	
Âge de la jachère (années)	28	28	26	<b>27,3</b>
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	20	24	20	<b>3</b>
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	30	35	25	<b>30</b>
Richesse spécifique moyenne				<b>25</b>

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces arbustives hautes**

<i>Combretum paniculatum</i>	i	i	i	<b>3</b>
<i>Tricalysia macrophylla</i>	+	+	+	<b>3</b>
<i>Cola nitida</i>	+	i		<b>2</b>

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Albizia zygia</i> j	2	2	2	<b>3</b>
<i>Combretum racemosum</i> j	2	1	1	<b>3</b>
<i>Calycobolus africanus</i> j	+	1	i	<b>3</b>
<i>Apodostigma pallens</i> j	+	i	+	<b>3</b>
<i>Dioscorea smilacifolia</i> j	+	+	i	<b>3</b>
<i>Salacia owabiensis</i> j	i	+	1	<b>3</b>
<i>Blighia sapida</i> j	i	i	i	<b>3</b>
<i>Cynometra megalophylla</i> j	+	+		<b>2</b>
<i>Sterculia oblonga</i> j		1	1	<b>2</b>

**Espèces compagnes**

<i>Ceiba pentandra</i> j	3	2	2	<b>3</b>
<i>Ficus mucoso</i> j	2	2	2	<b>3</b>
<i>Ficus exasperata</i> j	2	2	2	<b>3</b>
<i>Trilepisium madagascariense</i>	1	2	1	<b>3</b>
<i>Antiaris africana</i> j	1	2	1	<b>3</b>
<i>Casearia barteri</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Afzelia africana</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Dalbergia hostilis</i>	1	1	1	<b>3</b>
<i>Salacia baumannii</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Celtis mildbraedii</i> j	1	1	1	<b>3</b>
<i>Adenia lobata</i> j	+	+	+	<b>3</b>
<i>Bombax costatum</i> j	i	+	i	<b>3</b>
<i>Vitex rivularis</i> j	2	2		<b>2</b>
<i>Corynanthe pachyceras</i>		i	+	<b>2</b>
<i>Erhetia trachyphylla</i>	1			<b>1</b>
<i>Cola caricaefolia</i> j		1		<b>1</b>
<i>Landolphia incerta</i> j			1	<b>1</b>
<i>Acacia kamerunensis</i> j			1	<b>1</b>
<i>Cnestis ferruginea</i> j		1		<b>1</b>
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j	+			<b>1</b>
<i>Prionostema unguiculata</i> j		i		<b>1</b>
<i>Pouteria alnifolia</i> j		i		<b>1</b>

L'ensemble des relevés des forêts anciennes, essentiellement caractérisé par des individus juvéniles d'espèces arborescentes ayant leur optimum dans les strates supérieures, se concentre vers l'origine de l'axe 1. Ces relevés se répartissent en 3 groupes, nettement séparés par la CH : le premier, en position intermédiaire sur l'axe 1, inclut tous les relevés de forêt sur sol ferrallitique, où la richesse spécifique excède toujours la trentaine d'espèces. On peut considérer que nous sommes en présence d'une combinaison originale, le *Dichapetalo madagascariensis* - *Trichilietum priureanae* ass. nov. (*typicum*, Tabl. 4.18 : col. 1-7, holotype : col. 3). Cette association semi-sciaphile est caractérisée par un lot important d'espèces sempervirentes, qui constituent le premier obstacle significatif à la pénétration de la lumière dans les strates inférieures au cours de la saison sèche, pendant laquelle les essences décidues des strates supérieures ont perdu leurs feuilles. Elle est probablement proche de l'ensemble structurel moyen des forêts sèches de la Côte d'Ivoire décrit par Devineau (1984).

Les forêts exploitées forment un second groupe, très proche du précédent dans le plan factoriel. Il s'agit d'une forme dégradée de l'association précédente, surtout caractérisée négativement par rapport au type, mais aussi par l'infiltration d'espèces de lisières (Spichiger, 1975) ; *Tapura fischeri* semble être la meilleure caractéristique de cette sous-association *tapuretosum fischeri* subass. nov. (Tabl. 4.18 : col. 8-13, holotype : col. 10).

Enfin, les 3 relevés effectués en forêt ancienne sur sol hydromorphe se détachent nettement des autres ; ils caractérisent probablement une association originale, que nous dénommerons provisoirement « groupement à *Elaeophorbia grandifolia* » (Tabl. 4.18 : col. 14-16) en l'attente d'un plus grand nombre de relevés.

#### **4.3.5 Synusies arborescentes dominées (strate A<sub>2</sub>)**

Elles ne commencent à se développer de manière significative qu'à partir de la quinzième année qui suit l'abandon des cultures. Le dendrogramme issu de la CH (Fig. 4.12) a été coupé à une distance relative de 3,8 (80% de l'information restante), ce qui permet la distinction de 9 groupes. Le diagramme de la DCA (Fig. 4.13) montre très nettement que ceux-ci s'agencent le long d'un gradient de maturité corrélé négativement avec l'axe 1.

Le 2 principales branches du dendrogramme correspondent, d'une part, à l'ensemble des relevés de jachères de moins de 25 ans (3 groupes) et, d'autre part, aux relevés de forêts anciennes et de vieilles jachères (6 groupes).

**Tableau 4.18 : Le *Dichapetalum madagascariensis* - *Trichiletum priureanae* ass. nov.**

Numéros d'ordre	1	2	3*	4	5	6	7	8	9	10*	11	12	13	14	15	16	CP	CP	CP	
Numéros des relevés	4	56	73*	69	65	44	75	19	79	52*	54	49	50	46	62	80	-	-	-	
Age de la jachère (années)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Nombre d'espèces/relevés	33	32	33	33	31	35	35	33	34	34	37	35	31	28	28	30	7	6	3	
Recouvrement (%) total/moyen	50	40	35	45	40	50	40	50	40	25	35	40	40	50	35	45	43	38	43,3	
Richesse spécifique moyenne																	33,1	34	28,7	
<b>Combinaison spécifique caractéristique</b>																				
<b>Espèces arbustives hautes</b>																				
<i>Trichilia priureana</i>	3	3	3	3	3	1	2	1	2	1	1	1	2	+	1	1	V	V	3	
<i>Ehretia trachyphylla</i>	+	+	+	+	+	+	+		1	1					i	i	V	II	3	
<i>Teclea verdoorniana</i>	3	3	3	3	3	3	3								1	1	V		3	
<i>Dichapetalum madagascariense</i>	+	+	i	+	+	+	+								+	+	V		3	
<b>Stades juveniles d'autres ligneux</b>																				
<i>Dialium guineense</i> j	2	2	+	+	2		+			+	i	i	2	1	1	1	V	IV	3	
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j	2						+	3	2	2	2	2	2	2	+	i	+	II	V	3
<i>Nesogordonia papaverifera</i> j							2	3	+	+	+	+	+	+	2	2	2	II	V	3
<i>Griffonia simplicifolia</i> j						1			i	i	i	i	i	2	2	2		I	V	3
<i>Pterygota macrocarpa</i> j									+	2	+	+	+	+	1	1	1		V	3
<i>Mansonia altissima</i> j									1	1	2	2	1	1	2	2	2		V	3
<i>Dioscorea bulbifera</i> j															+	i	+		V	3
<i>Milicia excelsa</i> j															i	+	i		V	3
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	1	1	1	1	1	+	1												V	
<i>Rhigiocarya racemifera</i> j	+														1				I	1
<b>Espèces différentielles de la forêt sur terre ferme</b>																				
<i>Combretum grandiflorum</i> j	+	+	+	+	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1					V	V
<i>Celtis mildbraedii</i> j	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	+	2	+						V	V
<i>Cola caricaefolia</i> j	3	3	3	3	3	+	3	3	3	3	3	3	3	3					V	V
<i>Antrocaryon micraster</i> j		2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1					V	V
<i>Diospyros heudelotii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1					V	IV
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	1	1	1	1	1		1	2	1	2	2	2	2	1					V	V
<i>Baphia pubescens</i>	2	2	1	1	1	+	1	+	+	+	+				+				V	IV
<i>Morus mesozygia</i> j	+	+	+		+					+	+								III	II
<i>Montandra guineensis</i> j	1								2										I	I
<i>Ochthocosmus africanus</i>			+																I	I
<b>Espèces différentielles de la sous-association <i>typicum</i></b>																				
<i>Cola gigantea</i> j	+	+	+	+	i	+	+												V	
<i>Secamone afzelii</i> j	+	+	+	+	+	+	+												V	
<i>Landolphia landolphioides</i> j	+	+	+	+	+	+	+												V	
<i>Millettia zechiana</i>	+	+	+	+	+	+	+												III	
<b>Espèces caractéristiques du <i>tapuretosum fischeri</i></b>																				
<i>Tapura fischeri</i>										i	1	i	i	i	1				V	
<i>Calycobolus heudelotii</i> j										+	+	+	+	+	+				V	
<i>Sterculia oblonga</i> j										+	i	1	1	+	+				V	
<i>Pouteria alnifolia</i> j										+	+	+	+	+	+				V	
<i>Ficus exasperata</i> j										+	+	+	+	+	+				V	
<i>Albizia zygia</i> j										+	+	i	+	+	+				V	
<i>Corynanthe pachyceras</i>				1						1	i	1	i	1	+				I	V
<i>Bombax costatum</i> j						+				+	1	1	+						I	IV
<b>Espèces différentielles de la variation à <i>Elaeophorbia grandifolia</i></b>																				
<i>Acacia kamerunensis</i> j				2		2				2	2	1			+	+	+		II	III
<i>Elaeophorbia grandifolia</i>					+					i	+	i			1	1	1		I	III
<i>Zanthoxylum leprieurii</i> j															1	1	1		I	
<i>Strychnos afzelii</i> j															i	+	+		I	
<i>Calycobolus africanus</i> j															i	+	+			
<i>Cissus petiolata</i> j															i	+	+			
<i>Cynometra megalophylla</i> j															2	2	2			
<i>Lasiodiscus mildbraedii</i> j										i						4	4			
<i>Salacia owabiensis</i> j															+	+				2
<b>Espèces compagnes</b>																				
<i>Ceiba pentandra</i> j	1	2	2	2	2	2	2	3	2	3	3	+	2	1	1	1			V	V
<i>Celtis zenkeri</i> j	3	3	3	3	3	1	i	1	2	1	1	1	2		+	+			V	V
<i>Antiaris africana</i> j	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	+		V	V
<i>Dalbergia hostilis</i> j	+	+	+	+	+	1	+	2	2	2	2	2	2	+	+	+			V	V
<i>Trilepisium madagascariense</i>	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	i	+	+	1	1	1			V	V
<i>Diospyros viridicans</i>	+	+	+			1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			IV	V
<i>Vitex rivularis</i> j	1	1	1	1	2	1	1			i	i	i	+	+	+				V	III
<i>Ficus mucoso</i> j	+	i	i	i	i	i	i	i	i	i	+	+	i	i					V	V
<i>Sterculia tragacantha</i> j	i	+	+	+	+	1	+	1	+	1	1	2	+						V	V
<i>Bridelia ferruginea</i>	+	+	2	+	+	+	+	i	+	i	i	i							V	V
<i>Salacia baumannii</i> j		1	1	1	1	1	1						1	1	1	+			V	II
<i>Blighia sapida</i> j						1	+	+											II	I
<i>Prionostema unguiculata</i> j						+													I	I
<i>Cola nitida</i>				+	+			+											II	I
<i>Landolphia incerta</i> j								1					+						II	
<b>Accidentelles</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>				

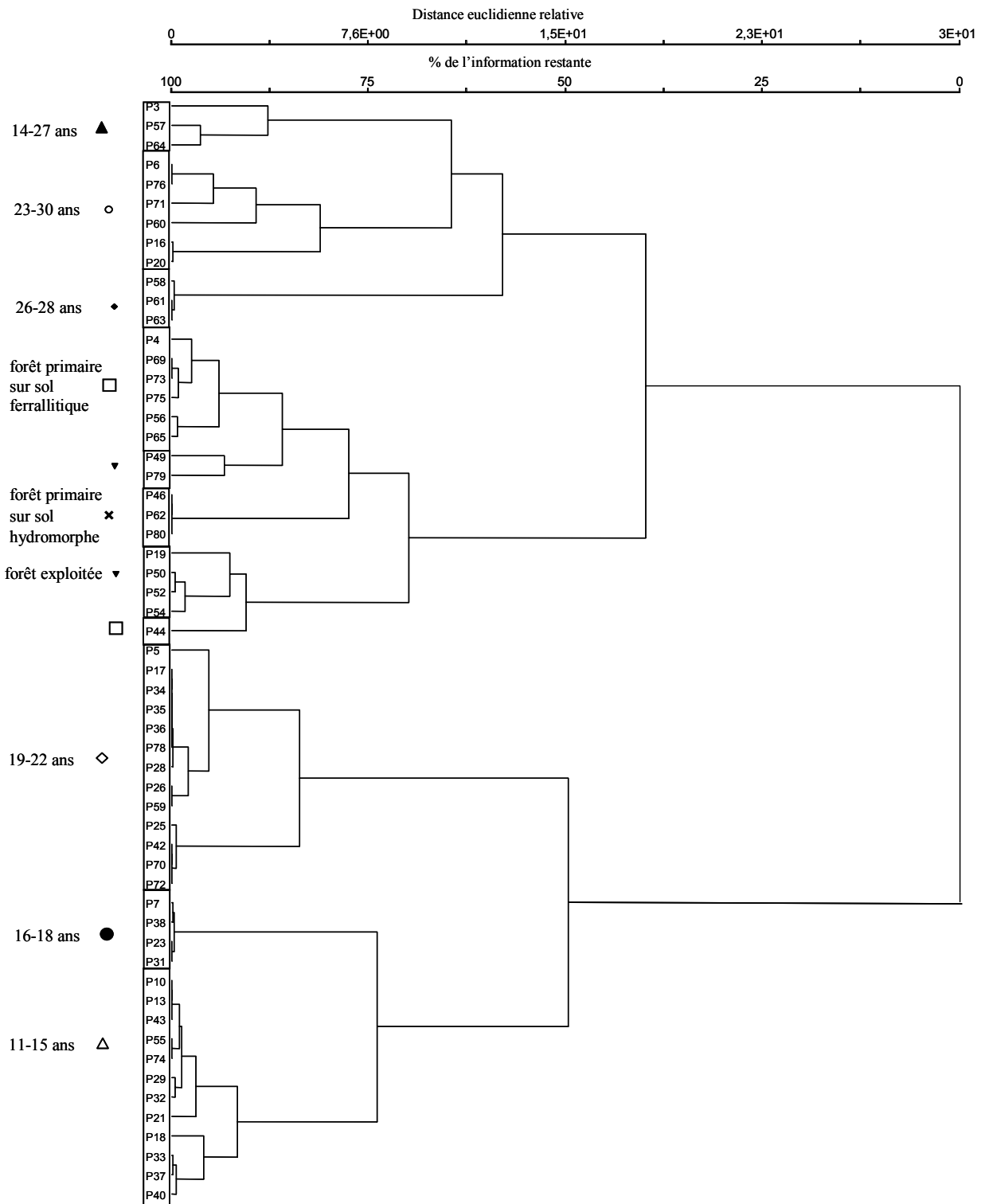
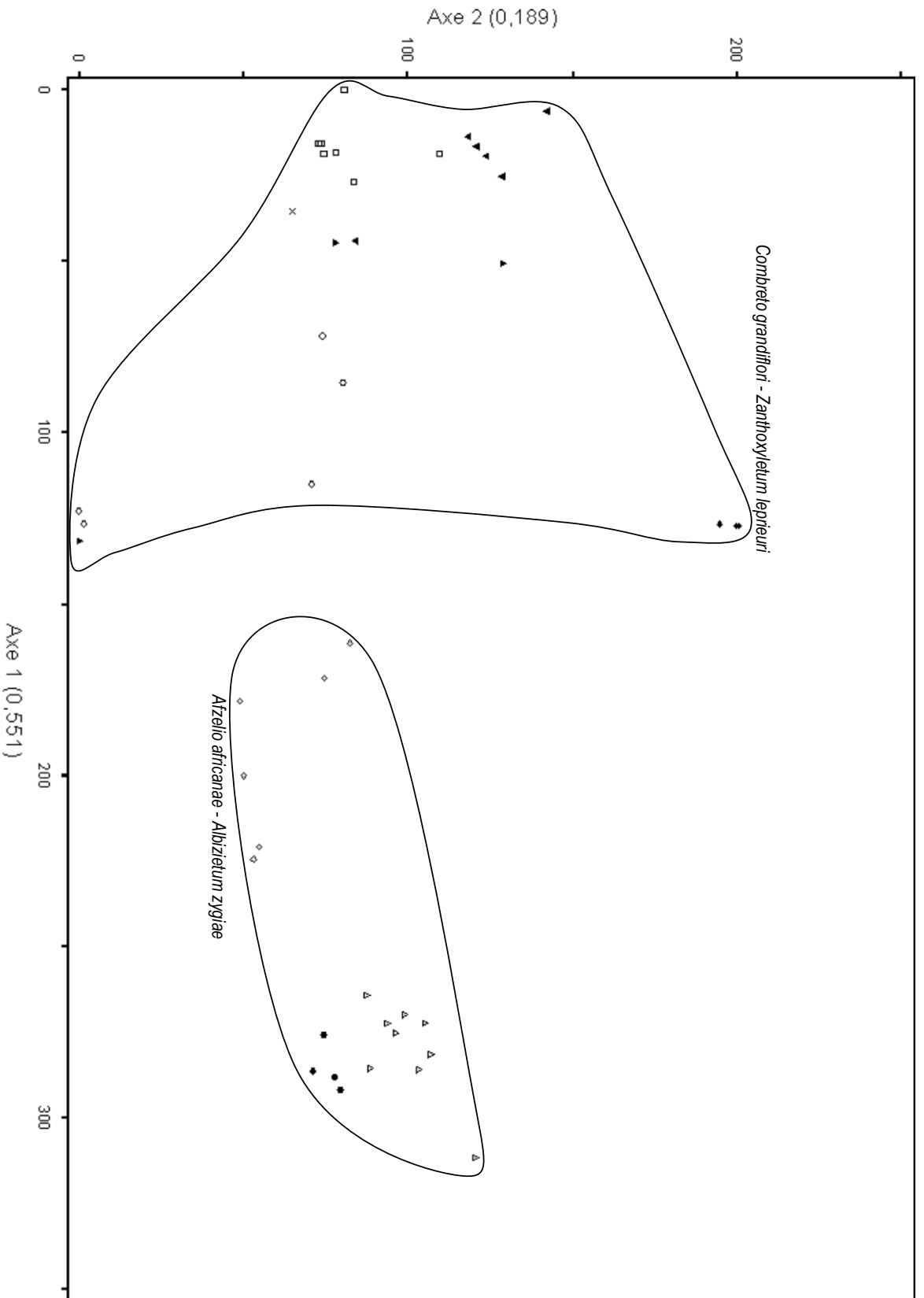


Figure 4.12: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 57 relevés des synusies arborescentes dominées ( $A_2$ ). Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.13).





**Figure 4.13: Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arborescentes dominées ( $A_2$ ).** Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les associations végétales ou groupements finalement retenus.

Pour les 3 premiers groupes, la strate A<sub>2</sub> constitue la voûte forestière. Elle abrite donc des espèces arborescentes héliophiles et anémochores à croissance rapide, qui se structurent en communauté le long d'un gradient de maturité très net. On peut interpréter cette communauté pionnière comme une association originale, l'*Afzelio africanae* – *Albizietum zygiae* ass. nov., se déclinant en 2 variations le long de ce gradient. La première concerne les stades initiaux (entre 13 et 18 ans après l'abandon de la culture) : on assiste surtout à la mise en place d'une forme fragmentaire à faible recouvrement et pauvre en espèces, dont l'espèce caractéristique est *Trichilia monadelpha* : *trichilietosum monadelphae* subass. nov. (Tabl. 4.19 : col. 1-16, holotype : col. 14).

Au-delà de 20 ans, la synusie arborescente est plus proche de la saturation cœnologique, ce qui se traduit par un développement très important de l'ensemble de l'avenir au sein de cette strate et par quelques espèces propres, comme *Afzelia africana* ou *Adenia lobata*. Cette seconde variation correspond au type de l'association (*typicum*, Tabl. 4.19 : col. 17-29, holotype : col. 27), qui caractérise une forêt pionnière, relativement éphémère, mais qui joue un rôle dynamique clé en offrant un couvert propice à l'installation des espèces des ensembles de l'avenir, moins exigeantes en lumière.

Les jachères de plus de 25 ans se répartissent, d'après la CH, dans 3 groupes assez hétérogènes ; les relevés s'étalent d'ailleurs le long de l'axe 2 de la DCA. À ce stade, la synusie arborescente dominée n'est clairement pas saturée en espèces, comme le montrent le faible recouvrement moyen (25%) et la faible richesse spécifique moyenne. Cette synusie se différencie surtout négativement par rapport à celles des forêts anciennes, par l'absence de la plupart des espèces de la forêt mature. Cet ensemble hétérogène représente certainement des formes fragmentaires semi-héliophiles de l'association suivante (Tabl. 4.20 : col. 1-12). *Albizia zygia*, espèce héliophile relictuelle des stades plus pionniers, est une bonne différentielle de cette variation qui se développe sous le léger ombrage d'une strate A<sub>1</sub> en cours de différenciation. Si cette strate dominante manque, des espèces comme *Stereospermum acuminatissimum*, *Adenopodia scelerata* et surtout *Casearia barteri* subsistent pour définir une variante plus héliophile.

Les forêts anciennes se répartissent en 3 groupes assez homogènes. Ils sont discriminés le long de l'axe 2, par le type de sol et le caractère "exploité"; toutefois, ces facteurs semblent peu influencer la composition floristique, surtout dominée par des individus juvéniles d'essences

Tableau 4.19 : L' *Afzelia africana* – *Albizietum zygiae* ass. nov.

Numéros d'ordre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14*	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27*	28	29
Numéros des relevés	10	13	43	55	74	29	32	21	18	33	37	40	7	38*	23	31	5	17	34	35	36	78	28	26	59	25	42*	70	72
Age de la jachère (années)	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2
Nombre d'espèces/relevés	6	6	6	6	6	5	6	2	6	4	4	4	11	10	8	8	13	10	10	10	10	10	9	11	11	13	13	13	12
Recouvrement (%) total/moyen	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	5	15	25	4	15	15	13	15	17	15	10	10	15	15	25	20	10	10
Richesse spécifique moyenne																													

**Combinaison spécifique caractéristique**

**Espèces arborescentes dominées**

<i>Albizia zygia</i>	+	1	1	+	1	+	1	+	1	+	1	+	3	3	3	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ficus exasperata</i>	1	+	1	2	2	+	2	1	2	1	+	1	2	2	+	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Afzelia africana</i>																+	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	+

**Stades juveniles d'autres ligneux**

<i>Milicia excelsa</i> j	2	2	2	2	1	1	1	2	1	+	+	+	+	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mezoseuron benthamianum</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

**Espèces différentielles de la sous-association *trichilotosum monadelphae***

<i>Trichilia monadelpa</i>	i	+	+	i	1	+	+	+	i	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acacia kamerunensis</i>	i	+	+	i	2	+	+	+	i	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pterygota macrocarpa</i>																													
<i>Salacia baumannii</i> j																													

**Espèces différentielles de de la sous-association *typicum***

<i>Ceiba pentandra</i> j	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Montandra guineensis</i> j	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Triplochiton scleroxylon</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dalbergia saxatilis</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Celtis zenkeri</i> j	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Adenia lobata</i>																													
<i>Landolphia heudelotii</i> j																													
<i>Morus mesozygia</i> j	1																												
<i>Ricinodendron heudelotii</i> j																													
<i>Landolphia landolphioideis</i> j																													

**Espèces compagnes**

<i>Albizia adianthifolia</i> j	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<i>Griffonia simplicifolia</i> j	i	i	i	i	2	i	i	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

**Accidentelles**

	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
--	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

V V  
V V  
V

V V  
IV V  
V

V  
IV  
II  
II

V  
V  
V  
V  
V  
V  
V  
II  
II  
II  
I

V V  
V V

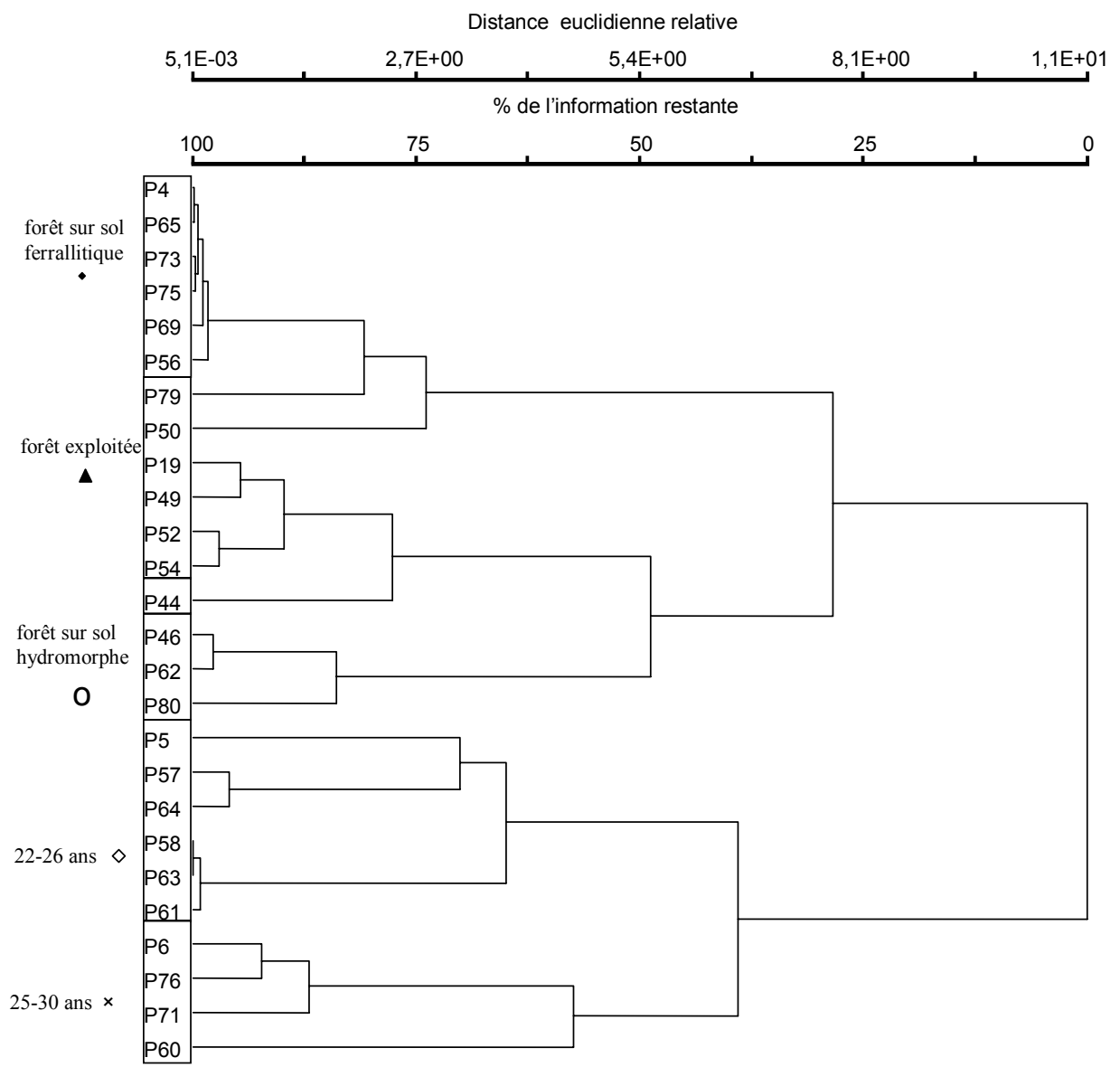


ayant leur optimum en strate  $A_1$  : *Antiaris africana*, *Landolphia heudelotii*, *Mansonia altissima*, *Ricinodendron heudelotii*, etc. Par un certain nombre d'espèces trouvant tout de même leur optimum dans ce compartiment (e.g., *Cissus petiolata*, *Zanthoxylum leprieurii*, *Combretum grandiflorum*, *Griffonia simplicifolia*), on peut considérer une association originale, le *Combreto grandiflori - Zanthoxyletum leprieurii* ass. nov. (*typicum*, Tabl. 4.20 : col. 13-19, holotype : col. 18) pour définir la strate arborescente dominée des forêts anciennes. C'est une communauté riche et diversifiée, dominée par des espèces semi-héliophiles, dont le type s'observe sur sol ferrallitique. Sur sol hydromorphe, de nombreuses espèces mésophiles disparaissent, abaissant la richesse spécifique moyenne. Cet appauvrissement serait lié à la rareté en oxygène du sol (Paradis, 1988 ; Apema, 1995 ; Ayichedehou, 2000). Trois espèces semblent être de bons indicateurs du caractère hydromorphe et asphyxique du sol : *Sterculia tragacantha*, *Lasiodiscus mildbreadii* et *Cynometra megalophylla*. Étant donné le faible nombre de relevés, nous nous limiterons à définir une sous-association : *sterculietosum tragacanthae* subass. nov. (Tabl. 4.20 : col. 20-22, holotype : col. 20).

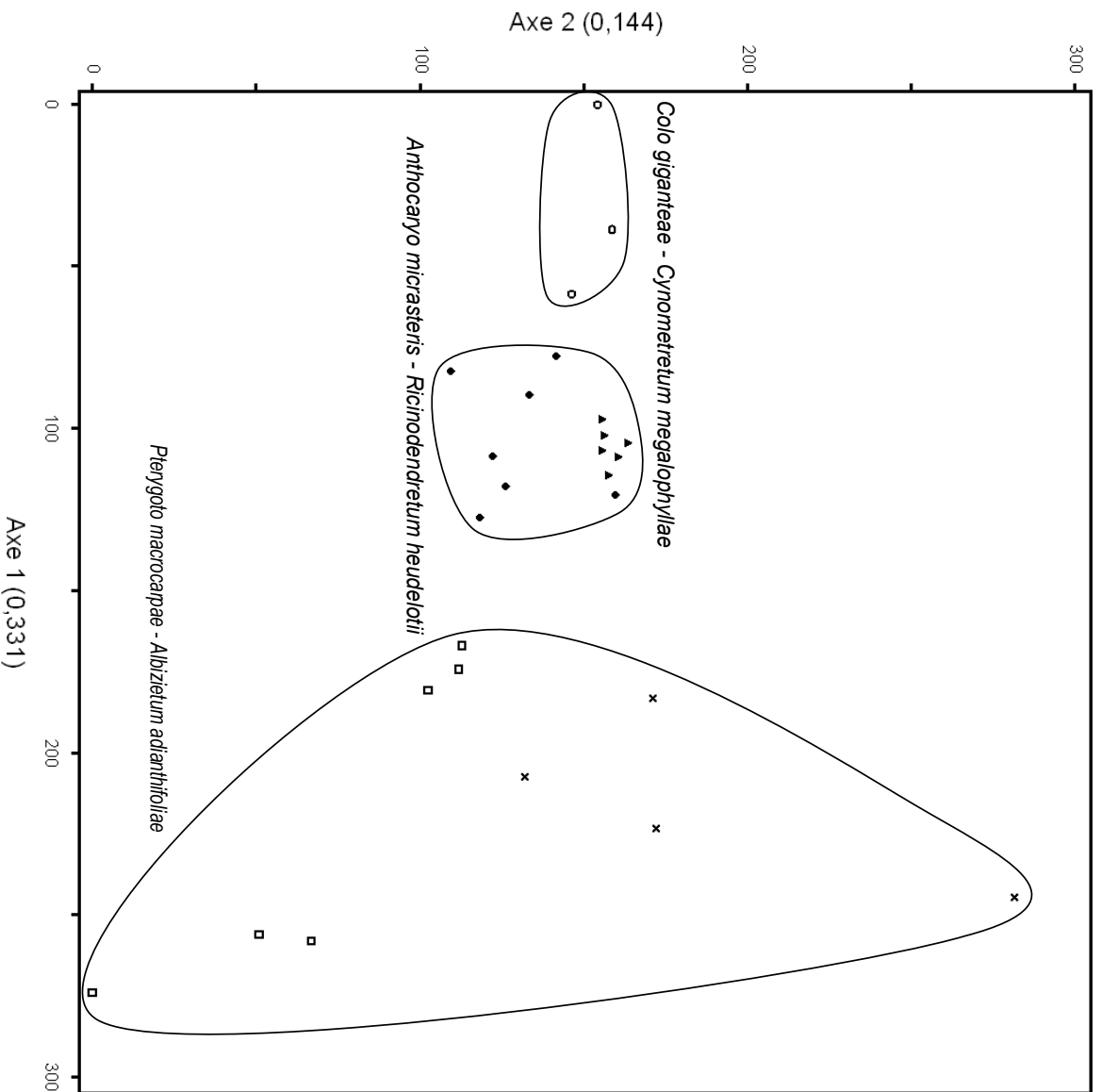
Le troisième groupe, qui montre les plus hauts scores sur l'axe 2, correspond aux forêts exploitées, dont le meilleur indicateur semble être *Cola caricaefolia* : *coletosum caricaefoliae* subass. nov. (Tabl. 4.20 : col. 23-28, holotype : col. 27). Il y a une cohabitation entre les espèces héliophiles cicatriciennes, parmi lesquelles de nombreuses lianes, et des espèces de forêt pouvant supporter un éclaircissement intense. Contrairement aux jachères, la plupart de ces espèces cicatriciennes favorisées par l'exploitation trouvent leur origine dans la forêt primaire, où elles participent à la cicatrization des chablis (Baur, 1964 ; Alexandre, 1982a & 1989).

#### **4.3.6 Synusies arborescentes hautes (strate $A_1$ )**

Ces synusies constituent la canopée des forêts denses semi-décidues et sont notamment caractérisées par de grands arbres « émergents » à feuillage caduc. Elles ne se reconstituent que tardivement au cours de la succession et n'atteignent pas le même développement que dans les forêts anciennes. Le dendrogramme issu de la CH (Fig. 4.14) a été coupé à une distance relative de 4 (56% de l'information restante), ce qui aboutit à la distinction de 5 groupes. Le diagramme de la DCA (Fig. 4.15) montre une certaine dispersion des relevés de jachères dans le plan factoriel, alors que les relevés de forêts anciennes inexploitées forment des groupes très



**Figure 4.14: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 26 relevés des synusies arborescentes dominantes ( $A_1$ ).** Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.15).



**Figure 4.15: Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arborescentes dominantes (A<sub>1</sub>). Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les associations végétales ou groupements finalement retenus.**

compacts ; les relevés de forêt ancienne exploitée ont un degré de dispersion intermédiaire. On retrouve néanmoins le gradient de maturité corrélé négativement avec l'axe 1.

Seules les jachères les plus âgées (plus de 25 ans) possèdent une strate arborescente suffisamment développée pour être bien caractérisée. Les relevés se distribuent dans 2 groupes d'après la CH et sont nettement séparés par l'axe 2 de la DCA. Ces ensembles sont majoritairement constitués d'essences anémochores héliophiles à croissance rapide, caractéristiques des forêts secondaires. On peut y voir une association originale, le *Pterygoto macrocarpae - Albizietum adianthifoliae* ass. nov. (Tabl. 4.21), qui définit la voûte très discontinue de la forêt pionnière post-culturelle. Nos résultats confirment ceux d'Aubréville (1959), selon qui la fréquence d'*Albiza adianthifolia* dans un peuplement est la preuve de son origine secondaire. À côté de la variante typique (*typicum*, Tabl. 4.21 : col. 1-6 ; holotype : col. 4), pauvre spécifiquement, on peut distinguer une variante plus mature, où d'autres espèces héliophiles, mais à longévité plus élevée, viennent s'accumuler : la sous-association *ventilaginetosum africanae* subass. nov. (Tabl. 4.21 : col. 7-10 ; holotype : col. 9) marque le début de la restauration de la structure architecturale de la forêt dense. Elle est proche de la strate supérieure des vieilles forêts secondaires décrites par Aubréville (1947) et Akouegninou (1984). Selon Guillaumet & Adjanohoun (1971), l'apparition plus précoce des essences de la forêt mature en système semi-décidu par rapport au système sempervirent suggèrerait que la reconstitution de la forêt semi-décidue est plus rapide.

Les relevés de forêts anciennes se répartissent en 3 groupes. Le premier rassemble les relevés de forêt sur sol ferrallitique ; nous y voyons une association originale, l'*Antrocaryo micrasteris - Ricinodendretum heudelotii* ass.nov. (Tabl. 4.22), qui constitue la voûte discontinue des forêts non perturbées, majoritairement composée d'espèces anémochores décidues. Ce sont les espèces « structurales » de la forêt dense semi-décidue au sens d'Alexandre (1989). En liaison dynamique avec cette variation type (*typicum*, Tabl. 4.22 : col. 1-7 ; holotype : col. 4), on peut distinguer une variante dégradée de cette communauté, qui se différencie surtout négativement, par l'absence ou la rareté d'espèces réputées de forêt « primaire », comme *Celtis zenkeri*, *Ventilago africana*, etc. Elle est liée à l'exploitation des essences commerciales de la forêt. La liane *Landolphia landolphioides* semble être la meilleure différentielle positive de cette sous-association *landolphietosum landolphioidis* subass. nov. (Tabl. 4.22 : col. 8-13 ; holotype : col. 11) des forêts anciennes exploitées. Il est intéressant de noter qu'il existe une certaine similarité





entre cette sous-association et les forêts « primaires » des sols hydromorphes, qui sont cependant suffisamment originales sur le plan floristique pour être considérées comme appartenant à une association végétale autonome. Dans l'attente d'un nombre plus important de relevés, nous la dénommerons provisoirement *Colo giganteae* - *Cynometretum megalophyllae* ass. nov. prov. (Tabl. 4.23). Celui-ci pourrait se retrouver dans les forêts riveraines (Paradis & HOUNGNON, 1977) ou sur les terrains frais en général (AUBRÉVILLE, 1959).

**Tableau 4.23: Le *Colo giganteae* - *Cynometretum megalophyllae* ass. nov. prov**

Numéros d'ordre	1	2	3	<b>CP</b>
Numéros des relevés	46	62	80	
Age de la jachère (années)	-	-	-	-
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	11	10	12	<b>3</b>
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	45	45	45	<b>45</b>
Richesse spécifique moyenne				11
<b>Combinaison spécifique caractéristique</b>				
<i>Cola gigantea</i>	1	1	1	<b>3</b>
<i>Cynometra megalophylla</i>	3	3		<b>2</b>
<b>Espèces compagnes</b>				
<i>Ceiba pentandra</i>	3	1	3	<b>3</b>
<i>Milicia excelsa</i>	2	2	2	<b>3</b>
<i>Calycobolus africanus</i>	2	2	2	<b>3</b>
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	2	2	2	<b>3</b>
<i>Mansonia altissima</i>	1	2	1	<b>3</b>
<i>Nesogordonia papaverifera</i>	2	2		<b>2</b>
<i>Celtis zenkeri</i>		1	2	<b>2</b>
<i>Antiaris africana</i>	1	1		<b>2</b>
<i>Morus mesozygia</i>	+		+	<b>2</b>
<i>Ricinodendron heudelotii</i>			2	<b>1</b>
<i>Pterygota macrocarpa</i>			1	<b>1</b>
<i>Neuropeltis acuminata</i>			+	<b>1</b>
<i>Bligha sapida</i>	i			<b>1</b>
<i>Calycobolus heudelotii</i>			i	<b>1</b>

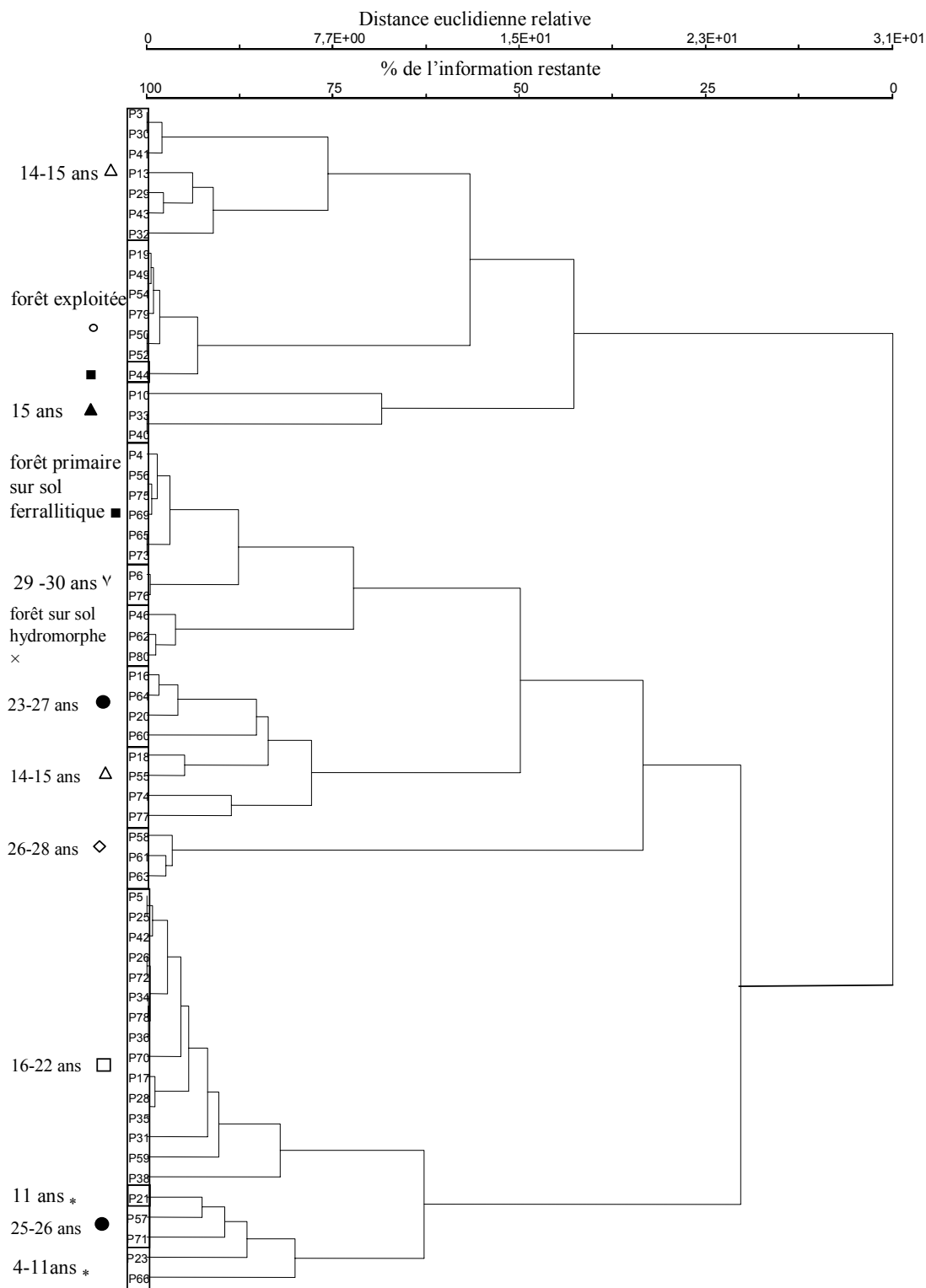
#### 4.3.7 Synusies herbacées (strate H)

D'une manière générale, la strate herbacée est pauvre en espèces, surtout dans les premiers stades de recolonisation, si bien qu'il est difficile d'objectiver de véritables communautés végétales. Cette strate ne se structure d'ailleurs que tardivement par rapport aux strates ligneuses sus-jacentes, puisqu'elle ne se différencie réellement que vers la quinzième année. La composition floristique y est très hétérogène, comme le montrent les résultats de la CH (8 groupes en coupant le dendrogramme à une distance relative de 10,3 pour 63% de l'information restante, Fig. 4.16) et la dispersion des relevés dans le plan factoriel de la DCA (Fig. 4.17). Ceci suggère une certaine stochasticité dans les premiers stades de la succession à l'échelle de la strate herbacée. La raison en est certainement le peu

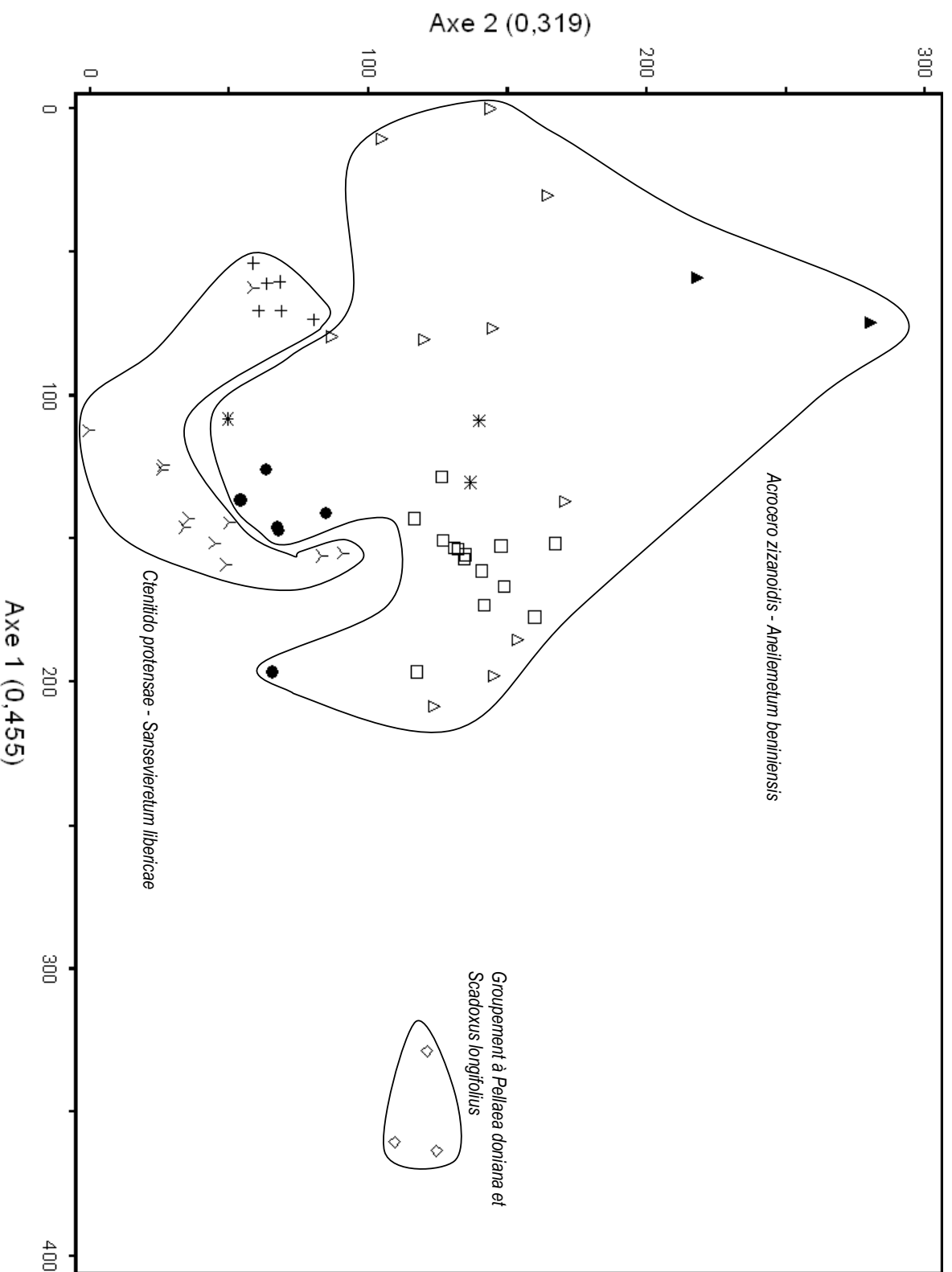
d'ouvertures laissées par les espèces de la strate supérieure et les conditions écologiques drastiques offertes par le sous-bois. De plus, la colonisation précoce par *Chromolaena odorata*, qui forme des tapis très denses, représente probablement un obstacle majeur à l'implantation d'espèces herbacées, moins compétitives puisque plus petites. Il est intéressant de noter que, contrairement aux synusies des autres strates, le gradient de maturité, beaucoup moins net, est ici corrélé négativement avec l'axe 2. L'axe 1 sépare surtout un groupe de 3 relevés de tous les autres.

Les relevés des 3 premiers groupes, correspondant surtout aux jachères de moins de 16 ans, sont dispersés le long de l'axe 2. Ils forment une communauté herbacée pionnière très hétérogène, surtout reconnaissable à plusieurs Poacées, dont la plus caractéristique semble être *Panicum griffonii* (Tabl. 4.24 : col. 1-15). Le recouvrement moyen est donc faible (< 5%) et la richesse peu élevée (3 à 6 espèces). Ce n'est que vers la vingtième année de déprise que ce « groupement pionnier à *Panicum griffonii* » cède la place à une communauté mieux structurée, représentée ici par 2 groupes de relevés montrant une nette concentration vers le centre du plan factoriel. Elle est surtout caractérisée par *Aneilema beniniense*, mais dominée par *Streptogyna crinita*, *Oplismenus burmanii* et *O. hirtellus*, et *Acroceras zizanoides*. Nous élevons cette communauté au rang d'association : l'*Acrocero zizanoidis* - *Aneilemetum beniniensis* ass. nov. (Tabl. 4.24 : col. 16-38 ; holotype : col. 26), qui reste peu recouvrante (15% en moyenne) et s'installe dans les espaces vacants au sol.

Dans les vieilles jachères (plus de 29 ans), la végétation herbacée ne diffère pas significativement de celle des forêts anciennes sur sol ferrallitique. Elle est dominée par les Poacées sciaphiles, qui forment des taches se répartissant au niveau des ouvertures (Fig.4.18). On peut y voir une association originale, le *Ctenito protensae* - *Sansevieretum libericae* ass. nov. (*typicum*, Tabl. 4.25 : col. 1-9 ; holotype : col. 2), dont le recouvrement est de l'ordre 40% en moyenne, l'espèce dominante étant *Streptogyna crinita*. Cette association présente deux variations :



**Figure 4.16: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 59 relevés des synusies herbacées (H).** Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.17).



**Figure 4.17: Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies herbacées (H).** Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les associations végétales ou groupements finalement retenus.





- sur sol hydromorphe, cette association s'enrichit en espèces hygrophiles (*Cyperus tenuiculmis*, *Adiantum vogelii*, *Commelina benghalensis*, *Aneilema beniniense*), qui caractérisent la sous-association *cyperetosum tenuiculmis* subass. nov. (Tabl. 4.25 : col. 10-12 ; holotype : col. 10). Bien que la CH n'ait pas séparé ces relevés de ceux sur sol ferrallitique, ils se concentrent nettement vers l'origine de l'axe 2 de la DCA et leur originalité floristique justifie cette distinction ;



Figure 4.18 : Strate herbacée d'une jachère de 30 ans (*Streptogyna crinita*) (Cliché : J. Kassi)

- dans les faciès dégradés par l'exploitation du bois des forêts villageoises, on note la transgression d'espèces semi-héliophiles des jachères d'âge moyen, comme *Panicum griffonii* et *Acroceras zizanoides*, ce qui rapproche cette communauté du « groupement pionnier à *Panicum griffonii* », mais avec en plus des relictuelles forestières (e.g. *Thonningia sanguinea*, *Sansevieria liberica*). On peut y voir un *panicetosum griffonii* subass. nov. (Tabl. 4.25 : col. 13-18 ; holotype : col. 14) caractérisant les sous-bois dégradés.

En revanche, lorsque les perturbations anthropiques sont intervenues dans les vieilles jachères avant qu'elles ne recouvrent la flore forestière, on assiste à la mise en place d'une autre communauté de dégradation, le « groupement à *Pellaea doniana* et *Scadoxus longifolius* » (Tabl. 4.26), beaucoup moins sciaphile que le précédent, où les espèces rudérales dominent (e.g. *Rottboellia cochinchinensis*, espèce des bords de route ou des milieux récemment perturbés). Elle est nettement séparée des associations précédentes par l'axe 1. Le recouvrement moyen est également plus faible (12%) pour une richesse spécifique faible (4 à 7 espèces).



**Tableau 4.26: Le groupement à *Pellaea doniana* et *Scadoxus longifolius***

Numéros d'ordre	1	2	3	CP
Numéros des relevés	58	61	63	
Age de la jachère (années)	28	26	28	<b>27,3</b>
Nombre d'espèces/ <b>relevés</b>	7	6	4	<b>3</b>
Recouvrement (%) total/ <b>moyen</b>	15	10	10	<b>12</b>
Richesse spécifique moyenne				6

**Combinaison spécifique caractéristique**

<i>Streptogyna crinita</i>	2	2	2	<b>3</b>
<i>Scadoxus longifolius</i>	2	+	1	<b>3</b>
<i>Pellaea doniana</i>	+	1	i	<b>3</b>
<i>Commelina benghalensis</i>	i	i	+	<b>3</b>
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>		i		<b>1</b>

**Espèces compagnes**

<i>Oplismenus burmanii</i>	1	2	2	3
<i>Chlorophytum inornatum</i>	+	+		2
<i>Synedrella nodiflora</i>	i	i		2
<i>Aneilema setiferum</i>			1	1
<i>Oplismenus hirtellus</i>	+			1
<i>Aneilema beniniense</i>	+			1

### 4.3.8 Phytocénoses

Le dendrogramme issu de la CH (Fig. 4.19) des relevés phytocénotiques a été coupé à une distance relative de 13,5 correspondant à 87,5% de l'information restante, ce qui permet de retenir 12 groupes. L'ordination de la matrice par DCA montre que seuls les 3 premiers axes sont significatifs.

L'axe 1 oppose de manière binaire le groupe des 3 relevés de forêt ancienne sur sol hydromorphe (scores élevés) de tous les autres, si bien qu'on peut l'interpréter comme un « gradient » d'hydromorphie (diagramme non représenté). Il est surprenant que nos analyses ne mettent pas en évidence de véritable gradient d'hydromorphie, notre plan d'échantillonnage ayant été conçu de manière à ce que la moitié des relevés soit réalisée sur des sols hydromorphes. Or, dans les jachères, comme dans les forêts anciennes exploitées, le caractère hydromorphe des sols ne semble pas influencer de manière significative la composition floristique. La discrimination floristique entre les 2 types de sol n'apparaît finalement qu'en forêt « primaire ». Ce résultat suggère une plus grande spécialisation de la flore des forêts anciennes par rapport aux forêts secondaires, ces dernières étant « homogénéisées » par les perturbations d'origine anthropique et, par conséquent, moins bonnes indicatrices des conditions édaphiques. Une explication pourrait venir de l'influence du microclimat intraforestier, peut-être plus déterminante que l'hydromorphie des sols pour la structuration des communautés végétales. Un tel résultat a été trouvé et discuté pour des forêts feuillues tempérées soumises à différents régimes de perturbation (Decocq *et al.*, 2004 & 2005). L'évapotranspiration sous une canopée fermée est plus élevée sur un sol humide que sur un sol méso-hydrique ou sec, ce qui

sature l'atmosphère du sous-bois en vapeur d'eau ; le microclimat intraforestier est donc plus propice aux espèces sciaphiles et ombrophiles dans le premier cas.

Si la canopée soit n'est pas encore fermée (cas des forêts secondaires post-culturelles étudiées ici), soit a été ouverte (cas des forêts anciennes exploitées), le microclimat intraforestier est altéré et l'humidité atmosphérique n'est plus suffisante pour les espèces ombrophiles, en particulier durant les saisons sèches. L'ouverture de la canopée est propice aux espèces semi-héliophiles, souvent plus compétitives que les sciaphytes ombrophiles, les premières achevant d'éliminer les secondes. Les horizons superficiels du sol peuvent même s'assécher et leur caractère hydromorphe s'effacer.

Les autres groupes s'ordonnent le long de l'axe 2 (Fig. 4.20), qui est positivement corrélé à l'âge des jachères, les forêts anciennes ayant les scores les plus élevés. Ce second axe peut être interprété comme un gradient de maturité, probablement sous-tendu par un gradient de luminosité décroissante (la végétation est de moins en moins héliophile) et peut-être d'hygrométrie croissante (la végétation est de plus en plus ombrophile). L'axe 3 est d'interprétation plus délicate. Il sépare surtout les 3 premiers groupes de la CH qui correspondent aux jachères les plus jeunes et qui s'étalent le long de cet axe. Ces 3 groupes montrent une composition synusiale suffisamment similaire, pour qu'on les interprète comme 3 variations d'une même phytocénose pionnière, le *Centrosema pubescentis* – *Paulliniocœnetum pinnatae* cœnoass. nov., caractérisé par le *Solano* – *Paullinietum pinnatae* en strate sous-arbustive (Tabl. 4.27) :

- une première variation correspond aux jachères les plus jeunes (< 4 ans), qui n'est qu'une forme fragmentaire de la suivante (col. 1-6) ;
- une variation type (col. 7-13) ;
- une variation hétérogène correspondant aux jachères âgées de 8 à 10 ans, où les ensembles structurels sus-jacents ont commencé à se différencier (col. 14-20).

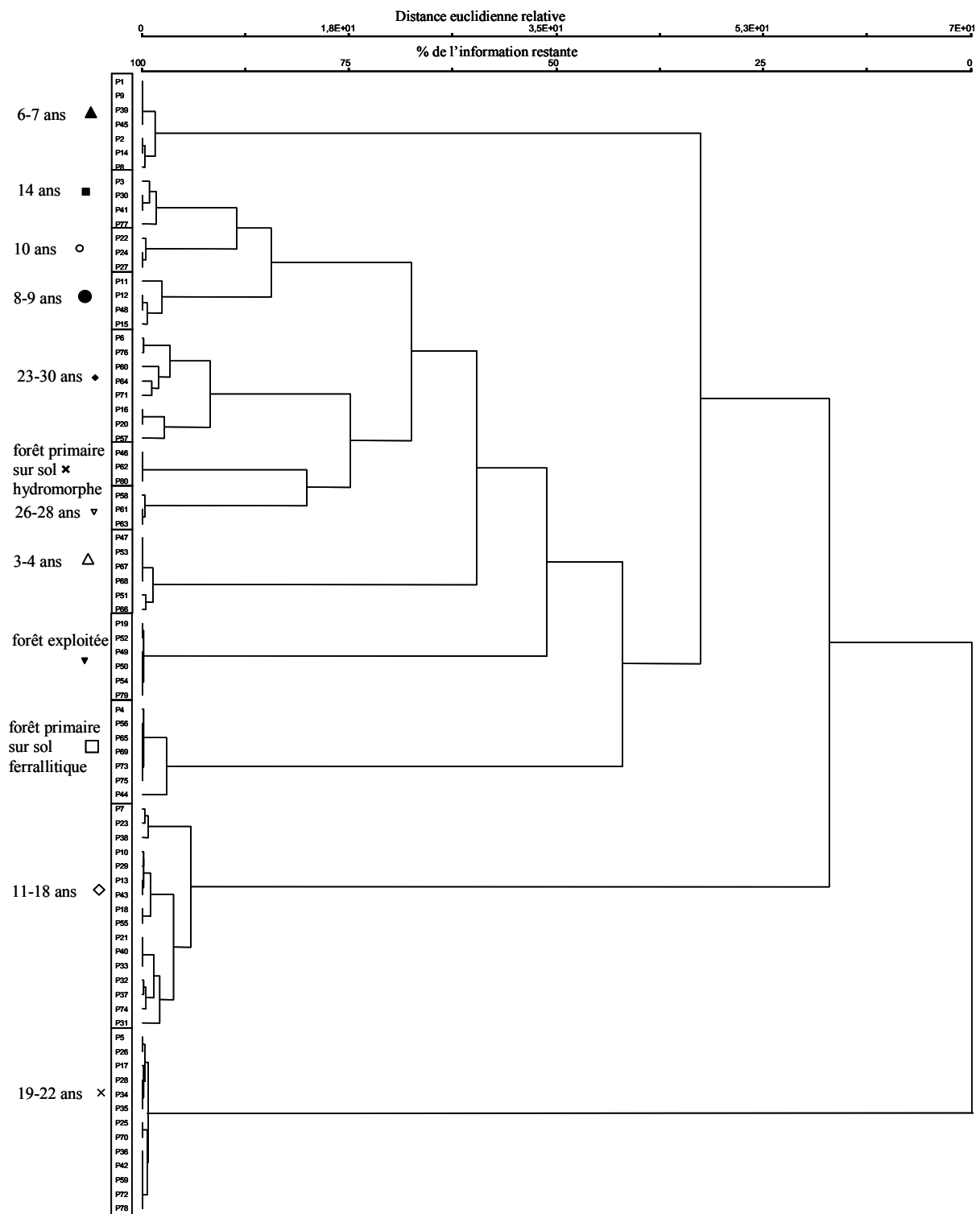
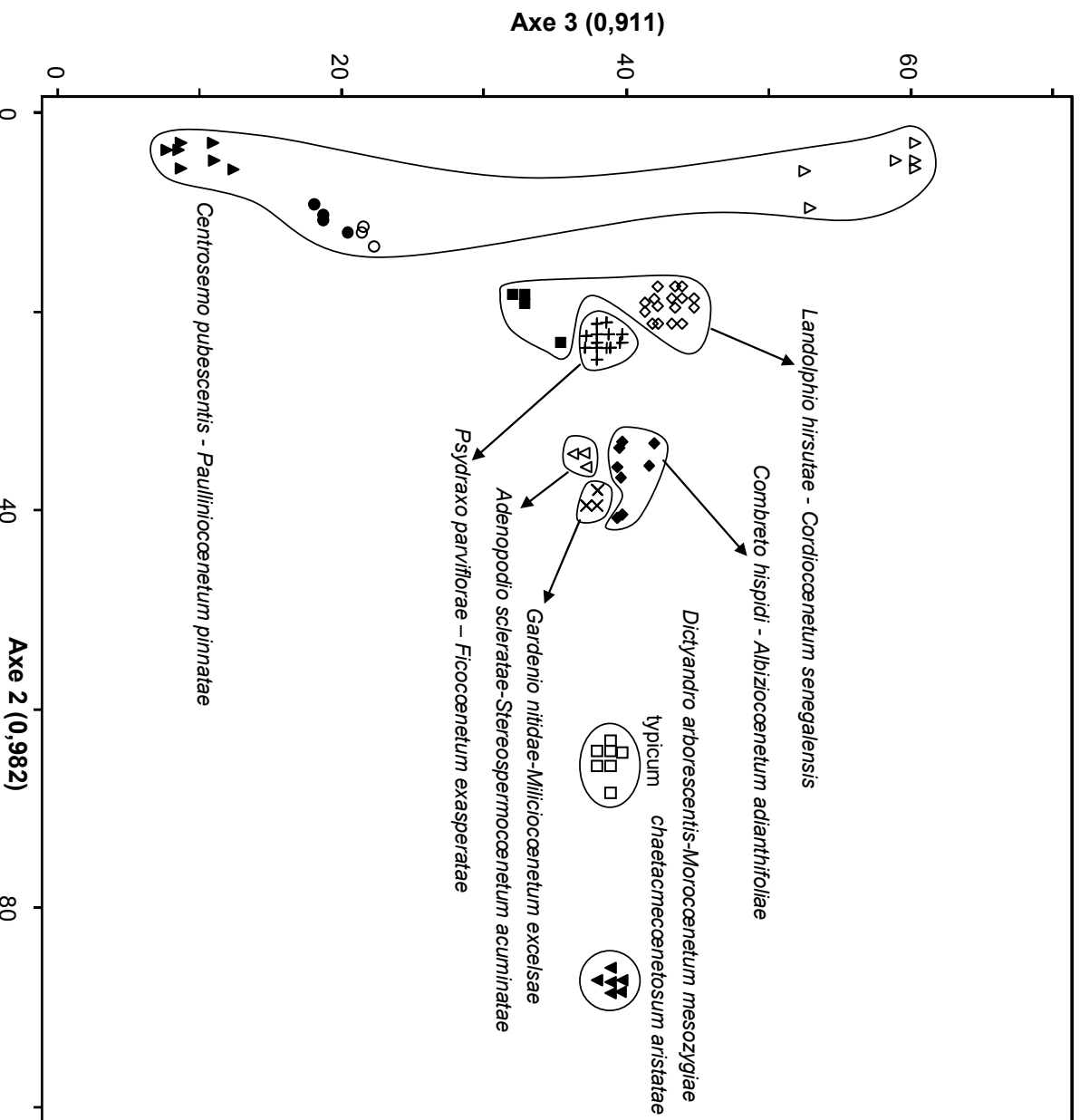


Figure 4.19: Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 80 relevés de phytocœnoses. Pour chaque groupe de relevés, le type de végétation (âges extrêmes pour les jachères) est indiqué et accompagné d'un symbole renvoyant au diagramme de la DCA correspondant (cf. Fig. 4.20).



**Figure 4.20: Plan factoriel défini par les axes 2 et 3 de la DCA effectuée sur les relevés de phytocœnoses. Les points appartenant à un même groupe issu de la CH sont représentés par un même symbole. Les ensembles délimitent les coœnoscœnoses végétales retenues.**

Ces stades pionniers, où *Chromolaena odorata* occupe une large place, correspondent aux recrûs à *Eupatorium odoratum* déjà évoqués par Guillaumet & Adjanooun (1971) et Devineau (1984) et sont proches des recrûs à *Macaranga barteri* décrits par De Namur (1978a) et Alexandre (1978a).

Les jachères âgées, comme les forêts anciennes, occupent une position moyenne sur l'axe 3, avec des scores comparables. Un quatrième groupe, beaucoup plus compact dans le plan factoriel, correspond à des jachères de 11 à 18 ans, surtout caractérisées par l'*Erythrococco* – *Clausenetum anisatae* en strate sous-arbustive et l'*Afzelio-Albizietum zygiae* en strate arborescente dominée. On peut y voir une combinaison originale, le *Landolphio hirsutae* – *Cordiocœnetum senegalensis* cœnoass. nov. (Tabl. 4.27, col. 25-40). On peut inclure dans ce cœnotaxon un ensemble de 4 relevés (col. 21-24), rapprochés du troisième groupe par la CH, mais plus proche du quatrième d'après la DCA, et l'interpréter comme une forme fragmentaire.

Un sixième groupe, encore plus homogène, est surtout caractérisé par le *Clerodendro-Penianthetum palutinervis* en strate sous-arbustive. La différenciation des ensembles structurels est plus avancée et chaque syntaxon constitutif se trouve sous une forme mature. C'est une forêt basse, c'est-à-dire dont la strate arborée dominante n'est pas encore différenciée, au caractère résolument pionnier, qui s'observe dans les jachères de 19 à 22 ans : le *Psydraxo parviflorae* – *Ficoœnetum exasperatae* cœnoass. nov. (Tabl. 4.27, col. 41-53).

Le septième groupe marque la transition, le long de l'axe 2, entre la forêt basse pionnière précédente et les groupes de forêts anciennes. Il est surtout caractérisé par le *Combreto-Bridelietum atroviridis* en strate arbustive basse et par le *Pterygoto-Albizietum adianthifoliae ventilagetosum* en strate arborescente dominante, mais aussi par la maturation des ensembles structurels du sous-bois qui convergent vers les synusies de forêt ancienne. On peut décrire cette forêt secondaire comme étant le *Combreto hispidi* – *Albiziocœnetum adianthifoliae* cœnoass. nov. (Tabl. 4.27, col. 54-61). Ce stade est comparable aux forêts secondaires habituellement rattachées à l'alliance du *Triplochito scleroxyli* – *Terminalion superbae* Lebrun & Gilbert 1954 par les phytosociologues sigmatistes (Kahn, 1982).

À proximité de ce dernier groupe dans le plan factoriel, on trouve 3 relevés dont la combinaison synusiologique est très originale. Ils correspondent aux relevés effectués dans de vieilles jachères où des perturbations anthropiques récentes sont probablement intervenues. À titre provisoire, nous dénommerons cette combinaison *Adenopodio scleratae* –



*Stereospermocœnetum acuminatissimi* cœnoass. nov. (Tabl. 4.27, col. 62-64).

Les 3 derniers groupes correspondent aux relevés effectués en forêts anciennes. Comme nous l'avons vu, les forêts « primaires » sur sol hydromorphe sont très nettement séparées de tous les autres relevés par l'axe 1. Dans le plan factoriel défini par les axes 2 et 3, elles se superposent au groupe des jeunes forêts secondaires précédent. Elles forment une entité originale, très spécialisée sur le plan synfloristique, et notamment caractérisée par le *Colo-Cynometretum megalophyllae* en strate arborescente dominante ; on peut la décrire sous le nom de *Gardenio nitidae – Miliciocœnetum excelsae* cœnoass. nov. prov. (Tabl. 4.27, col. 78-80). Sur sol ferrallitique, cette forêt est remplacée par une autre, dont la combinaison synusiologique est tout aussi originale, avec *l'Anthrocaryo-Ricinodendretum heudelotii* en strate arborée dominante. Ce *Dictyandro arborescentis – Morocœnetum mesozygiae* cœnoass. nov. (Tabl. 4.27, col. 65-71) représente la forêt « primaire » dense semi-décidue caractéristique de ce secteur géographique. Cette cœnoassociation peut être incluse dans le groupe des « forêts à *Celtis* spp. et *Triplochiton scleroxylon* » décrit par Guillaumet & Adjanooun (1971), celui-ci correspondant à l'alliance sigmatiste du *Triplochito-Chrysophyllion perpulchri* Schnell (1952).

Enfin, le dernier groupe, dont les relevés montrent les scores les plus élevés sur l'axe 2, correspond aux forêts villageoises dont une partie des bois a été exploitée de manière extensive. Sa combinaison synusiologique est assez proche de celle de la forêt primaire précédente, sauf que toutes les associations végétales s'y trouvent sous leur variante de dégradation. La meilleure caractéristique, outre l'abondance des lianes, est le *Chaetacmo-Dracaenetum surculosae* en strate sous-arbustive, ce qui nous permet d'élever ce groupe au rang de sous-cœnoassociation sous le nom de *chaetacmecœnetosum aristatae* subcœnoass. nov. (Tabl. 27, col. 72-77).

#### **4.4 Conclusion : le système de recolonisation post-cultural**

L'étude de la dynamique post-culturelle de la végétation a été réalisée de manière synchronique, le long d'une chronoséquence spatiale. On peut émettre l'hypothèse que cette succession spatiale témoigne de ce qui se produit dans le temps, hypothèse qui ne pourrait être validée que par un suivi diachronique de champs abandonnés au sein d'une matrice forestière. D'après les résultats de notre

analyse structurelle et phytosociologique de la végétation, on peut synthétiser l'ensemble et modéliser qualitativement les principales étapes de la succession secondaire post-culturelle à l'aide d'un graphe systémique (Fig. 4.21).

La colonisation initiale du champ se fait via la mise en place d'une fruticée, dès les premières années suivant l'abandon. Au bout de la cinquième année, cette strate sous-arbustive, occupée par le *Solano - Paullinietum pinnatae*, est déjà très dense et dominée quantitativement par l'espèce invasive *Chromolaena odorata*. Entre la cinquième et la dixième année, les premiers arbustes « percent » ces fourrés et assurent la mise en place progressive du *Voacango-Rauvolfietum vomitariae* en strate arbustive basse, puis du *Newbouldio-Millettietum zechiana* en strate arbustive haute, qui n'atteindront leur optimum qu'autour de la quinzième année. Simultanément, l'ombrage que ces 2 communautés occasionnent sur la fruticée induit le passage à une strate sous-arbustive moins héliophile, l'*Erythrococco-Clauseenetum anisatae*. L'ensemble de ces stades pionniers correspond à différentes variations du *Centrosemo-Paulliniocœnetum pinnatae*, cœnoassociation caractérisant la brousse héliophile pionnière post-culturelle. Ces stades initiaux diffèrent radicalement de ceux décrits par Guillaumet & Adjanohoun (1971), qui consistaient en des « recrûs herbeux » à *Imperata cylindrica* ou à *Pennisetum purpureum*. Il est probable que la position d'enclaves à l'intérieur d'une matrice forestière des champs que nous avons étudiés explique cette différence. D'une part, cette matrice pourrait faire écran à la dispersion des Poacées anémochores pré-citées depuis l'extérieur de la forêt. D'autre part, la proximité du réservoir d'espèces forestières favoriserait celles-ci dans le processus de recolonisation, puisqu'elles sont probablement plus abondantes, tant dans la pluie de diaspores que dans la banque de graines du sol, et qu'elles peuvent même se régénérer ou se disperser localement par voie végétative.

Entre la quinzième et la vingtième année, les premiers arbres se superposent aux ensembles structurels précédents, pour former l'*Afzelio-Albizietum zygiae*, qui contient déjà plusieurs futurs grands arbres de l'ensemble structurel supérieur, dont l'optimum est atteint au-delà de la vingtième année. Les strates sous-jacentes prennent toutes un caractère semi-héliophile, les espèces les plus héliophiles disparaissant au profit des premières sciaphytes forestières. La strate herbacée, qui était jusque-là fragmentaire, commence à se structurer et



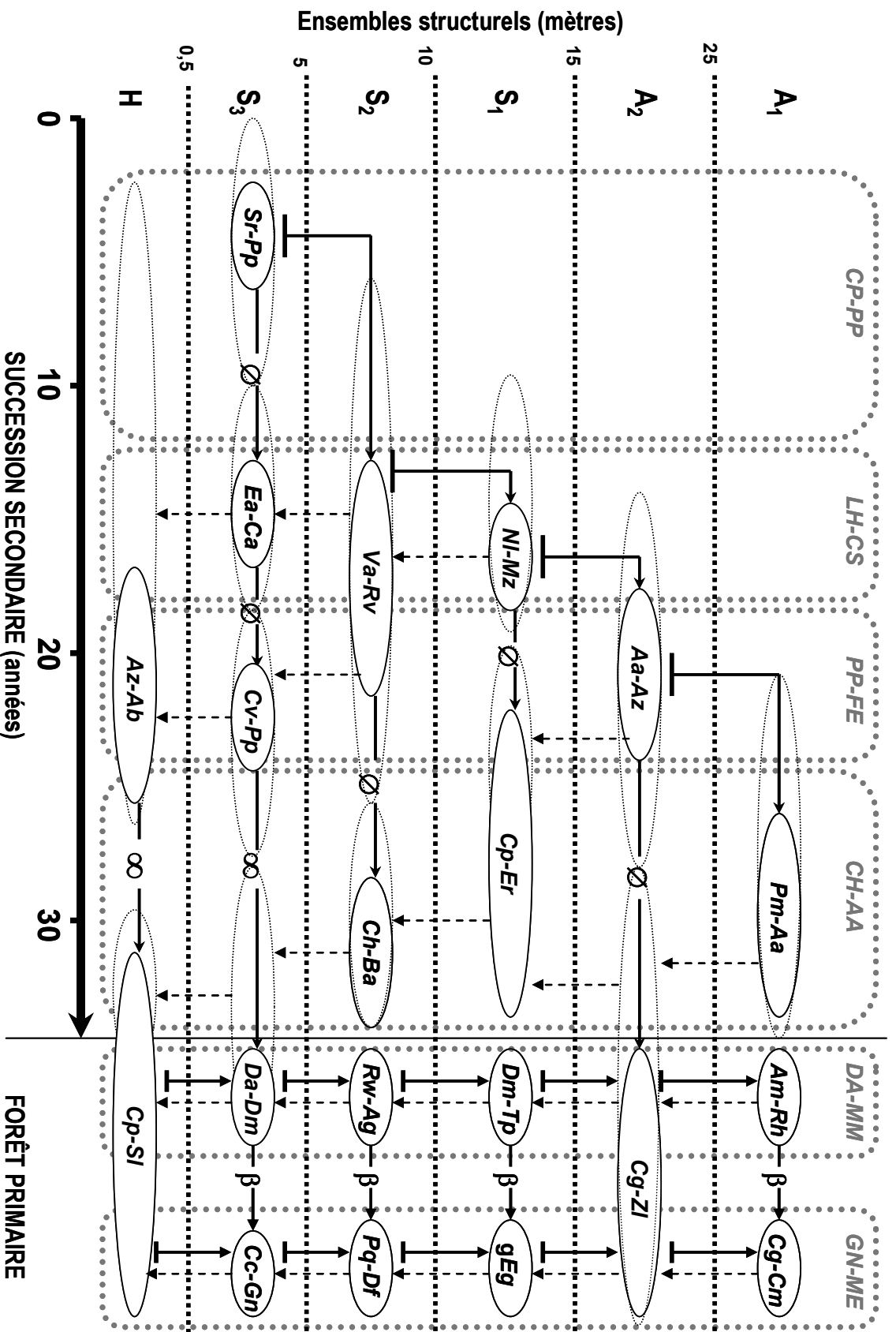


Figure 4.21 : Modélisation systémique qualitative de la succession for estère post-culturale. Légende : ○ : synusties, ○ : formes fragmentaires, □ : phytocénoses, → : transformation spatiale, → : transformation temporelle, ⊥ : subordination, † : superposition, ∞ : évolution progressive, ∅ : obscurissement, β : humidification du sol.

## Légende de la figure 4.21 :

### Coenoassociations

CP-PP : *Centrosema pubescentis* - *Paulliniocænenum pinnatae*  
LH-CS : *Landolphio hirsutae* - *Cordiocænenum senegalensis*  
PP-FE : *Psydraxo parviflorae* - *Ficocænenum exasperatae*  
CH-AA : *Combretum hispidi* - *Albiziocænenum adianthifoliae*  
DA-MM : *Dictyandro arborescentis*-*Morocænenum mesozygiae*  
GN-ME : *Gardenia nitidae*-*Miliciocænenum excelsae*

### Associations synusiales

#### **S<sub>3</sub> : Strate sous-arbustive**

Sr-Pp: *Solano rugosi* - *Paullinietum pinnatae*  
Ea-Ca: *Erythrocoeca anomalae* - *Clausenietum anisatae*  
Cv-Pp: *Clerodendro volubilis* - *Penianthetum palutinervis*  
Da-Dm: *Dictyandro arborescentis* - *Diospyretum monbuttensis*  
Cp-Gn: *Crotonogyno chevalierii* - *Gardenietum nitidae*

#### **S<sub>2</sub> : Strate arbustive basse**

Va-Rv: *Voacango africanae* - *Rauvolfiolum vomitoriae*  
Ch-Ba: *Combretum hispidi* - *Bridelietum atroviridis*  
Rw-Ag: *Rinorea welwitschi* - *Aidietum genipiflorae*  
Pq-Df: *Premno quadrifoliae* - *Drypetetum floribundae*

#### **S<sub>1</sub> : Strate arborescente haute**

Ni-Mz: *Newbouldia laevis* - *Millettiolum zechiana*  
Cp-Er: *Corynantho pachyceri*- *Entadetum rheedei*  
Dm-Tp: *Dichapetalo madagascariensis* - *Trichilietum prieureanae*  
gEg: groupement à *Elaeophorbia grandifolia*

#### **A<sub>2</sub> : Strate arborescente dominée**

Aa-Aa: *Azizelia africanae* - *Albizietum zygiae*  
Cg-Zl: *Combretum grandiflori* - *Zanthoxyletum leprieuri*

#### **A<sub>1</sub> : Strate arborescente haute**

Pm-Aa: *Pterygoto macrocarpae* - *Albizietum adianthifoliae*  
Am-Rh: *Anthocaryo micrasteris* - *Ricinodendretum heudelotii*  
Cg- Cm: *Colo giganteae* - *Cynometretum megalophyllae*

#### **H : Strate herbacée**

Az – Ab: *Acrocero zizanoidis* - *Aneilemetum beniniensis*  
Cp – Sl: *Ctenitido protensae* - *Sansevieretum libericae*

---

accueille l'*Acrocero-Aneilemetum beniniense* qui, avec le *Clerodendro-Penianthetum palutinervis* strate sous-arbustive, représentent les premières associations semi-sciaphiles du sous-bois. Cette forêt basse pionnière correspond au *Psydraxo-Ficocænenum exasperatae*.

Au-delà de la vingtième année, la voûte forestière se met progressivement en place, d'abord sous une forme fragmentaire, puis sous une forme associant un couvert arborescent relativement continu aux premières essences décidues « émergentes » : le *Pterygoto-Albizietum adianthifoliae*, qui semble atteindre son optimum au-delà de la vingt-cinquième année. La superposition de ce nouvel

ensemble structurel, associée à la densification de la strate arborescente dominée, induisent d'importantes modifications floristiques au niveau du sous-bois ; en particulier, les strates arbustives haute et basse hébergent respectivement le *Corynantho-Entadetum rheedei* et le *Combretum-Bridelietum atroviridis*, associations résolument semi-sciaphiles. Cette forêt secondaire coïncide avec le *Combretum-Albiziocœnetum adianthifoliae*, qui marque le retour de la forêt dense semi-décidue. Au fur et à mesure que la forêt se reconstitue, le sous-bois devient de plus en plus sombre et, probablement, plus humide ; les transformations à type d'obscurcissement et d'aéro-humidification constituent donc les « moteurs » de la succession observée au niveau des strates subordonnées.

À ce stade de la dynamique post-culturale, il semble que la survenue d'un épisode de perturbation anthropique, équivalent à l'exploitation extensive du bois, soit capable d'entraîner d'importantes modifications floristiques au niveau des strates arbustive, sous-arbustive et herbacée. Plusieurs groupements végétaux « de dégradation » remplacent les associations pré-citées ; ils sont surtout caractérisés par la co-existence d'espèces rudérales plus ou moins héliophiles avec d'authentiques sciaphytes forestières. Cette forêt au sous-bois perturbé correspond à l'*Adenopodio-Stereospermocœnetum acuminatae* (non représenté sur la Fig. 4.21).

Les plus vieilles jachères étudiées dans ce travail n'avaient que 30 ans. La longueur de notre chronoséquence était donc suffisante pour assister à la remise en place d'une forêt dense semi-décidue pluri-stratifiée et riche en espèces, bien que non encore saturée cœnologiquement puisque le recouvrement des différentes strates est encore bien en deçà de ce qu'il atteint en forêt « primaire ». Cependant, elle ne permet pas d'objectiver un éventuel retour à la forêt « primaire ». Nos résultats viennent donc nuancer ceux de Guillaumet & Adjanooun (1971) ou de Kahn (1982), pour qui la reconstitution de la forêt semi-décidue était rapide, avec une composition floristique climacique très vite atteinte et un stade de « vieille forêt secondaire avec sous-bois primaire » pratiquement escamoté. D'autant plus que, quelles que soient les conditions édaphiques dans lesquelles se met en place le *Combretum-Albiziocœnetum adianthifoliae*, sa composition floristique le rapproche de la forêt « primaire » des sols ferrallitiques. Des six ensembles structurels, seules les strates arborescente dominée (A<sub>2</sub>) et sous-arbustive (S<sub>3</sub>) abritent des formes fragmentaires des associations de la forêt primaire, respectivement le *Combretum-Zanthoxyletum leprieuri* et le *Dictyandro-Diospyretum monbuttensis*. Dans la véritable forêt « primaire » dense semi-décidue, représentée par le *Dictyandro-Morocœnetum mesozygiae*, l'ensemble structurel supérieur (A<sub>1</sub>) est plus recouvrant, plus riche en espèces et possède la physionomie caractéristique des voûtes forestières tropicales semi-décidues, avec l'association d'émergents décidus aux espèces sempervirentes de la matrice. Les ensembles subordonnés sont occupés par des associations végétales plus riches et plus sciaphiles. Cette forêt

« primaire » sur sol ferrallitique est spatialement en liaison dynamique avec la forêt « primaire » sur sol hydromorphe, le *Gardenio-Miliciocœnetum excelsae*.

Enfin, l'exploitation forestière des forêts primaires représente une perturbation majeure capable d'induire une succession secondaire régressive, se traduisant par un enrichissement généralisé des différents ensembles structurels en espèces héliophiles plus ou moins rudérales. L'élément le plus marquant est d'ordre physiologique, avec l'envahissement par les lianes. Dans cette forêt primaire dégradée du *Dictyandro-Morocœnetum chaetacmecœnetosum*, la strate sous-arbustive est la plus affectée puisque se met en place une association originale, le *Chaetacmo-Dracaenatum surculosae*, qui apparaît comme un bon indicateur de perturbation. Il est à noter que c'est la même phytocœnose qui se met en place, quel que soit le niveau d'hydromorphie du sol.

Nos résultats montrent que, si la forêt dense semi-décidue de Côte d'Ivoire est capable de retrouver une structure architecturale très proche de celle de la forêt primaire 30 ans seulement après l'abandon d'un champ inclus dans une matrice forestière, elle ne recouvre ni sa richesse spécifique ni sa composition floristique initiale. À ce stade, deux hypothèses peuvent être formulées : 1) Au-delà de ce délai de 30 ans, une phase de maturation de la jeune forêt secondaire va survenir, qui va probablement durer de plusieurs décennies à quelques siècles et aboutir au rétablissement d'une forêt « primaire », dont les différents ensembles structurels seront cœnologiquement saturés ; 2) La forêt secondaire observée dans les jachères de 30 ans montre que la succession post-culturale de la végétation est « déviante » (*sensu* Decocq, 2000b), c'est-à-dire que la forêt primaire ne se rétablira jamais, mais sera remplacée par une forêt secondaire mature, de structure et de richesse comparables, mais de composition floristique différente. Le véritable scénario est probablement situé quelque part entre ces deux hypothèses. Par ailleurs, le fait que nous n'ayons pu objectiver, ne serait-ce qu'une amorce de la reconstitution de la forêt primaire hygrophile dans les jachères sur sol hydromorphe, suggère que cette forêt est très peu résiliente, voire pas du tout, comparativement à la forêt primaire sur terre ferme. La dynamique régressive du *Gardenio-Miliciocœnetum excelsae* n'est pas différente de celle du *Dictyandro-Morocœnetum mesozygiae*. La destruction du premier pourrait donc être irréversible ou, du moins, très lentement réversible, ce qui justifie de recommander des mesures de conservation particulières.

## **Appendices**

La localisation précise des relevés apparaissant dans les tableaux phytosociologiques est indiquée en **annexe 2**, avec la liste des espèces accidentelles comptabilisées sur la dernière ligne de chaque tableau.

Un synoptique des groupements végétaux, associations végétales synusiales et coenoassociations avec les espèces ayant servi à les nommer est fourni en **annexe 3**.

## Chapitre 5

# **Agencement spatio-temporel des espèces et des communautés végétales : nature, structure et organisation fonctionnelle de la biodiversité**

d'après :

**Kassi NJ & Decocq G.** Spatio-temporal patterns of plant species and community diversity in a semi-deciduous tropical forest under shifting cultivation. *Journal of Vegetation Science* (soumis).

**Résumé** – Nous testons l'hypothèse selon laquelle l'agriculture traditionnelle contribuerait à la diversité végétale dans une forêt semi-décidue afrotropicale non soumise à des perturbations naturelles majeures. Les assemblages d'espèces, les attributs structurels de la diversité et l'évolution des traits de vie sont décrits le long d'une chronoséquence sur 30 ans de champs abandonnés, comparativement aux communautés de forêts « primaires » et de forêts coupées sélectivement. Seulement 6,3% des espèces inventoriées dans les forêts anciennes n'ont pas été observées dans les jachères, alors que 12,3% des espèces sont propres aux jachères. Lorsque la forêt ancienne sur sol ferrallitique est prise comme référence, les analyses de régression linéaire montrent que cette forêt peut recouvrer la structure et la fonction au cours de la quatrième décennie de recolonisation, et la composition spécifique une décennie plus tard. L'invasion précoce des champs par *Chromolaena odorata* ne semble pas altérer durablement la succession secondaire. Les espèces s'assemblent en communautés végétales discrètes le long du gradient successional, en fonction de leurs exigences en lumière, suggérant une partition des niches écologiques. Nous en concluons que, sous certaines conditions, l'agriculture traditionnelle apparaît comme un mode d'exploitation durable des terres, qui peut même contribuer à maintenir un niveau élevé de biodiversité, par la conservation de la mosaïque successionale. Toutefois, la forêt ancienne sur sol hydromorphe et certaines espèces climaciques devraient faire l'objet de mesures conservatoires prioritaires.

**Summary** – This chapter aims at testing whether shifting cultivation contribute to plant diversity in an African semi-deciduous tropical forest lacking large-scale natural disturbance. For this purpose, I surveyed species assemblages, structural attributes of diversity, and shifts in life-history traits along a 30 year-chronosequence of abandoned fields, comparatively to old-growth and selectively logged forest stands. Results show that only 6.3% of the species recorded in the old-growth forest are lacking in secondary stands, while 12.3% are restricted to fallows. When the old-growth forest on ferrallitic soils is taken as the reference, regression analyses indicate that the old-growth forest may recover structure and function during the fourth decade of regrowth, and species composition only one decade later. Early colonization by the invasive *Chromolaena odorata* does not appear to alter secondary succession. Species assembled themselves into discrete plant communities along the successional gradient with respect to their light requirements, suggesting niche partitioning. I conclude that shifting cultivation appears as a sustainable land-use under certain conditions. It may even contribute to the high biodiversity maintenance at the whole forest scale, by conserving the successional mosaic. However, the climax forest on hydromorphic soils and several late-successional tree species should be targetted for conservation priorities.

## 5.1 Introduction

Les forêts tropicales humides de l'Afrique de l'Ouest constituent l'un des écosystèmes les plus diversifiés de la planète, avec un taux d'endémisme élevé, mais font également partie des plus menacés (Archard *et al.*, 2002). Elles sont classées parmi les 25 « points chauds » de la biodiversité mondiale et constituent une priorité en matière de conservation (Myers *et al.*, 2000). Les chablis et la théorie des perturbations intermédiaires sont mis en avant pour expliquer la haute biodiversité de ces forêts (Huston, 1994; Hubbell, 2001). Contrairement à leurs homologues indo-malaises (Huston, 1994), les forêts africaines ne sont pas soumises à des perturbations à grande échelle (*i.e.* cyclones, grands incendies, éruptions volcaniques; Jans *et al.*, 1993). Cependant, dans ces régions, les perturbations anthropiques type du défrichements agricoles et exploitation massive des bois sont considérées comme bien plus destructrices que les perturbations naturelles et même comme la principale cause de la disparition des forêts primaires (Puig, 2001; Wright 2005). Il en résulte un accroissement des surfaces de forêts secondaires en Afrique de l'Ouest (Thomlinson *et al.*, 1996; Guariguata & Ostertag, 2001), où l'exploitation sélective des bois d'œuvre et les défrichements agricoles créent des perturbations beaucoup plus graves que les chablis (Sayer *et al.*, 1992). Ces activités humaines ont des impacts locaux sur le milieu, *e.g.* tassement du sol, feux courants, défrichements, faible enrichissement en matières organiques, et, donc, modifient durablement la végétation en place. Généralement, après leur abandon, les forêts secondaires ne tardent pas à recoloniser ces milieux. Ces forêts anciennes présentent une extraordinaire capacité de résilience puisqu'elles sont capables de retrouver une structure architecturale très proche de la forêt primaire quelques années seulement après l'abandon des terres agricoles, même si elle ne retrouve ni sa richesse spécifique ni sa composition floristique initiale (Chinea, 2002; Kassi & Decocq, *sous presse*). L'impact des perturbations anthropogènes dans les forêts tropicales a été mis en évidence seulement récemment (Gomez-Pompa & Kaus, 1992; Denevan, 1992; Clark, 1996). Des données récentes sont venues suggérer un rôle non négligeable des activités humaines du passé sur la biodiversité actuelle des forêts tropicales (van Gemerden, 2003b). C'est le mythe de la forêt « vierge » qui s'émiette au fur et à mesure de l'accumulation des connaissances archéologiques dans les pays des régions tropicales (Willis *et al.*, 2004). Il est désormais admis que nombre d'entre elles ont été le siège d'une activité humaine relativement intense ne modifiant pas la structure ou la diversité spécifique, mais influençant la composition spécifique (Zimmerman *et al.*, 1995; Guariguata & Ostertag, 2001; Chinea, 2002). Ce que nous prenions hier comme une forêt primaire doit aujourd'hui être considérée comme une vieille forêt secondaire (Denevan, 1992) et serait, en fait, le produit de plusieurs siècles de succession secondaire suite à l'abandon des terres agricoles (Bush & Colinvaux, 1994). Si cette hypothèse est

vraie, alors les perturbations anthropiques actuelles, y compris les défrichements agricoles, pourraient plutôt contribuer au maintien de la haute biodiversité de ces forêts plutôt que la menacer, comme cela est couramment admis (Myers *et al.*, 2000 ; Puig, 2001 ; Archard *et al.*, 2002 ; Wright, 2005). Dans une telle perspective, la conservation des successions secondaires pourrait être une meilleure solution que la création de réserves intégrales pour assurer la conservation de la biodiversité dans ce type de forêts secondaires âgées. Une connaissance approfondie de l'impact des activités humaines sur la biodiversité et la dynamique forestières est donc un besoin urgent pour concevoir des stratégies efficaces de gestion durable des paysages et des systèmes agro-forestiers (Brown & Lugo, 1994 ; Uhl *et al.*, 1990).

Par ailleurs, les surfaces des forêts secondaires devraient encore s'accroître au cours du XXI<sup>ème</sup> siècle en raison de la croissance démographique, de l'industrialisation et de l'urbanisation, qui sont à l'origine d'un abandon des activités agricoles traditionnelles (Wright, 2005). Curieusement, bien que des modèles de succession post-culturale en région tropicale aient été développés par le passé (Brown & Lugo, 1990 ; Finegan, 1996 ; Guariguata & Ostertag, 2001 ; Martin, 2004), peu d'études ont porté sur les forêts tropicales africaines. De plus, l'accent a souvent été mis sur les quelques espèces dominant les différents stades de la succession, de sorte que les aspects fondamentaux de la dynamique post-culturale demeurent encore mal compris (Finegan, 1996 ; Foster *et al.*, 1999). D'un point de vue fonctionnel cependant, un écosystème peut recouvrer son fonctionnement longtemps avant que la composition floristique initiale ne se restaure, dans l'hypothèse où ce dernier événement puisse même se produire (Guariguata & Ostertag, 2001). Alors que le nombre d'espèces dans les forêts secondaires peut approcher celui des forêts « primaires » au bout de seulement quelques décennies de jachère, le retour à la composition floristique initiale est un processus beaucoup plus long, en particulier pour les espèces arborescentes de la canopée, du fait de leur longévité importante et donc de leur faible vitesse de remplacement (Finegan, 1996 ; Denslow & Guzman, 2000). Nous pourrions même nous interroger sur l'opportunité d'une restauration de la composition floristique de la forêt « primaire » dans des forêts secondaires qui ont déjà recouvré leurs fonctions.

Dans ce contexte nous avons mis en place une étude visant à comprendre la distribution des espèces et leur assemblage en communautés végétales le long d'une chronoséquence de 30 ans, de jachères incluses dans une matrice de forêt dense semi-décidue, afin de vérifier que cette forêt ancienne, considérée comme primaire, est capable de se régénérer après un épisode cultural. En particulier, nous testons l'hypothèse d'une partition des niches le long du gradient successional post-cultural, qui permettrait à des espèces aux exigences écologiques et aux traits de vie contrastés de coexister et de contribuer ainsi à une biodiversité élevée à l'échelle de l'ensemble du massif. Plus spécifiquement, nous allons tenter de répondre aux questions suivantes :



(1) Est-ce que les espèces s'accumulent et s'assemblent en communautés pendant la succession secondaire ?

(2) Est-ce que la forêt « primaire » se reconstitue, *i.e.*, est-ce que la composition floristique des jachères matures tend vers celle des forêts anciennes?

(3) Comment l'organisation fonctionnelle des communautés (*i.e.*, les traits de vie des espèces) évolue-t-elle avec la maturation forestière ?

## **5.2 Aire d'étude**

Cf. Chapitre 2

## **5.3 Méthode**

### **5.3.1 Plan d'échantillonnage et relevés**

Cf. Chapitre 2

### **5.3.2 Analyse des données**

#### *Assemblages d'espèces*

Nous avons construit une matrice floristique contenant les 80 relevés, dans laquelle les indices d'abondance-dominance ont été transformés conformément aux recommandations de van der Maarel (1979) en vue des analyses numériques. Afin de rechercher si les espèces s'assemblaient en communautés discrètes le long de la chronoséquence, nous avons d'abord soumis cette matrice à une classification hiérarchique ascendante (CH) en utilisant la méthode de Ward et les distances euclidiennes relatives comme mesure de distance. Une analyse des espèces indicatrices (ISA ; Dufrêne & Legendre, 1997) nous a aidé à couper le dendrogramme et à choisir le nombre optimal de groupes. La significativité de chaque valeur indicatrice a été testée par la différence entre la valeur observée et la moyenne des valeurs obtenues après 1 000 permutations aléatoires (test de Monte Carlo ;  $p < 0,05$ ). Nous avons ensuite testé si l'âge des jachères était un facteur significatif dans le regroupement des relevés par la CH à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ) ; cette analyse n'a porté que sur les 64 relevés de jachères.

Dans un second temps, afin d'examiner les relations entre les différents groupes issus de la CH, d'une part, et les relations entre ces groupes et de potentiels gradients écologiques d'autre part, nous avons eu recours à des techniques d'ordination. Pour éviter une trop forte distorsion de la structure réelle du jeu de données, nous avons suivi les conseils d'Økland (1990). D'abord, une analyse des correspondances détendancées (DCA) est utilisée pour mettre en évidence des gradients dans la composition floristique des relevés, *i.e.*, des variables environnementales qui permettent de faire

correspondre l'abondance des espèces à un modèle explicite de réponse de ces espèces à ces gradients. Ensuite, une ordination non paramétrique (NMS) permet de configurer les relevés dans un espace défini par un nombre fixé de dimensions et d'optimiser la correspondance entre l'ordre des rangs et les distances des relevés dans le diagramme d'ordination et les dissimilarités floristiques inter-relevés. La DCA a été conduite avec les options standards, ré-étalonnage non linéaire des axes et pondération des espèces rares en fonction de leur fréquence. Pour la NMS, nous avons utilisé l'indice de Sørensen comme mesure de similarité. Une solution en deux dimensions a été trouvée avec un maximum de 200 itérations et 30 simulations avec des données aléatoires. Le stress et l'instabilité finaux étaient respectivement de 7,9 et 0,0036. Les axes issus de la DCA et de la NMS ont été comparés grâce au coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman ( $p < 0,05$ ). Une forte corrélation a été interprétée comme étant faveur d'un gradient principal. Quand les deux méthodes d'ordination produisaient des axes concordants, nous avons recherché la relation entre l'âge des jachères et le score du relevé correspondant sur les axes de la DCA à l'aide de corrélations de Spearman (Økland, 1990).

### ***Attributs structurels de la diversité***

Pour chacun des 80 relevés, nous avons calculé les attributs structurels de diversité suivants : richesse spécifique (S), indice de diversité de Simpson (D), indice de diversité de Shannon ( $H'$ ) et indice d'équitabilité de Pielou ( $J'$ ) (cf. chapitre 2). Nous avons également calculé deux coefficients de similarité en utilisant l'indice de Sørensen. Tout d'abord, nous avons calculé une similarité intra-groupe (*i.e.*, inter-relevés) notée  $\beta_1$ , pour mesurer la variabilité de la composition spécifique à chaque stade de la succession (entre tous les relevés d'un même groupe issu de la CH). Ensuite, comme nous avons considéré la forêt sur sol ferrallitique comme état de référence, nous avons calculé la similarité entre chaque groupe d'espèces de la chronoséquence et le groupe de forêts primaires ( $\beta_2$ ). Le groupe de forêts anciennes sur sol hydromorphe n'a pas été pris comme référence puisque nous avons montré précédemment (cf. chapitre 4) que l'humidité du sol n'avait pas d'influence significative sur la composition floristique des jachères. Afin d'examiner leur évolution le long de la succession post-culturelle, tous ces indices, ainsi que le recouvrement des différentes strates de végétation ont été introduits dans des analyses de régression linéaire en fonction du temps, pour les 64 relevés de jachères. Enfin, pour évaluer si la succession secondaire convergait vers la forêt « primaire », nous avons comparé les attributs structuraux de la végétation des jachères les plus âgées (groupe issu de la CH) et ceux de la forêt primaire sur sol ferrallitique à l'aide d'un test non paramétrique U de Mann & Whitney ( $p < 0,05$ ).

### ***Organisation fonctionnelle***

Suivant les recommandations de Weiher *et al.* (1999), nous avons retenu des fonctions associées aux trois défis fondamentaux auxquels les plantes doivent faire face : la dispersion, l'établissement et la persistance. Comme il n'existe aucune base de données sur les traits de vie des espèces, ni pour la Côte d'Ivoire ni pour l'Afrique de l'Ouest en général, nous avons choisi un ensemble de traits de vie qui étaient déjà disponibles dans la littérature ou qui pouvaient être facilement mesurés sur le terrain ou en herbier (Tabl. 2.5). Il a été démontré que ces traits étaient corrélés avec une ou plusieurs des trois fonctions précitées (Weiher *et al.*, 1999). Nous avons également inclus le type de phytochorie (*sensu* White, 1986) dans nos analyses, comme mesure de la spécialisation et de la valeur patrimoniale de la flore : plus le nombre d'endémiques est important, plus la flore est spécialisée et plus elle possède une valeur patrimoniale élevée. La proportion relative de chaque trait de vie et de chaque phytochorie a été calculée pour chaque groupe issu de la CH. Pour les 64 relevés de jachères, ces proportions ont été introduites dans des régressions linéaires contre le temps. Les proportions obtenues pour le groupe des jachères les plus âgées et pour des relevés de forêt primaire sur sol ferrallitique ont finalement été comparées à l'aide d'un test non paramétrique U de Mann & Whitney ( $p < 0,05$ ).

Toutes les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel PC-Ord® v.5 (McCune & Mefford, 2001) pour les analyses multidimensionnelles (CH, ISA, DCA, NMS) et du logiciel Statview® pour les tests statistiques univariés.

## 5.4 Résultats

### 5.4.1 Assemblages d'espèces

Les 80 relevés comptaient 365 plantes vasculaires parmi lesquelles 115 (31,5%) étaient présentes dans moins de 10% des relevés. À ces espèces, on peut en ajouter quatre autres uniquement présentes comme rémanents : *Entandrophragma angolense*, *E. candollei*, *E. cylindricum* et *Milicia regia* et 6 autres espèces cultivées mais souvent présentes dans les vieilles jachères (*Theobroma cacao*, *Coffea arabica*) ou seulement dans les plus jeunes jachères (< 15 ans) : *Musa sapientum*, *Dioscorea alata*, *D. cayenensis* et *Manihot esculenta*. Nous avons inventorié dans l'ensemble des jachères 340 espèces (93,1%), parmi lesquelles 42 (12,3%) n'ont pas été observées dans les relevés de forêts (e.g. *Clerodendrum capitatum*, *Elaeis guineensis*, *Kyllinga erecta*, *Momordica charantia*, *Trema orientalis*, *Rauwolfia vomitaria*, *Setaria barbata*). Dans les dix relevés de forêts anciennes, 287 espèces (78,6%) ont été inventoriées, parmi lesquelles 18 (6,3%) n'ont pas été observées dans les jachères (e.g. *Leptaspis zeylanica*, *Didymosalpinx abbeokutae*, *Amorphophallus johnsonii*, *Robynsia glabrata*). Deux espèces (0,7%) sont propres aux forêts anciennes sur sol ferrallitique (*Diospyros monbuttensis* et *Lonchocarpus cyanescens*) et 3 (1,0%) sont spécifiques aux forêts sur sol hydromorphe (*Crotonogyne chevalieri*, *Cuviera nigrescens* et *Rothmannia whitfieldii*). Les six relevés de forêts exploitées contenaient 198 espèces (54,2%), dont 2 (1,0%) leur étaient spécifiques (*Stephania dinklagei* et *Chaetacme aristata*) et 4 (2,0%) étaient rencontrées uniquement dans ces forêts exploitées et les forêts sur sol ferrallitique (*Rhigiocarya racemifera*, *Holoptelea grandis*, *Eragrostis tenella* et *Ximenia americana*).

La classification hiérarchique des 80 relevés, suivie de l'analyse des espèces indicatrices, ont permis de retenir 14 groupes en coupant le dendrogramme à une distance euclidienne relative de 12,0 (Fig. 5.1). Ces groupes coïncident parfaitement avec les 11 classes d'âges des jachères (I à XI) et les 3 types forestiers (XII : forêt villageoise exploitée XIII : forêt ancienne sur sol ferrallitique et XIV : forêt ancienne sur sol hydromorphe). L'âge de la jachère est le principal déterminant des groupes ( $H = 78,1$  ;  $p < 0,0001$ ), avec une séparation nette entre les jeunes jachères (< 22 ans) des autres jachères. Ces jeunes stades sont surtout des broussailles peu structurées, caractérisées par des espèces de la strate sous-arbustive ( $S_3$ ). Ils sont largement dominés par une espèce invasive, *Chromolaena odorata*, qui occupe à elle seule plus de 75% de la couverture végétale. Les quatre premiers groupes (I à IV) sont floristiquement semblables et riches en espèces héliophiles pionnières (e.g. *Paullinia pinnata*, *Solanum rugosum*, *Centrosema pubescens*, *Lantana camara*, *Mallotus oppositifolius*,



*Urera oblongifolia*). Cet ensemble correspond à la première décennie de la recolonisation végétale. Les groupes V et VI sont caractérisés par l'apparition des espèces arbustives (e.g., *Lanea welwitschii*, *Pergularia daemia*, *Cordia senegalensis*, *Musanga cecropiodes*), qui mettent en place la strate arbustive basse (S<sub>2</sub>) et la strate arbustive haute (S<sub>1</sub>), entre la 10<sup>ème</sup> et la 15<sup>ème</sup> années après l'abandon des champs. De même, les groupes VII et VIII, qui englobent les jachères de 16-22 ans, sont caractérisées par de petits arbres héliophiles pionniers (e.g., *Ficus exasperata*, *Trichilia monadelpha*, *Mezoneuron benthamianum*), des lianes (e.g., *Salacia baumanii*, *Azelia africana*), ainsi que de petites espèces ligneuses tolérant l'ombre (e.g., *Psyrax parviflora*, *Rauvolfia vomitoria*, *Celtis zenkeri*) et les premières espèces herbacées (e.g. *Oplismenus burmanii*, *Acroceras zizanoides*, *Streptogyna crinita*). La deuxième branche du cluster est surtout caractérisée par des espèces de la strate arborescente dominée (A<sub>2</sub>), e.g., *Albizia adianthifolia*, *A. zygia* et *Triplochiton scleroxylon*. Les deux groupes de forêts secondaires (X et XI, 23-30 ans) sont clairement séparés des trois groupes de forêts anciennes (groupes XII, XIII et XIV). La composition floristique de ces vieilles jachères est caractérisée par des espèces cicatricielles longévives à croissance rapide (e.g., *Albizia adianthifolia*, *Ceiba pentandra*) et de nombreuses lianes (e.g., *Cissus aralioides*). Les groupes de forêts anciennes possèdent le plus grand nombre d'espèces indicatrices. Elles sont caractérisées par les grands arbres (A<sub>1</sub>), e.g., *Ricinodendron heudelotii*, *Celtis zenkeri*, *Triplochiton scleroxylon*, *Morus mesozygia*, *Nesogordonia papaverifera*, *Mansonia altissima*, de grandes lianes, e.g., *Neuropeltis acuminata*, *Calycobolus africanus*, et par des espèces sciaphiles de la strate sous-arbustive (S<sub>3</sub>), e.g., *Turraea heterophylla*, *Connarus africanus*, *Anchomanes difformis*, *Diospyros monbuttensis*, *Dictyandra arborescens*. La CH sépare également nettement les relevés de forêts anciennes en fonction du type de sol (ferrallitique ou hydromorphe) puisque chacun des deux groupes a sa composition floristique propre, alors que le type de sol n'est pas un facteur de discrimination floristique pour les jachères. Les relevés du groupe XII se différencient des autres relevés de forêts par un appauvrissement en grands arbres, exploités comme bois d'œuvre (e.g., *Nesogordonia papaverifera*, *Mansonia altissima*). Un autre groupe (groupe IX) est fortement séparé des autres ; il est caractérisé, d'une part, par des espèces de milieux dégradés (e.g. *Rottboellia cochinchinensis*, *Anthocleista djalonensis*) ou ouverts (e.g. *Adenopodia sclerata*), rencontrées habituellement dans les premiers stades de la reconstitution, et, d'autre part, par l'absence de formes juvéniles de certaines espèces forestières de la canopée (e.g., *Celtis zenkeri*).

Les différences de composition floristique mises en évidence par la CH se retrouvent au niveau du diagramme de la NMS, qui confirme la distinction de 14 groupes (Fig. 5.2). La concordance des principaux gradients identifiés par la NMS et la DCA est confirmée par les corrélations élevées entre les scores des relevés sur les axes de la DCA et de la NMS (NMS<sub>1</sub> et DCA<sub>1</sub>):

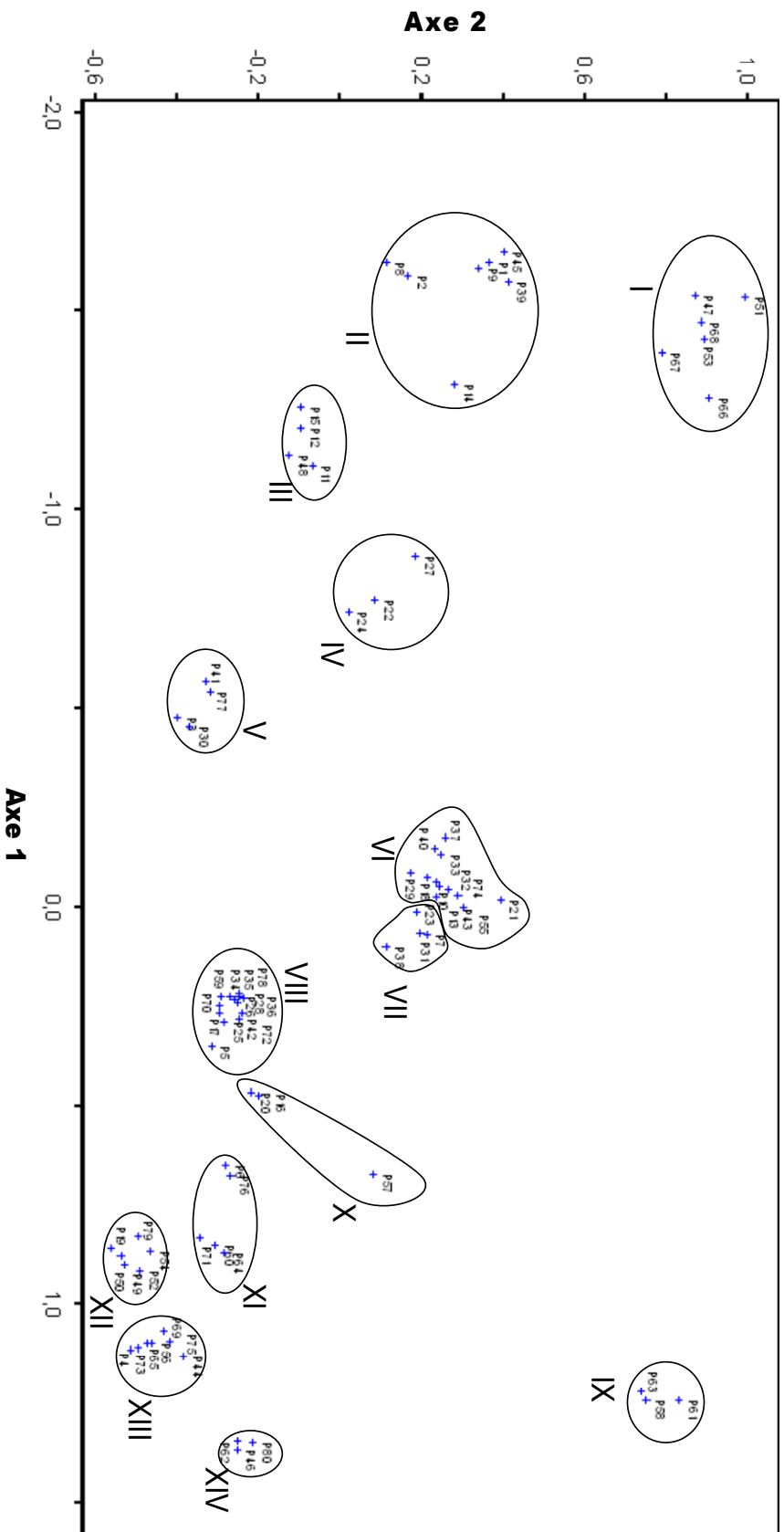
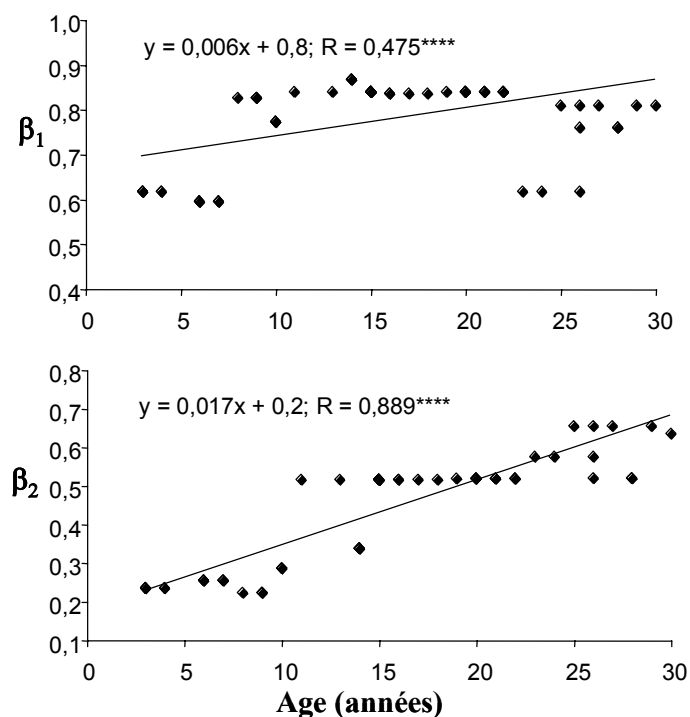


Figure 5.2 : Projection des 80 relevés dans le diagramme défini par les deux premiers axes de l'ordination non paramétrique (NMS). Les chiffres romains renvoient aux groupes issus de la classification hiérarchique (cf. Fig. 5.1).

chevauchent pas dans le diagramme de la NMS, ce qui met en évidence le caractère discret des communautés végétales se succédant, ainsi que la bonne synchronisation des successions secondaires d'une jachère à l'autre. L'enchaînement temporel des communautés végétales apparaît assez bien à travers l'ordination des relevés le long de l'axe 1 de la NMS, les jeunes jachères se concentrant vers l'extrémité gauche et les relevés de forêts anciennes vers l'extrémité droite. Ce gradient successional est confirmé par la bonne corrélation entre les scores des relevés sur l'axe 1 de la DCA et l'âge de la jachère ( $\rho = -0,901$ ,  $p < 0,0001$ ). La convergence de composition floristique des forêts secondaires vers la forêt ancienne est évidente à la lecture du diagramme de la NMS et confirmée par la forte corrélation entre  $\beta_2$  et l'âge de la jachère ( $\rho = 0,889$ ,  $p < 0,0001$ ). D'après l'équation de la droite de régression linéaire de  $\beta_2$  en fonction du temps (Fig. 5.3), la forêt secondaire recouvrerait la composition floristique de la forêt primaire environ 50 ans seulement après l'abandon du champ.



**Figure 5.3 : Diagramme de régression linéaire des similarités floristiques intra-relevé ( $\beta_1$ ) et inter-relevés ( $\beta_2$ ) en fonction de l'âge des jachères (n = 64).**

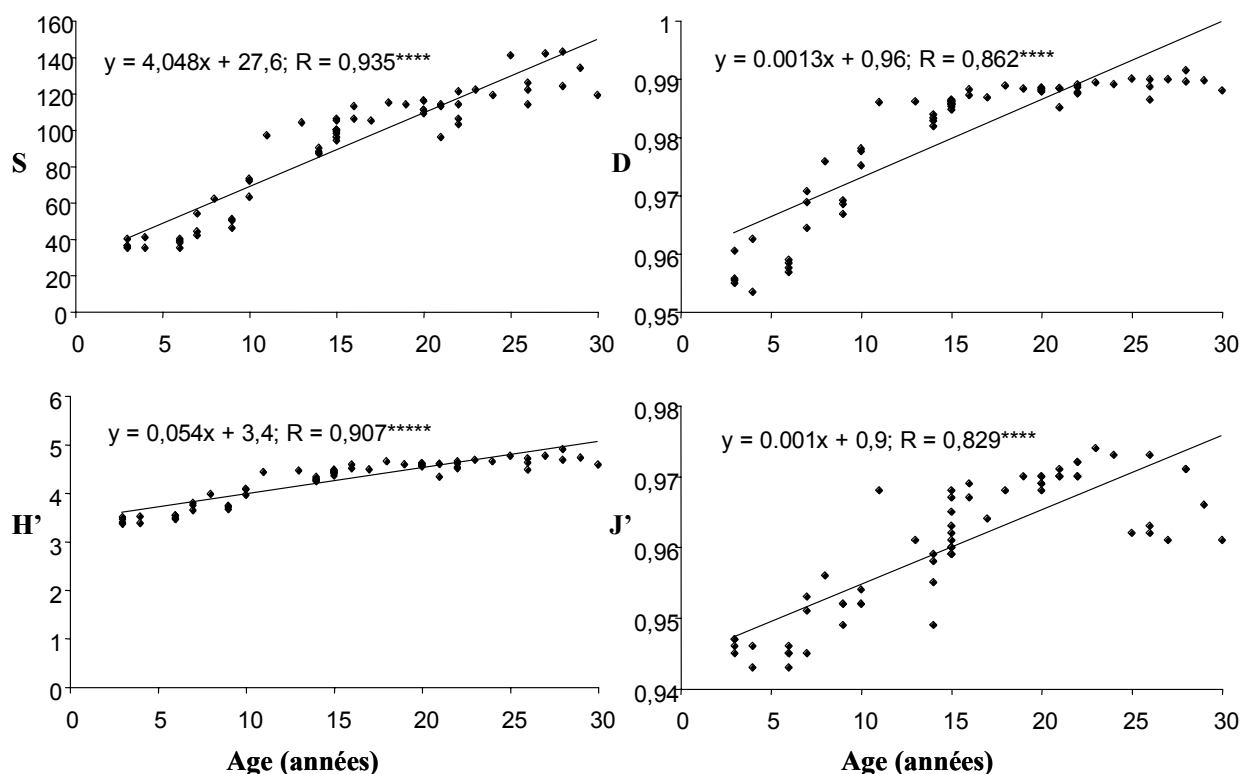
L'interprétation de l'axe 2 est moins évidente. Les plus jeunes jachères (groupe I) et un groupe de 3 relevés déjà séparé par la CH (groupe IX) montrent les scores les plus élevés, tandis que deux groupes de forêts anciennes (groupes X et XI) ont les scores les plus bas. Tous les autres groupes se répartissent entre ces deux extrêmes.



Plus les jachères sont jeunes et plus la dispersion des relevés dans le plan factoriel de la NMS est importante. Ceci suggère une plus forte variabilité de la composition floristique dans les stades initiaux de la recolonisation forestière, ce qui est d'ailleurs confirmé par la corrélation positive entre  $\beta_1$  et l'âge de la jachère (Fig. 5.3).

#### 5.4.2 Attributs structurels de la diversité

Tous les indices de diversité sont fortement corrélés avec l'âge de la jachère (Fig. 5.4). La richesse spécifique augmente régulièrement avec l'âge le long de la chronoséquence, atteignant 141 espèces dans les jachères de 30 ans. Mais cette valeur reste inférieure à celle observée en forêt ancienne (Tabl. 5.1). D'après l'équation de la droite de régression linéaire de la richesse spécifique en fonction du temps, les jachères atteindraient la richesse spécifique des forêts anciennes 32 ans seulement après l'abandon des cultures. Les indices de Simpson (D) et de Shannon (H') augmentent régulièrement avec l'âge des jachères, puis atteignent une asymptote respectivement autour de 0,99 et de 4,7 vers l'âge de 15 ans. Néanmoins, ils restent toujours inférieurs aux valeurs recensées dans les relevés de forêts anciennes non perturbées.



**Figure 5.4: Diagrammes des régressions linéaires des attributs structurels en fonction de l'âge des jachères (n = 64).** S : richesse spécifique, D : indice de diversité de Simpson, H' : indice de diversité de Shannon, J' : indice d'équitabilité de Pielou.

**Tableau 5.1 : Comparaison des attributs entre vieilles jachères (n = 5) et forêts anciennes sur sol ferrallitiques (n= 7)**

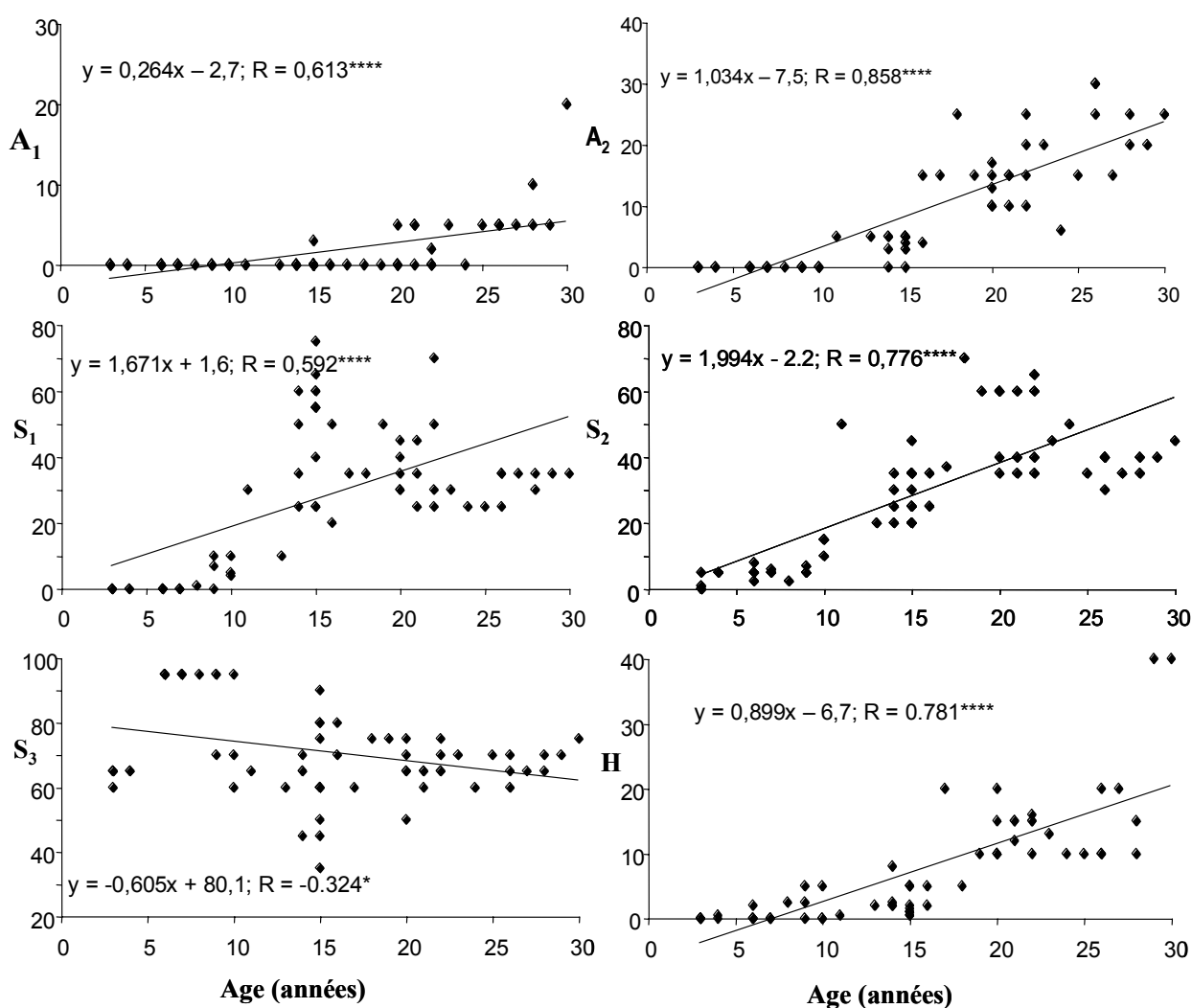
	Vieilles jachères	Forêt anciennes	U
<b>Attributs structurels de diversité</b>			
S	132,0	156	*
D	0,99	0,99	**
H'	4,7	4,8	**
J'	0,96	0,96	ns
<b>Recouvrement des strates</b>			
A <sub>1</sub>	8	47,9	**
A <sub>2</sub>	20	47,1	**
S <sub>1</sub>	33	42,9	**
S <sub>2</sub>	39	46,4	ns
S <sub>3</sub>	70	86,4	**
H	26	37,1	ns
<b>Phytochories</b>			
GC	48,9	49,5	ns
GCW	7,9	9,8	ns
GC-S	9,5	8,2	ns
AM	0,9	1,1	**
AT	17,9	16,9	ns
PA	7,1	6,6	ns
Pal	1,2	1,1	ns
Aam	1,4	1,5	ns
Pan	9,5	5,4	ns
<b>Type biologique</b>			
Chaméphytes	3,3	2,7	**
Géophytes	3,8	3,7	ns
Hémicryptophytes	2	3,3	**
Nanophanérophytes	12,7	12,5	ns
Microphanerophytes	23,4	25	**
Mésophanérophytes	15,1	13,0	**
Mégaphanérophytes	6,7	7,1	ns
Thérophytes	0,8	0,0	**
Épiphytes	0,8	1,4	**
<b>Lianes</b>	31,8	31,2	ns
<b>Espèces épineuses</b>	10	7,5	**
<b>Morphologie foliaire</b>			
Simple-entière	81,3	77,48	**
Simple-disséquée	59,0	12,9	**
Composée-pennée	15,509	18,136	*
Composée-palmée	13,746	3,097	**
<b>Dimensions foliaires</b>			
Microphyllé	88,3	88,3	ns
Mésophyllé	9,8	10,1	ns
Macrophyllé	1,7	1,5	ns
<b>Durée de vie de la feuille</b>			
Feuilles caduques	33,3	25,4	**
<b>Pilosité foliaire</b>			
Feuilles pubescentes	27,1	25,6	*
<b>Type de dissémination</b>			
Anémochorie	31,3	33,0	ns
Endozoochorie	60,2	59,2	ns
Epizoochorie	6,9	6,1	ns
Barochorie	1,0	0,9	ns
<b>Type de diaspore</b>			
Petite	88,8	88,6	ns
Moyenne	9,4	10,1	ns
Grosse	1,8	1,3	ns

**Légende :**

Les valeurs moyennes ainsi que les résultats du test de Mann & Whitney (U) sont indiqués (ns :  $p \geq 0,05$ , \* :  $p < 0,05$ , \*\* :  $p < 0,01$ ). S : richesse spécifique, D : indice de Simpson, H' : indice de diversité de Shannon, J' : indice d'équitabilité de Pielou, A<sub>1</sub> : strate arborescente haute, A<sub>2</sub> : strate arborescente dominée, S<sub>1</sub> : strate arbustive haute, S<sub>2</sub> : strate arbustive basse, S<sub>3</sub> : strate sous-arbustive, H : strate herbacée, GC: Guinéo-congolaises, GCW : Guinéo-Congolaises endémiques ouest-africaines, GC-S : zone de transition entre les secteurs Guinéo-congolais et Soudaniens, AM: Afro-Malgaches, AT : Afrotropicales, PA : Pluri-régionales africaines, Pal : Paléotropicales, Aam : Afro-américaines, Pan : Pantropicales.

L'indice d'équitabilité de Pielou augmente régulièrement jusqu'à l'âge de 20-25 ans, où il atteint un pic autour de 0,98 avant de diminuer légèrement à 0,96. Cette dernière valeur est proche de celle observée en forêt ancienne.

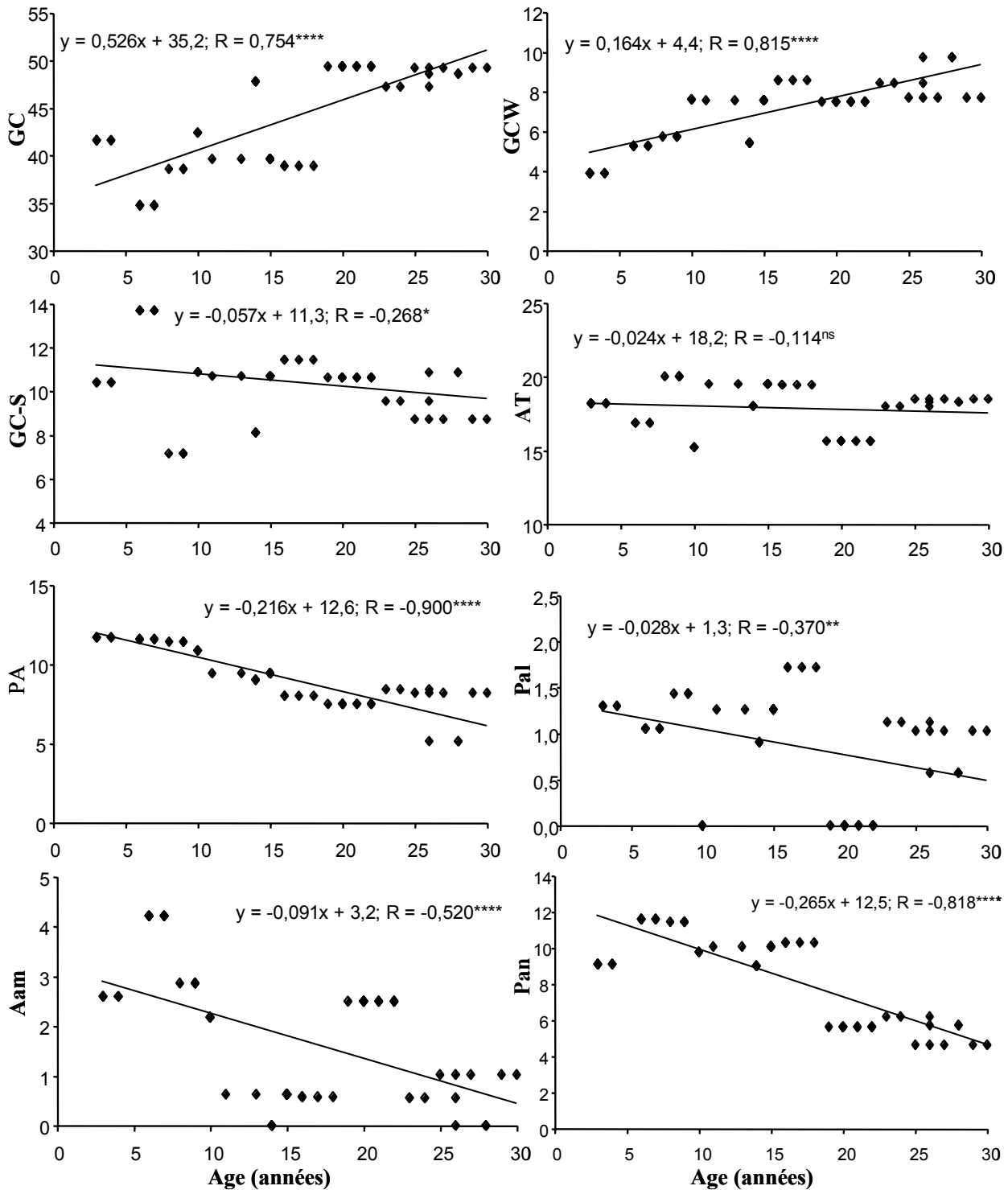
Le recouvrement des différentes strates de végétation augmente le long de la chronoséquence à l'exception de la strate  $S_3$  (Fig. 5.5). Les jachères de moins de 10 ans sont dominées par des espèces sous-arbustives et arbustives basses (strates  $S_3$  et  $S_2$ ). Les arbustes hauts et les petits arbres mettent en place respectivement les strates  $S_1$  et  $A_2$  au cours de la deuxième décennie. C'est également à cet âge que commence à se développer la strate herbacée (H). Les espèces de la voûte forestière (strate  $A_1$ ) n'apparaissent que durant la troisième décennie. Seules les strates  $S_2$  et H atteignent des valeurs de recouvrement comparables entre dans les vieilles jachères de 30 ans et la forêt ancienne ; les autres strates conservent un recouvrement significativement plus faible que dans la forêt ancienne.



**Figure 5.5 :** Diagrammes des régressions linéaires du recouvrement des différentes strates en fonction de l'âge des jachères (n = 64). A<sub>1</sub> : strate arborescente haute, A<sub>2</sub> : strate arborescente dominée, S<sub>1</sub> : strate arbustive haute, S<sub>2</sub> : strate arbustive basse, S<sub>3</sub> : strate sous-arbustive, H : strate herbacée.

### 5.4.3 Phytochories et traits de vie

On remarque qu'il y a une nette tendance à la spécialisation de la flore le long de la chonoséquence (Fig. 5.6). En début de succession, on note une proportion élevée des espèces



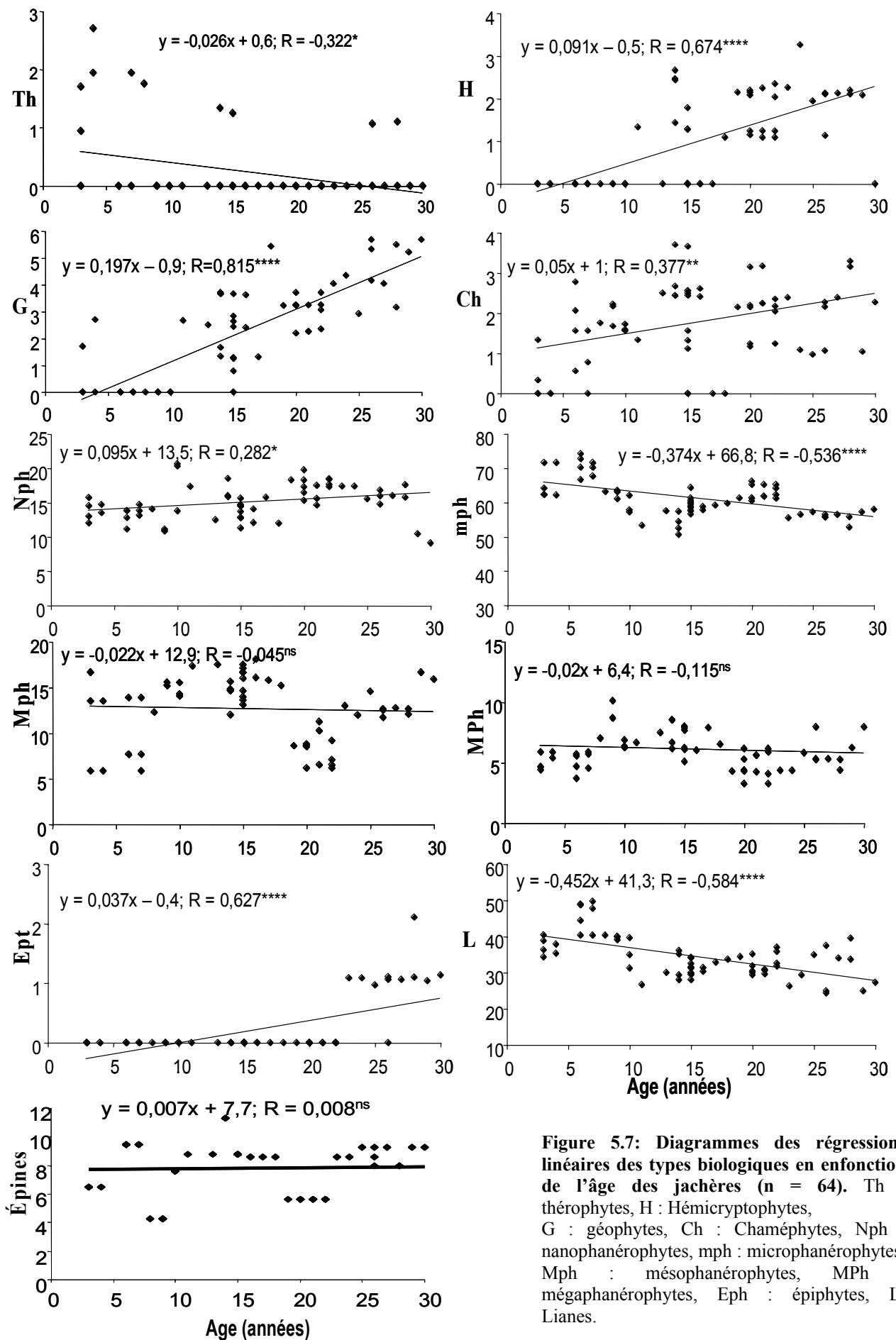
**Figure 5.6: Diagrammes des régressions linéaires de la proportion des différentes phytochories en fonction de l'âge des jachères (n = 64).** GC : Guinéo-congolaises, GCW : Guinéo-congolaises endémiques ouest-africaines, GC-S : zone de transition entre les régions Guinéo-Congolaises et Soudaniennes, AT : afrotropicales, PA : plurirégionales africaines, Pal : Paléotropicales, Aam: Afro-américaines, Pan : Pantropicales.

à larges distributions (*i.e.*, PA, Pan, Aam), qui diminue ensuite avec l'âge. Les endémiques guinéo-congolaises (*i.e.*, GC, GCW) s'accumulent rapidement le long du gradient successional, à mesure que la richesse spécifique augmente, passant de moins de 40% dans les jeunes jachères à 60% dans les vieilles jachères. Les proportions des autres phytochories varient peu (AM, Pal, GC-S) ou pas (AT) le long de ce même gradient. Il n'y a pas de différence significative entre le spectre des phytochories des jachères matures et celui des forêts anciennes (Tabl. 5.1).

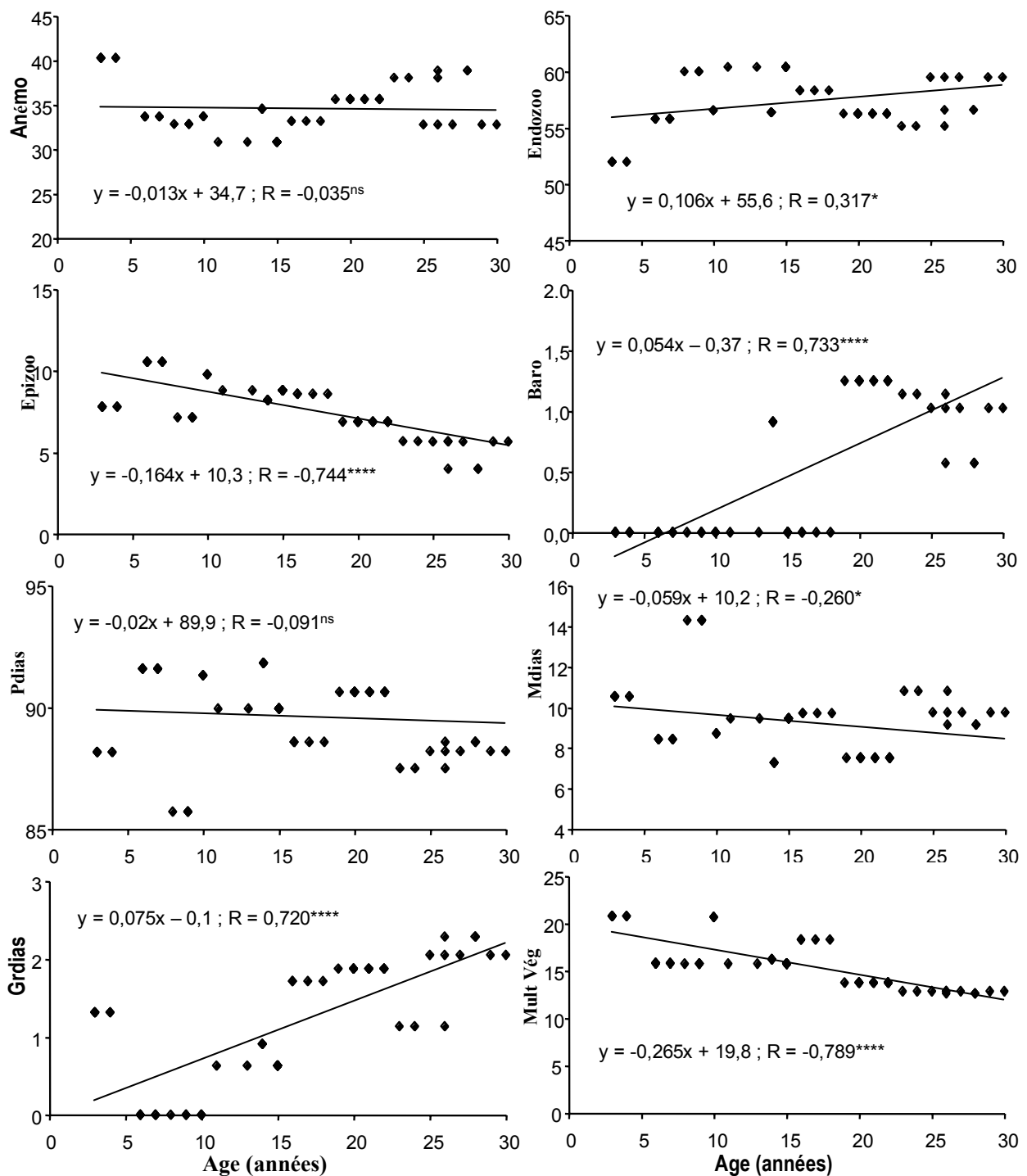
La régression des traits de vie en fonction de l'âge des jachères met en évidence plusieurs tendances le long du gradient successional. Nous ne retrouvons pas de changement majeur du spectre des types biologiques le long de la chronoséquence, toutes les communautés végétales étant quantitativement dominées par les microphanérophytes, même si leur proportion diminue au cours du temps (Fig. 5.7). Les proportions de chaméphytes, de nano-, méso- et mégaphanérophytes varient peu le long de la chronoséquence. Les géophytes, les hémicryptophytes et les épiphytes, qui restent des types marginaux, n'apparaissent seulement qu'après 10, 10 et 23 ans respectivement. Les thérophytes ne sont principalement présentes que dans les très jeunes jachères. Le spectre biologique des vieilles jachères est semblable à celui des forêts anciennes, avec toutefois une plus faible proportion de microphanérophytes et d'hémicryptophytes et une plus forte proportion de thérophytes, de chaméphytes et de mésophanérophytes (Tabl. 5.1). Dans les jeunes jachères, jusqu'à 50% des espèces sont des lianes. Ce pourcentage a tendance à s'infléchir au cours du temps pour approcher celui des forêts anciennes (*ca.* 30%). La proportion des espèces épineuses ne varie pas le long de la chronoséquence, *ca.* 10% (Fig. 5.7), mais reste plus élevée que celle observée en forêt ancienne (7,5% en moyenne).

Concernant les modes de dispersion des diaspores, alors que les proportions d'espèces endozoochores et anémochores qui sont les principaux modes de dispersion restent globalement constantes le long de la chronoséquence, on observe simultanément une diminution de la proportion d'espèces épizoochores et une augmentation de celle des espèces barochores (Fig. 5.8). La plupart des espèces produisent de petites diaspores et légères, mais la proportion des espèces à grosses diaspores augmente progressivement, passant de 0 à environ 3%, approchant les valeurs recensées dans les forêts anciennes.

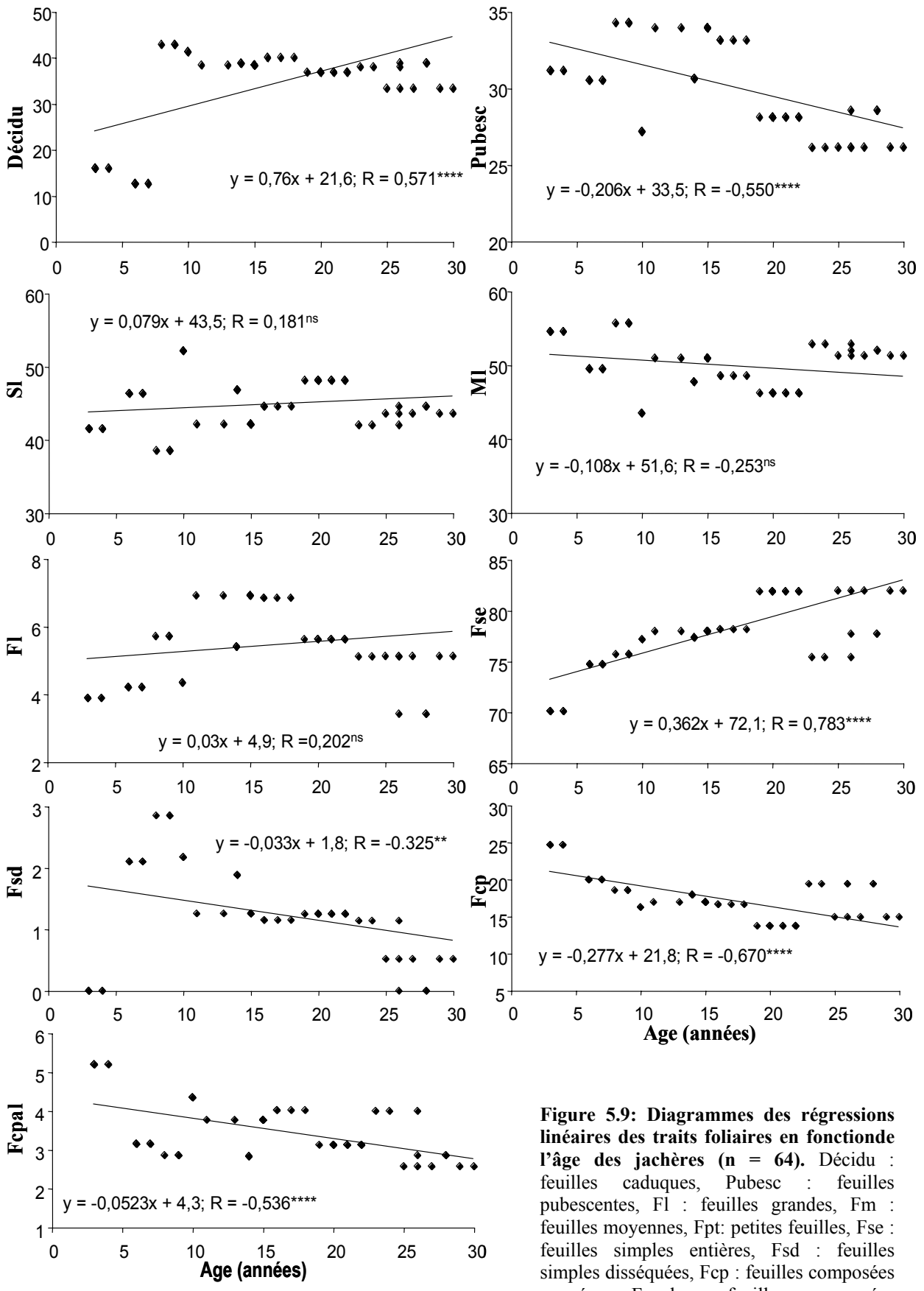
Les espèces sempervirentes dominent les communautés végétales de moins de 8 ans (Fig. 5.9). Puis, les espèces à feuilles caduques s'accumulent rapidement, atteignant des proportions plus élevées dans les jachères que dans les forêts anciennes (Tabl. 5.1).



**Figure 5.7: Diagrammes des régressions linéaires des types biologiques en fonction de l'âge des jachères (n = 64).** Th : thérophytes, H : Hémicryptophytes, G : géophytes, Ch : Chaméphytes, Nph : nanophanérophytes, mph : microphanérophytes, Mph : mésophanérophytes, MPh : mégaphanérophytes, Eph : épiphytes, L : Lianes.



**Fig. 5.8 :** Diagrammes des régressions linéaires du mode de dissémination des diaspores en fonction de l'âge des jachères (n = 64). Anémo: anémochorie, Endozoo : endozochorie, Epizoo : épizochorie, Baro : barochorei, Grdias : Grosses diaspores, Mdias: diaspores moyennes, Pdias : petites diaspores, Mult vég : multiplication végétative.



**Figure 5.9: Diagrammes des régressions linéaires des traits foliaires en fonction de l'âge des jachères (n = 64).** Décidu : feuilles caduques, Pubesc : feuilles pubescentes, FI : feuilles grandes, Fm : feuilles moyennes, Fpt : petites feuilles, Fse : feuilles simples entières, Fsd : feuilles simples disséquées, Fcp : feuilles composées pennées, Fcpal : feuilles composées palmées.



Les dimensions foliaires ne varient presque pas le long de la chronoséquence et ne diffèrent guère de celles des forêts anciennes. De façon assez étonnante, le pourcentage des espèces à feuilles simples et entières augmente de manière significative, alors que ceux des espèces à feuilles simples disséquées et composées (pennées et palmées) diminuent régulièrement. Cette tendance devrait s'inverser au cours de la succession, puisque les forêts anciennes ont un pourcentage plus élevé en feuilles simples et entières que les vieilles jachères. Simultanément, la proportion d'espèces à feuilles glabres augmente au détriment des espèces à feuilles pubescentes, mais reste inférieure à celle des forêts anciennes (Tabl. 5.1).

## **5.5 Discussion**

### **5.5.1 Diversité des espèces dans l'espace**

La forêt classée de Sanaimbo consiste en une mosaïque de forêts secondaires d'âge varié incluses dans une matrice de forêt ancienne. Nos résultats montrent clairement que l'âge de la jachère est le principal facteur expliquant la structuration des espèces en communautés végétales ; il en explique également les organisations structurelle et fonctionnelle (diversité  $\alpha$ ). Cela suggère que le processus d'assemblage des espèces est déterministe. Par conséquent, la composition floristique des communautés végétales post-culturelles serait prédictible une fois le réservoir local d'espèces et l'âge des jachères connus, conformément aux règles de coexistence des espèces de la théorie des niches (Chase & Leibold, 2003 ; Silvertown, 2004). Les végétations secondaires différant par leur âge offrent des conditions d'habitat et de ressources variées, en particulier en ce qui concerne la disponibilité en lumière dans le sous-bois, de telle sorte que les niches écologiques et, donc, les assemblages d'espèces se différencient le long de la chronoséquence, permettant la coexistence de nombreuses espèces à l'échelle de cette dernière dans son ensemble. Nous notons cependant une grande variabilité dans la composition floristique des jachères les plus jeunes par rapport aux jachères plus âgées, comme l'indiquent d'ailleurs les résultats de la CH, de la NMS et les valeurs élevées de  $\beta_1$ . C'est d'ailleurs aussi le cas des 3 relevés du groupe IX ; rétrospectivement, nous avons retrouvé que ces 3 jachères avaient vraisemblablement subi des coupes illégales de bois dans un passé récent. Ainsi, le deuxième axe de la NMS peut être interprété comme un gradient de perturbation. Ces résultats suggèrent que le hasard peut jouer un rôle dans les premiers stades de la recolonisation des champs abandonnés. Un tel phénomène a d'ailleurs déjà été décrit pour des systèmes pionniers sous le nom de « chaos phytosociologique » (Decocq, 1999). Il peut s'agir d'un problème de dispersion limitée comme le

suggère le faible pourcentage d'espèces barochores et/ou à grosses diaspores dans ces jeunes jachères. L'importance de la dispersion des diaspores dans les successions secondaires post-culturelles a déjà été mise en évidence par plusieurs auteurs (Charles-Dominique, 1986 ; Aide & Cavelier, 1994 ; Duncan & Duncan, 2000 ; Guarigata & Ostertag, 2001). Les communautés pionnières sont dominées par des espèces à petites diaspores (*e.g.*, *Trema orientalis*, *Strophanthus hispidus*, *Rauwolfia vomitoria*). Bien que peu d'études ont porté sur le potentiel des espèces tropicales à constituer une banque de graines (Garwood, 1989), les espèces à petites graines sont reconnues pour former une banque de graines permanente contrairement aux espèces à grosses graines (Thompson *et al.*, 1993). De ce fait, ces espèces peuvent perdurer sous forme de graines dans le sol durant la phase culturale, puis germer une fois le champ abandonné. De plus, nous avons retrouvé une proportion importante d'espèces capables de multiplication végétative (*e.g.*, *Baphia pubescens*, *Adenia lobata*, *Ficus spp.*). On peut supposer que ces espèces ont pu survivre aux pratiques culturelles et se régénérer par des organes souterrains (*e.g.*, souches, racines, rhizomes, tubercules). À l'image de la régénération forestière dans les trouées de chablis (Brokaw & Busing, 2000), l'emplacement des champs peut considérablement influencer sa dynamique de recolonisation. Comme les trouées, les clairières culturelles sont créées plus ou moins au hasard et donc les espèces à multiplication végétative et/ou à banque de graines qui étaient déjà en place avant le défrichement devraient avoir un avantage compétitif sur les espèces qui doivent se disperser depuis la forêt ancienne environnante. Notons cependant que nous avons aussi retrouvé des proportions élevées d'espèces anémochores et zoochores (*e.g.*, *Chromolaena odorata*, *Cola nitida*, *Panicum spp.*), qui ont probablement colonisé ces anciens champs après l'ouverture de la canopée.

Les forêts exploitées par des coupes sélectives contribuent peu à la diversité de l'ensemble de la forêt, puisque leur composition floristique est intermédiaire entre celle des vieilles jachères et celle des forêts anciennes intactes. Seules deux espèces cicatricielles étaient propres à ces parcelles.

Nous concluons que l'assemblage des espèces dans les jachères est conforme aux règles de la théorie des niches, qui prédisent un assemblage déterministe des espèces en communautés végétales le long du gradient successional, en particulier en fonction de leur exigence en lumière. Toutefois, le hasard peut jouer un rôle non négligeable dans les jeunes stades en raison des différences dans les capacités individuelles des espèces pionnières à se disperser et à persister. Ceci contribue à la biodiversité élevée de la forêt classée de Sanaïmbo dans son ensemble (diversité  $\gamma$ ), puisque 93,1% des espèces du réservoir local ont été retrouvées dans l'ensemble des jachères et 12,3% des espèces leur étaient propres puisque non observées dans les relevés de forêt ancienne.

### 5.5.2 Diversité des espèces dans le temps

Les communautés végétales issues de la CH et leur ordination le long du premier axe de la NMS, ainsi que les attributs structurels de la diversité sont fortement corrélés avec l'âge des jachères. Ces observations sont en accord avec des travaux antérieurs sur les successions secondaires post-culturelles en forêt tropicale, qui ont mis en évidence que l'âge était le meilleur facteur prédictif du rétablissement des attributs structurels de la diversité (Zimmerman *et al.*, 1995 ; Aide *et al.*, 1996 ; Guariguata & Ostertag, 2001 ; Chinaia & Helmer 2003). Dans ces conditions, nous nous autorisons une substitution de l'espace par le temps pour extrapoler les données spatiales recueillies le long d'une chronoséquence à une séquence temporelle de stades dynamiques (Adler & Lauenroth, 2003 ; Kratz *et al.*, 2003). Une telle procédure de substitution de l'espace par le temps est en effet largement admise dans l'étude des successions écologiques, particulièrement lorsqu'une dynamique est fortement directionnelle (Pickett, 1989). Elle repose sur le postulat de l'isomorphisme spatio-temporel (Decocq, 2004). D'après nos résultats, nous pouvons distinguer trois étapes principales qui correspondent approximativement aux trois premières décennies de la succession.

La première décennie de succession post-culturelle est caractérisée par la dominance de quelques espèces héliophiles pionnières (*e.g.*, *Solanum rugosum*, *Trema orientalis*, *Ficus exasperata*, *Albizia adianthifolia*), et plus particulièrement par une espèce invasive exotique, *Chromolaena odorata*, dont le recouvrement excède le plus souvent 75% pendant les premières années de la recolonisation. Ceci explique les faibles valeurs de S, D, H' et J' en début de succession. Ce phénomène a été fréquemment rapporté dans les successions secondaires (Richards, 1996). *Chromolaena odorata* est devenu une espèce largement répandue dans toutes les zones forestières d'Afrique tropicale où il colonise préférentiellement les milieux perturbés (Gauthier, 1992). Cette espèce serait capable d'inhiber la succession secondaire, d'une part en empêchant les espèces végétales héliophiles de se régénérer sous son couvert et, d'autre part, en empêchant les souches de rejeter (Gauthier, 1992 ; Ayichedehou, 2000), conformément au « modèle d'inhibition » de Connell & Slatyer (1977) (cf. chapitre 1). Nos résultats ne confirment pas cette hypothèse, puisqu'ils montrent au contraire que l'abondance de *Chromolaena odorata* diminue nettement avec l'âge des jachères, ce qui suggère que cette espèce invasive est rapidement éliminée par les espèces de plus haute stature. En effet, la mise en place progressive des strates S<sub>2</sub> et S<sub>1</sub> par les arbustes et jeunes arbres pionniers (*e.g.*, *Albizia* spp., *Ficus exasperata*, *Musanga cecropioides*) semblent induire un ombrage fatal à *Chromolaena odorata*. Par conséquent, *Chromolaena odorata* ne semble pas altérer la succession secondaire, comme le montre la rapide augmentation de la richesse spécifique et du recouvrement des strates arbustives au cours du temps, classiquement rapportée pour les successions secondaires en zone tropicale (Saldarriaga *et al.*, 1988).

La deuxième décennie de recolonisation est marquée par l'émergence des espèces arborescentes pionnières, d'abord à faible longévité, puis à longévité plus élevée, mais toujours héliophiles (e.g., *Ficus exasperata*, *Albizia zygia*, *Azelia africana*, *Trichilia monadelpha*, *Acacia kamerunensis*). Ce sont surtout des espèces sempervirentes à grandes feuilles composées et pubescentes, qui bâtissent une canopée basse (strate A<sub>2</sub>). Cette communauté végétale et tout particulièrement *Ficus exasperata* sont considérés comme jouant un rôle clé dans la reconstitution de la forêt. D'abord, le recouvrement important de ces espèces intercepte une grande partie de la lumière et restaure un véritable microclimat forestier dans le sous-bois (Kudzo, 1990 ; Gautier, 1992). La principale conséquence en est le dépérissement des arbustes héliophiles, parmi lesquels *Chromolaena odorata*, et l'installation dans le sous-bois d'espèces sous-arbustives semi-héliophiles à semi-sciaphiles (e.g., *Rauvolfia vomitaria*, *Celtis zenkeri*, *Mansonia altissima*, *Antiaris africana*) et des premières herbacées tolérantes aux faibles éclaircissements (e.g., *Oplismenus burmanii*, *O. hirtellus*, *Acroceras zizanoïdes*, *Aneilema beniniense*, *Streptogyna crinita*). Ensuite, les troncs de ces arbres pionniers servent de supports aux lianes, très abondantes durant les premiers stades de la succession et qui contribuent au rétablissement du microclimat forestier (Bertault, 1986 ; Schnitzer & Bongers, 2002). La faible dispersion des relevés dans le diagramme de la NMS et les faibles valeurs de  $\beta_1$  indiquent un processus fortement directionnel et déterministe, quelle que soit la communauté végétale ayant démarré la succession. Ces résultats suggèrent que la succession post-culturale à Sanaimbo s'effectue selon le « modèle de tolérance » (Connell & Slatyer, 1977), qui prédit que les changements dans l'abondance relative des espèces au cours du temps sont causés par la compétition interspécifique pour les ressources (cf. Chapitre 1). Les espèces post-pionnières ou climaciques sont capables de se développer malgré de faibles ressources en lumière (i.e., elles tolèrent de faibles niveaux de luminosité), que des espèces plus pionnières les aient précédées ou pas, éventuellement en éliminant ces dernières par exclusion compétitive.

La troisième décennie correspond à la mise en place d'une forêt secondaire mature, semi-décidue. L'architecture forestière y est comparable à celle des forêts anciennes. La strate arborescente dominante (A<sub>1</sub>) est dominée par de grands arbres héliophiles à longévité importante (e.g., *Albizia adianthifolia*, *Ceiba pentandra*). Plusieurs traits de vie caractéristiques des forêts primaires prennent de l'importance, e.g., grosses diaspores barochores, épiphytisme, feuilles caduques, feuilles entières et glabres. Nos résultats confirment ceux de Howorth & Pendry (2006), qui ont mis en évidence que le début de la succession secondaire post-culturale était caractérisé par de petites espèces héliophiles à petites diaspores et à grandes feuilles, alors que les stades terminaux étaient dominés par des grandes espèces sciaphiles à grosses diaspores et à petites feuilles. Notons que la proportion d'espèces épineuses dans les jachères matures est plus élevée que dans les forêts primaires ; nous ne sommes pas

en mesure d'en fournir une explication claire à ce stade de nos recherches (rôle d'une pression plus importante des herbivores ? adaptation à la faible hygrométrie du microclimat forestier ?). Trente ans après l'abandon des champs, les attributs structurels de la diversité (S, D, H' et J') et la composition floristique des jachères approchent ceux des forêts anciennes, mais restent néanmoins significativement différents. La longueur de notre chronoséquence est donc trop courte pour objectiver un « retour » de la forêt dense semi-décidue « primaire ». Selon les résultats des régressions linéaires, la forêt secondaire recouvrerait sa structure vers l'âge de 32 ans, son organisation fonctionnelle au cours de la quatrième décennie de recolonisation et sa composition floristique initiale vers l'âge de 50 ans. Ceci est en accord avec les travaux de Guarigata *et al.* (1997), qui montraient que les forêts tropicales retrouvaient plus rapidement leur structure que leur composition après un épisode de perturbation. Ceci peut s'expliquer par le fait que les premières espèces de la canopée (*e.g.*, *Albizia adianthifolia*, *Ceiba pentandra* dans notre étude) sont longévives (50 -100 ans) et que, par conséquent, les espèces arborescentes de fin de succession ne peuvent devenir dominantes que bien des siècles plus tard dans la succession (Finegan, 1996).

Par conséquent, une quatrième étape dans cette succession secondaire devrait consister en la maturation de cette forêt secondaire et la mise en place progressive d'une vieille forêt secondaire, qui tendrait progressivement vers la forêt primaire, notamment en s'enrichissant en espèces sciaphiles dans le sous-bois (*e.g.*, *Turraea heterophylla*, *Connarus africanus*, *Anchomanes difformis*, *Dictyandra arborescens*). La plupart des espèces caractérisant la canopée des forêts anciennes de notre aire d'étude (*e.g.*, *Ricinodendron heudelotii*, *Celtis zenkeri*, *Triplochiton scleroxylon*, *Morus mesozygia*, *Neuropeltis acuminata*, *Nesogordonia papaverifera*, *Mansonina altissima*) sont déjà présentes sous forme juvénile dans les jachères de 30 ans. Ceci montre que ces espèces germent et s'établissent dès le début de la succession et qu'elles sont appelées à remplacer progressivement les espèces héliophiles de la canopée. Trente ans après l'abandon des cultures, seulement 6,3% des espèces des forêts anciennes sont absentes des jachères, suggérant que la forêt ancienne devrait se régénérer un peu plus tardivement au cours de la succession.

### 5.5.3 Implications pour la conservation

En accord avec les données qui s'accumulent dans la littérature traitant des successions secondaires en région tropicale et les généralisations de plus en plus robustes qui en découlent (Finegan, 1996 ; Rivera *et al.*, 2000 ; Guarigata & Ostertag, 2001 ; DeWalt *et al.*, 2003 ; Toledo & Salick, 2006), nos résultats montrent bien qu'une fois qu'une clairière culturelle est abandonnée, le développement d'une forêt secondaire est très rapide (*ca.* 30 ans). Les équations des droites de régression obtenues suggèrent que la richesse spécifique et les attributs structurels de la diversité devraient égaler ceux des forêts anciennes dès la quatrième décennie de recolonisation. De même, les différentes proportions des traits de vie approchent (types biologiques, dimensions des diaspores, morphologie foliaire, caducité des feuilles, pubescence foliaire, présence d'épines) ou égalent (mode de dissémination, dimensions foliaires) celles observées en forêt ancienne. L'ensemble de ces résultats suggère que l'organisation fonctionnelle et la structure de la forêt tropicale semi-décidue se rétablissent dans un délai de 30 à 40 ans après un épisode cultural. Il existe également une nette convergence de la composition floristique des jachères vers celle des forêts, de nombreuses espèces des forêts anciennes s'étant déjà ré-établies au bout de 30 ans de jachère. Nous avons inventorié un total de 340 espèces dans les 64 relevés de jachères, ce qui représente 50,7% du réservoir local d'espèces de la forêt de Sanaimbo, puisque la flore de cette forêt est riche de 670 espèces (Kassi & Decocq, 2006). Il faut préciser cependant que 217 des 330 espèces non observées dans les jachères (soit 65,8%) sont des espèces des savanes (*e.g.*, *Borassus aethiopum*, *Crossopteryx febrifuga*, *Cussonia arborea*, *Panicum phragmitoides*, *Pennisetum purpureum*) et que 79 autres (23,9%) ont été inventoriées uniquement en forêt ancienne, parmi lesquelles 57 sont considérées comme rares et/ou en limite d'aire (*e.g.*, *Balanites wilsoniana*, *Leea guineensis*, *Ongokea gore*, *Placodiscus boya*, *Synsepalum brevipes*). Ainsi, parmi les 379 espèces forestières du réservoir local, 298 (78,6%) contribuent à la régénération des jachères. D'ailleurs l'absence de différence significative entre le spectre des phytochories des vieilles jachères et celui de la forêt ancienne laisse supposer que la plupart des endémiques se sont ré-établies.

D'une façon générale, ces résultats suggèrent une très bonne résilience de la forêt dense semi-décidue après un épisode cultural. Ils viennent donc nuancer des études antérieures qui suggéraient que la reconstitution post-culturelle des forêts tropicales n'était pas constante et dépendait, d'une part, de la nature et de l'intensité des pratiques agricoles antérieures, et, d'autre part, de l'environnement immédiat dans lequel se produit la succession (Uhl *et al.*, 1988 ; Nepstad *et al.*, 1991 ; Holl, 1999 ; Guarigata & Ostertag, 2001). Les attributs structurels, comme la richesse spécifique, mettent jusqu'à 80 années après l'abandon des cultures pour retrouver leur valeur initiale (Brown & Lugo, 1990 ; Guarigata & Ostertag, 2001), mais la plupart des études n'ont pas permis d'objectiver une restauration

des communautés végétales de la forêt « primaire » (Finegan, 1996 ; Howorth & Pendry, 2006). Par exemple, à Singapour, Turner *et al.* (1997) ont montré qu'en dépit d'un siècle de recolonisation et malgré la présence de la forêt primaire avoisinante la forêt secondaire restait toujours moins diversifiée que la forêt primaire dont elle est issue. L'originalité de nos résultats peut s'expliquer par trois caractéristiques essentielles du type d'agriculture traditionnelle qui a été pratiqué dans la forêt de Sanaimbo.

Premièrement, la durée de mise en culture a rarement excédé 7 ans et, la plupart du temps, était limitée à 2 ou 3 ans. L'impact des cultures prolongées sur le milieu forestier est bien documenté ; il inclut une déplétion de la banque de graines et une diminution de la capacité des souches à rejeter (Corlett, 1995 ; Guarigata & Ostertag, 2001), le tassement et l'acidification des sols, ainsi que la réduction de leur teneur en matières organiques (Whitmore, 1998). De tels effets délétères n'ont probablement pas le temps de se produire dans le cas de la forêt de Sanaimbo, puisque la durée de mise en culture est limitée. De plus, une mise en jachère d'au moins 5 à 15 ans a été observée entre deux épisodes culturaux, ce qui a pu suffire pour que le sol recouvre ses propriétés trophiques.

Deuxièmement, les champs avaient une taille de 1 à 2,5 ha et étaient toujours plus ou moins entourés par la forêt climacique. Tous les travaux sur les successions secondaires post-culturelles en région tropicale indiquent que la restauration des attributs structurels et fonctionnels de la forêt est plus rapide que celle de la composition floristique. Ce phénomène a été attribué à la dispersion limitée des espèces de fin de succession (Ingle, 2003), en particulier lorsque, dans l'environnement immédiat, il n'y a pas de forêt ancienne, i.e., les sources de propagules sont absentes ou trop éloignées (Guarigata & Ostertag, 2001). Il a ainsi été démontré, pour une forêt tropicale du Costa Rica, que la pluie de graines ne dépassait guère une distance de 20 m depuis la lisière forestière (Widjeven & Kuzee, 2000). Étant donné que la majorité des espèces sont anémochores ou zoochores et que les champs sont généralement de taille réduite et entourés de forêts anciennes, nous pouvons penser que la dispersion des graines est peu ou pas limitée. De plus, dans presque tous les champs étudiés, des arbres avaient été épargnés lors des défrichements. Ils représentent des sources supplémentaires de propagules et servent aussi de perchoirs et/ou de « garde-manger » aux animaux, notamment aux oiseaux et aux singes qui sont les principaux disperseurs de diaspores dans l'aire d'étude. Ainsi, ces rémanents peuvent servir de relais et favoriser la dispersion des diaspores sur de plus longues distances à l'intérieur des clairières. L'importance des rémanents dans la recolonisation forestière des anciens champs a été développée par plusieurs auteurs (da Silva *et al.*, 1996 ; Harvey, 2000 ; Carrière *et al.*, 2002). Dans les jachères dépourvues de rémanents, le nombre de graines dispersées par les animaux diminue lorsque la distance à la forêt ancienne augmente, la majorité des graines restant dans une

bande de 30 m autour des forêts (Charles-Dominique, 1986 ; Aide & Cavelier, 1994 ; Duncan & Duncan, 2000).

Troisièmement, le feu n'était pas utilisé pour la création des champs. C'est une différence majeure par rapport aux systèmes d'agriculture sur brûlis, dans lesquels toute la végétation est coupée, puis laissée en place pour sécher pendant quelques semaines à plusieurs mois avant d'être incendiée sur l'ensemble de la surface (Puig, 2001). Ces systèmes sont très répandus dans toutes les régions tropicales du globe et contribuent à l'érosion des sols, à l'épuisement des banques de graines et des organes reproducteurs souterrains, à la destruction des mycorhizes et de la microfaune du sol, et à la mort des animaux disperseurs (Kleinman *et al.*, 1995 ; Cochrane, 2003 ; Laurance, 2003). À Sanaimbo, l'exclusion du feu est susceptible de raccourcir le délai de restauration de la forêt.

Une autre explication pourrait venir du fait que l'on ait pris la forêt ancienne sur sol ferrallitique comme état de référence (*i.e.*, climax). Il est intéressant de noter que quatre espèces arborescentes (*Entandrophragma angolense*, *E. candollei*, *E. cylindricum* et *Milicia regia*), qui sont habituellement considérées comme de bons indicateurs de forêt primaire (Aubréville, 1959), n'ont été observées que comme rémanents dans les jachères. Inversement, dans les forêts anciennes la canopée est en partie dominée par des espèces comme *e.g.*, *Ceiba pentandra*, *Ricinodendron heudelottii*, *Albizia adianthifolia*, qui sont plutôt caractéristiques des forêts secondaires (Aubréville, 1959), même si de nombreuses espèces des forêts secondaires sempervirentes sont aussi de bonnes caractéristiques de la forêt primaire semi-décidue (Guillaumet & Adjanooun, 1971). Ce résultat a trois principales conséquences. Premièrement, il suggère que les quatre espèces mentionnées ci-dessus ne trouvent pas de conditions adéquates pour se régénérer dans les jachères et donc devraient être protégées en priorité. Deuxièmement, elles peuvent être considérées comme des espèces de fin de succession et pourraient servir de bons indicateurs d'une restauration réussie de la forêt ancienne. Troisièmement, leur absence dans la forêt ancienne de référence tendrait à indiquer que celle-ci n'est pas réellement une forêt « primaire » (*i.e.* une forêt épargnée par les perturbations humaines depuis plusieurs siècles), contrairement à ce que considèrent les autorités forestières et les populations villageoises riveraines ; il ne pourrait s'agir que d'une très vieille forêt secondaire. Nous adhérons entièrement aux conclusions de Chazdon (2003), qui stipulent que nous devons aborder l'écologie des forêts tropicales dans le cadre paradigmatique de perturbation/régénération et considérer la forêt comme un modèle de flux et de dynamisme. Il a été suggéré que certains écosystèmes étaient plus résilients aux perturbations actuelles à cause des perturbations passées qui ont déjà éliminé les espèces les plus vulnérables (Balmford, 1996). Dans le cas particulier des forêts tropicales, cette réflexion a conduit certains auteurs à suggérer une plus grande résilience en Afrique, où les organismes vivants actuels sont ceux



ayant survécu non seulement à une rétractation majeure de la forêt dense durant la période glaciaire du Pléistocène, mais aussi à un historique de perturbations anthropiques bien plus long que pour n'importe quel autre biome tropical (Corlett & Primack, 2006). De plus, la plupart des études mentionnées ci-dessus ont porté sur les forêts sempervirentes, qui sont plus riches en espèces que les forêts semi-décidues, y compris en Côte d'Ivoire (Aké assi, 1984 ; Aké assi & Pfeffer, 1975 ; Denguéadhé *et al.*, 2006), et qui semblent aussi moins résilientes (Guillaumet & Adjanohoun, 1971).

Curieusement, nous n'avons pas retrouvé de différence de composition floristique en fonction du type de sol, sauf dans les forêts anciennes. Ceci confirme les résultats d'une étude précédente qui suggérait déjà que l'humidité du sol n'influçait pas la composition floristique des jachères (Kassi & Decocq, *sous presse*). C'est ce qui ressort aussi de nombreux travaux réalisés en Côte d'Ivoire (Aubrèville, 1947 ; Alexandre *et al.*, 1978 ; De Namur, 1978a ; Kahn, 1982 ; Devineau, 1984) et dans d'autres régions d'Afrique tropicale (Moutsamboté, 1985 ; Kudzo, 1990). Au Congo par exemple, les travaux de Moutsamboté (1985) n'ont pas mis en évidence d'influence du type de sol sur la végétation 150 ans après l'arrêt des cultures. Ceci suggère que la forêt sur sol hydromorphe ne serait pas aussi résiliente que la forêt sur sol ferrallitique. Par conséquent, il faudrait des siècles pour que cette forêt puisse se régénérer après un épisode cultural. Cette forêt primaire sur sol hydromorphe a une flore spécifique qui semble moins résiliente aux perturbations anthropiques et devrait donc constituer une priorité en matière de conservation.

Nous concluons que la capacité de régénération de la forêt tropicale dense semi-décidue en Afrique occidentale est importante si les sources de propagules sont nombreuses et proches, et que les sites n'ont subi qu'une courte période de mise en culture. Dans ces conditions, la forêt ne mettrait seulement que quelques décennies pour se régénérer. Le système agricole traditionnel de cultures itinérantes apparaît donc comme un mode d'exploitation durable des terres lorsque les champs sont de petite taille, inclus dans une matrice forestière, que l'agriculture n'a duré que quelques années, que des rémanents ont été préservés, que le feu a été proscrit et qu'une mise au repos de plusieurs années sépare deux épisodes de mise en culture. Dans de telles forêts ouest-africaines, qui sont épargnées par les grandes perturbations naturelles et où virtuellement chaque parcelle de forêt a été un champ à un moment ou à un autre de l'histoire, probablement que de telles pratiques traditionnelles ont contribué à la maintenance d'une biodiversité élevée à l'échelle de l'ensemble de la forêt.

## Chapitre 6

# Importance des facteurs historiques : influence des pratiques culturelles sur la diversité des stades post-cultureaux

d'après :

**Kassi NJ & Decocq G.** Les pratiques culturelles influencent-elles la diversité des jachères en système de forêt dense semi-décidue ? (en préparation).

**Résumé-** Nous tentons d'évaluer l'importance des facteurs historiques sur la diversité végétale actuelle de jachères en système de forêt dense semi-décidue (forêt classée de Sanaïmbo, Côte d'Ivoire). Pour cela, nous avons analysé l'influence de certaines pratiques culturelles (*i.e.*, type de culture, taille du champ, proximité de la forêt, densité forestière environnante, durée du dernier épisode culturel, durée cumulée de mise en culture, densité des rémanents, type de sol) sur la composition floristique (procédures de réponses à des permutations multiples par blocs, MRBP), les attributs structurels et fonctionnels de la diversité (analyses de variance multivariée, MANOVA), après correction par l'âge des jachères. Bien que l'âge soit le principal déterminant de la nature et de l'organisation structurelle et fonctionnelle des communautés végétales, la plupart des variables culturelles expliquent une part significative de la variabilité observée. Seuls le type de sol et la taille du champ n'ont pas d'effet significatif.

**Summary-** I aimed at estimating the importance of historical factors on the current plant diversity in old fields that are embedded in a semi-deciduous tropical forest (Sanaïmbo forest, Ivory Coast). For this purpose, I analyzed the impact of several agricultural practices (*i.e.*, crop type, field size, forest proximity, surrounding forest density, last cultivation duration, cumulated duration of cultivation, remnant density, soil type) on species composition (blocked multi-response permutation procedures, MRBP), structural and functional attributes of diversity (multivariate variance analysis, MANOVA) after correction by stand age. Although time since abandonment was the major control on species composition and both structural and functional diversity, most of the historical variables tested explained a significant part of the observed variability. Soil type and field size did not significantly affect plant communities.

## 6.1 Introduction

L'importance des forêts tropicales secondaires pour la conservation de la biodiversité n'a été reconnue que très récemment (Chazdon, 1998). Elles représentent actuellement près de 40% des surfaces forestières sous les tropiques (Brown & Lugo, 1990) et leur proportion est encore appelée à augmenter au cours du XXI<sup>ème</sup> siècle, en raison de l'urbanisation et de l'industrialisation croissantes des pays en voie de développement, qui favorisent la déprise agricole (Wright, 2005). L'Afrique de l'Ouest ne fait pas exception (Thomlinson *et al.*, 1996 ; Guariguata & Ostertag, 2001). Pourtant, malgré de nombreuses études consacrées aux successions post-culturelles (revues dans Brown & Lugo, 1990 ; Finegan, 1996 ; Guariguata & Ostertag, 2001), la diversité végétale des forêts secondaires est encore imparfaitement connue. De plus, peu de travaux sont consacrés aux forêts afrotropicales (van Germerden *et al.*, 2003b), qui se distinguent de leurs homologues américains et asiatiques par l'absence de perturbations naturelles à grande échelle, du type tempêtes, glissements de terrain, inondations catastrophiques ou coulées volcaniques (Jans *et al.*, 1993). Enfin, ces travaux se sont surtout attachés à décrire la biodiversité des stades post-culturels en la mettant en relation avec les variables environnementales du moment (*e.g.*, climat, sol, lumière, relief), négligeant les variables historiques liées aux antécédents culturels. Tous concluent à un retour de la forêt au bout d'un laps de temps plus ou moins long (*i.e.*, de quelques décennies à plusieurs siècles), mais aucun ne met en évidence d'éventuelles trajectoires dynamiques différentes en fonction des facteurs historiques. Pourtant, ces derniers sont essentiels à prendre en compte dans le cas de végétations secondaires, puisqu'il est largement admis que l'agriculture peut influencer durablement (Aide & Cavelier, 1994 ; McDowell, 2001), voire définitivement (Dupouey *et al.*, 2002 ; Denevan, 1992 ; Willis *et al.*, 2004), les processus de régénération forestière. Plusieurs mécanismes ont été avancés pour expliquer l'impact durable de l'utilisation agricole du sol sur la végétation, comme la déplétion du sol en nutriments, l'altération des banques de diaspores du sol, l'introduction d'espèces allochtones envahissantes, l'isolement des sources de propagules, la destruction des espèces végétales à multiplication végétative et des animaux responsables de la dispersion des graines (Aide & Cavelier, 1994 ; Nason *et al.*, 1997 ; McDowell, 2001 ; Duncan & Chapman, 1999). L'impact des pratiques culturelles elles-mêmes, comme, *e.g.*, le temps de mise en culture, la taille du champ, les espèces végétales cultivées, ne semble pas avoir été évalué. La conservation d'arbres rémanents lors de la création des champs est bien supposée faciliter la recolonisation forestière post-culturelle, mais cette hypothèse reste peu testée (Charles-Dominique, 1986 ; Duncan & Duncan, 2000).

Nos propres travaux, menés dans une forêt dense semi-décidue de côte d'Ivoire, ont montré que l'âge des jachères était le principal déterminant de l'assemblage des espèces en communautés

végétales (Kassi & Decocq, sous presse), que ces assemblages étaient hautement déterministes à partir de la deuxième décennie de recolonisation et se succédaient conformément aux prédictions de la théorie des niches écologiques (Kassi & Decocq, soumis). Dans la présente étude, nous avons cherché à évaluer si les pratiques liées à la création et à l'exploitation des clairières culturales dans cette même matrice de forêt dense avaient une influence sur la composition floristique, les attributs structurels de la diversité végétale et certains traits de vie des espèces, le long d'une chronoséquence de jachères âgées de 5 à 30 ans.

## **6.2 Aire d'étude**

Cf. Chapitre 2

## **6.3 Méthodes**

### **6.3.1 Plan d'échantillonnage et relevés**

Cf. Chapitre 2

### **6.3.2 Analyse des données**

Dans une première étape, nous avons recherché l'influence du type de sol, du type de culture, de la durée cumulée de mise en culture, de la durée du dernier épisode cultural, de la taille du champ et de la densité des rémanents sur la composition floristique de la jachère à différents stades de la succession post-culturale (Tabl. 6.1). Pour se faire, nous avons au préalable effectué une classification hiérarchique ascendante des 64 relevés de jachères (CH, méthode de Ward, distances euclidiennes relatives) de manière à obtenir des groupes de relevés floristiquement homogènes correspondant à des stades déterminés de la succession post-culturale. Dans la suite de l'analyse, nous avons retenu le nombre optimal de 3 clusters en fonction de la puissance des tests statistiques utilisés en aval, correspondant aux jachères de moins de 15 ans ( $n = 24$ ), aux jachères de 15-20 ans ( $n = 16$ ) et aux jachères de plus de 20 ans ( $n = 24$ ). L'influence des variables précitées sur les résultats de la CH a été appréciée à l'aide

**Tableau 6.1 : Variables explicatives des caractéristiques des jachères utilisées dans les analyses**

<b>Variab</b> les	<b>Définition</b>	<b>Unité</b>	<b>Classes</b>
Âge des jachères	nombre d'années écoulées depuis l'abandon définitif du champ	année	A : < 15 ans B : 15-20 ans C : >20 ans
Proximité forestière	distance minimale séparant la lisière de la jachère de celle de la forêt ancienne "primaire"	mètre	A : 0 à 5 m B : 5 à 10 m C : 10-25 m D : > 25 m
Densité forestière environnante	nombre de fois où la jachère est en contact direct avec la forêt ancienne "primaire" sur 8 directions (N, NE, E, SE, S, SW, W, NW)	-	A : 8 à 6 B : 5 à 4 C : 3-2 D : 1 à 0
Durée totale de mise de culture	nombre cumulé d'années pendant lesquelles le champ a été cultivé, d'après l'interrogatoire des exploitants	année	A : ≤ 4 ans B : ≥ 5 ans
Durée du dernier épisode cultural	durée de la dernière période pendant laquelle le champ a été cultivé, juste avant l'abandon	année	A : ≤ 2 ans B : ≥ 3 ans
Taille du champ	surface totale défrichée lors de la création du champ	hectare	A : ≤ 1,5 ha B : ≥ 2 ha
Type de sol	Profil pédologique	-	A : ferrallitique B : hydromorphe
Type de culture	Espèce cultivée dominante pendant la dernière période de mise en culture	-	A : café B : igname
Densité des rémanents	nombre d'arbres adultes épargnés par le défrichement lors de la création du champ	individu	A : 0 à 1 B : 3 à 6

d'un test H de Kruskal-Wallis, qui est une forme non paramétrique d'analyse de variance univariée ( $p < 0,05$ ). Ensuite, afin de tester si ces mêmes variables influençaient de manière significative la composition floristique à l'intérieur des trois clusters obtenus, nous avons suivi des procédures de permutations à réponses multiples par blocs ('Blocked Multi-Response Permutation Procedures' ou MRBP). Il s'agit d'une forme non paramétrique d'analyse de variance multivariée, particulièrement bien adaptée à des données floristiques, dont naturellement la distribution ne suit pas une loi de distribution normale. La MRBP permet ainsi de rechercher l'effet d'une variable quantitative indépendante (ici, les variables liées aux pratiques culturales) sur une variable dépendante (ici, la composition floristique) après correction de cette dernière par une co-variable (ici, l'âge de la jachère, discrétisé grâce à la CH préalable des relevés). L'inconvénient de cette méthode est qu'elle requiert un échantillonnage équilibré : tous les couples de modalités (variable bloc, covariable groupe) doivent comporter le même nombre d'observations. La MRBP compare la distance moyenne pondérée entre les relevés d'un même groupe ( $\delta$ ) à une distance moyenne théorique obtenue après randomisation des données, grâce à une statistique  $T$  associée à une valeur  $p$  de significativité. Plus la valeur de  $T$  est négative, plus l'écart entre la distribution observée et la distribution théorique est important. Une

statistique  $A$  y est associée, qui quantifie l'effet de la taille des groupes ; sa valeur est comprise entre 0 (les différences sont dues au hasard) et 1 (tous les relevés sont identiques), une valeur supérieure à 0,3 étant considérée comme élevée (Biondini *et al.*, 1988 ; McCune & Grace, 2002).

Dans une seconde étape, nous avons recherché l'influence des mêmes variables que ci-dessus, ainsi que de la proximité de la forêt ancienne et de la densité forestière environnante, sur les attributs structurels de la diversité floristique des jachères et les proportions de différents traits de vie retenus pour leur pertinence dans le cas de successions secondaires post-culturelles (Kassi & Decocq, *soumis*). Les attributs structurels retenus sont la richesse spécifique (S), l'indice de diversité de Simpson (D), l'indice de diversité de Shannon ( $H'$ ), l'indice d'équitabilité de Pielou ( $J'$ ) et le recouvrement en pourcentage des strates herbacée (R%H), sous-arbustive (R%S<sub>3</sub>), arbustive basse (S<sub>2</sub>), arbustive haute (R%S<sub>1</sub>), arborescente dominée (R%A<sub>2</sub>) et arborescente dominante (R%A<sub>1</sub>). Les traits de vies utilisés sont le mode de dispersion des diaspores (anémochorie, endozochorie, épizochorie, barochorie), le type biologique (thérophyte, géophyte, hémicryptophyte, chaméphyte, nano-, micro-, méso-, mégaphanérophyte, épiphyte) et le type morphologique (liane ou plante dressée). Pour tester si les pratiques culturelles avaient un impact significatif sur ces différentes variables, nous les avons introduites dans des analyses de variance multivariées (MANOVA) où l'âge de la jachère et chaque variable liée aux pratiques culturelles étaient les variables explicatives, et l'attribut structurel/la proportion du trait de vie, la variable dépendante à expliquer.

Enfin, dans une troisième étape, nous avons recherché si la conservation de certaines espèces arborescentes forestières comme rémanents facilitait leur propre régénération dans les jachères. Pour cela, nous avons construit, pour chaque espèce retrouvée comme rémanent, un tableau de contingence dans lequel ont été reportés le nombre de jachères où l'espèce était présente à la fois comme rémanent et comme juvénile (*i.e.*, double présence), le nombre de jachères où l'espèce était absente comme rémanent, mais présente comme juvénile, le nombre de jachères où l'espèce était présente comme rémanent, mais absente comme juvénile, et le nombre de jachères où l'espèce était absente à la fois comme rémanent et comme juvénile (*i.e.*, double absence). Nous avons ensuite appliqué en test du  $\chi^2$  à chacun de ces tableaux de contingence ( $p < 0,05$ ).

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel Statview®, sauf la CH et la MRBP qui ont fait appel au logiciel PC-Ord® (McCune & Mefford, 2001).

## 6.4 Résultats

### 6.4.1 Composition floristique

Les résultats des tests de Kruskal-Wallis (Tabl. 6.2) montrent que les 64 relevés de jachères se répartissent dans 3 principaux clusters en fonction principalement de l'âge de la jachère, mais aussi de la densité et de la proximité forestières, ainsi que de la durée de mise en culture (totale et du dernier épisode). Les résultats de la MRBP (Tabl. 6.3) montrent, quant à eux, que seuls le type de culture (igname vs. café) et la densité des rémanents ( $\leq 1$  vs.  $\geq 3$ ) influencent significativement la composition floristique des jachères, indépendamment de l'effet de l'âge. L'effet de la densité et de la proximité forestières n'a pu être testé faute d'un échantillonnage balancé.

**Tableau 6.2 : Influence des variables environnementales sur le résultat de la classification hiérarchique des 64 relevés de jachères**

Variables	H	p
Age	54,792	****
Proximité forestière	15,026	**
Densité forestière	21,050	****
Type de culture	9,161	ns
Type de sol	0,824	ns
Taille du champ	9,760	ns
Densité des rémanents	4,099	ns
Durée totale de mise en culture	14,619	***
Durée du dernier épisode cultural	18,042	****

ns : non significatif, \*\* :  $p < 0,01$ , \*\*\* :  $p < 0,001$ , \*\*\*\* :  $p < 0,0001$

**Tableau 6.3 : Influence des pratiques culturelles sur la composition spécifique des 3 classes d'âges des jachères, mesurée par une procédure de permutations à réponses multiples par blocs (MRBP)**

	N	n	A	T	p
Type de sol	2	6	0,033	-0,468	ns
Type de culture	2	6	0,119	-1,696	*
Durée cumulée de mise en culture	2	7	0,115	-1,287	ns
Durée du dernier épisode cultural	2	6	-0,041	1,000	ns
Taille du champ	2	5	0,002	-0,03	ns
Densité des rémanents	2	5	0,150	-1,813	*

N : nombre de blocs ; n : nombre d'observations par couple bloc x groupe ; A : concordance intragroupe corrigée par la chance ; T : statistique de la MRBP ; p : probabilité d'une variance inférieure ou égale (ns : non significatif, \*  $p < 0,05$ ).

### 6.4.2 Attributs structurels et traits de vie

Les résultats des MANOVA (Tabl. 6.4) indiquent que plusieurs variables associées aux pratiques culturelles influencent significativement la structure de la diversité des jachères.



Tableau 6.4 : Valeurs du F des tests de MANOVA réalisés sur les attributs structuraux et les traits de vie pour les différentes classes de variables corrigées par l'âge des jachères

df	Densité forestière			Proximité forestière			Dates orpaie de culture			Dates orpaie de culture			Dates du dernier épisode culturale			Taille du champ x Age			Type de culture x Age			Type de culture x Age			Type de sol x Age			Densité des restanets x Age				
	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5	1	3	5		
Indices de diversité	S	241,6***	4,1*	5,4**	305,4***	3,2*	3,72**	0,7*	0,9**	381***	0,174**	0,36**	388,3***	1,2**	3,6**	414,8***	0,5**	0,3**	411***	1,4**	0,1**	393***	0,001**	0,01*	393***	0,001**	0,01*	393***	0,001**	0,01*		
	D	209,5***	17,3***	21,2***	80,57***	5,9*	5,9*	186,5***	2,4**	2,5**	159***	0,1*	0,9**	170,2***	0,4**	2,9**	197,4***	1,6**	0,3**	170***	0,01**	0,06**	179***	4,6*	6,7*	197,4***	1,6**	0,3**	170***	0,01**	0,06**	
	H	230,6***	9,3**	12,4***	281,1***	4,6*	4,9*	171,4***	1,1**	1,3**	243***	0,2*	2**	271,6***	1,2**	4,4*	286,5***	0,9**	0,5**	212***	0,1**	0,1**	289***	1,1**	1,9**	170***	0,01**	0,06**	179***	4,6*	6,7*	
	J	110***	24***	12,1***	82,1***	2,6**	2,7**	108,9***	0,1**	0,2**	111***	0,1*	0,4**	138,8***	2,9**	5*	147,8***	0,3**	1,4**	132,9***	0,01**	0,3**	126,9***	1,8**	2,1**	126,9***	1,8**	2,1**	126,9***	1,8**	2,1**	
	B <sub>1</sub>	23,4***	5,1**	8,2***	16,7***	3,6*	5,1**	16,3***	0,5**	0,4**	16,3***	1,2**	1,5**	25,9***	1,5**	4,4*	18,8***	0,8**	0,1**	17,5***	0,1**	0,1**	229***	0,2**	1,1**	18,8***	0,8**	0,1**	17,5***	0,1**	0,1**	
	B <sub>2</sub>	141***	1,3**	2,8**	167,1***	2,3**	2,7**	223,5***	0,9**	2,04**	223***	0,6**	2**	192,8***	0,001**	0,6**	18,8***	1,2**	0,9**	253***	0,6**	1,9**	229***	0,6**	0,03**	18,8***	1,2**	0,9**	253***	0,6**	0,03**	
Recouvrement des strates	A <sub>1</sub>	16,4***	3,17**	4,9**	30,1***	1,1**	4,4**	38,7***	3,9**	1,5**	40,1***	0,4**	1,8**	23,7***	0,5**	0,6**	15,5***	9,3**	5**	35,3***	0,3**	0,7**	33,2***	0,1**	0,3**	35,3***	0,3**	0,7**	33,2***	0,1**	0,3**	
	A <sub>2</sub>	64,4***	1,8**	3,1**	123***	0,53**	0,19**	140***	0,2**	0,4**	136,9***	0,3**	0,9**	131,1***	0,1**	0,4**	151,5***	0,014**	0,8**	159***	0,3**	0,07**	151,5***	0,12**	0,7**	159***	0,3**	0,07**	151,5***	0,12**	0,7**	
	S <sub>1</sub>	24,4***	3,5**	6*	35,8***	3,6*	6,59**	35,12***	1,8**	2,9**	34,4***	2**	3,7**	33,1***	0,8**	1,8**	36,8***	0,7**	1,5**	31,4***	0,1**	0,03**	41,3***	0,01**	1,4**	31,4***	0,1**	0,03**	41,3***	0,01**	1,4**	
	S <sub>2</sub>	64,9***	5,7**	6,3**	70,2***	3,7*	4,96**	77,0***	2,1**	0,5**	74,6***	3,1**	0,6**	70***	1,1**	0,4**	104,7***	0,3**	3,6**	89,9***	0,3**	0,9**	87,2***	0,4**	2,4**	89,9***	0,3**	0,9**	87,2***	0,4**	2,4**	
	S <sub>3</sub>	0,5**	0,9**	1,3**	8,4**	2,6**	2,8**	5,9**	4,5**	2,7**	4,9**	0,3**	0,8**	8,4**	0,3**	0,8**	7,1**	0,5**	0,1**	7,3**	0,3**	0,4**	9,2**	1,4**	0,3**	7,3**	0,3**	0,4**	9,2**	1,4**	0,3**	
	H	35,5***	1,7**	2,7**	74,6***	0,903**	1,5**	108,7***	6,8**	9,4**	98,5***	4,9**	7,1**	58,7***	0,7**	2,3**	107,9***	0,1**	2,6**	95,3***	0,5**	1,2**	87,9***	0,001**	0,1**	95,3***	0,5**	1,2**	87,9***	0,001**	0,1**	
Phytochories	GC	23,2***	2,3**	3,2**	57,1***	3,3*	2,5**	71,1***	4,8**	0,1**	65,5***	2,8**	0,4**	58,6***	0,5**	0,1**	72,8***	0,03**	0,1**	81,7***	0,8**	0,3**	80,1***	1**	0,6**	81,7***	0,8**	0,3**	80,1***	1**	0,6**	
	GOW	54,1***	2,1**	3,5**	78,3***	0,2**	0,007**	114,5***	2,5**	1,2**	118,4***	1,4**	0,4**	119,3***	0,1**	0,8**	117,2***	0,3**	0,4**	115,7***	0,3**	0,4**	108,1***	1,4**	0,6**	115,7***	0,3**	0,4**	108,1***	1,4**	0,6**	
	GC-S	1,1**	0,7**	0,3**	1,5**	0,6**	0,5**	4,7**	3,2**	2,8**	3,7**	2,2**	2,2**	3,2**	0,9**	0,2**	5,1**	0,6**	0,9**	5,6**	2,1**	1,3**	5,2**	0,3**	0,1**	5,6**	2,1**	1,3**	5,2**	0,3**	0,1**	
	AM	2**	1,4**	2,3**	7,7**	3,5**	7,7**	6,8**	1,2**	0,5**	7,6**	1,6**	0,5**	7,6**	1,6**	0,5**	4,5**	0,7**	0,6**	5,3**	0,4**	0,3**	4,1**	0,9**	0,1**	5,3**	0,4**	0,3**	4,1**	0,9**	0,1**	
	AT	0,1**	1,1**	1,3**	0,6**	0,6**	0,7**	3,4**	0,3**	2,7**	0,002**	0,1**	2,5**	0,2**	0,6**	0,6**	0,7**	0,1**	0,8**	0,7**	0,1**	0,2**	0,2**	0,5**	1,6**	1,6**	0,7**	0,1**	0,2**	0,5**	1,6**	1,6**
	Aam	13,7***	1,9**	2,1**	10,2**	1,9**	1,6**	25,5***	2,6**	4**	24,6***	1,9**	3,7**	1,2**	3**	4,5**	21,8***	0,6**	0,2**	22,1***	0,03**	0,1**	28**	2,6**	1,3**	22,1***	0,03**	0,1**	28**	2,6**	1,3**	
Pan	43,6***	4,4**	5,4**	108,3***	3,3*	1,8**	111***	3,2**	4,6**	104,7***	1**	0,6**	83,9***	0,1**	0,2**	113,7***	0,1**	0,3**	126,6***	0,2**	0,3**	120,3***	1,7**	2**	126,6***	0,2**	0,3**	120,3***	1,7**	2**		
Pal	2,7**	0,8**	1,1**	7,1**	0,8**	1,5**	4,7**	0,3**	3,1**	4,7**	0,1**	2,8**	8,2**	0,04**	0,1**	9,4**	0,2**	0,3**	9,4**	0,2**	0,3**	8,6**	0,9**	1,2**	9,4**	0,2**	0,3**	8,6**	0,9**	1,2**		
PA	14,9***	2,9**	4,8**	226,9***	3,4**	6,1**	240,3***	0,01**	2,8**	231,5***	0,1**	2,7**	288,2***	4,4**	7,9**	254,2***	0,4**	1,7**	253,3***	0,4**	0,5**	248***	0,6**	1,1**	253,3***	0,4**	0,5**	248***	0,6**	1,1**		
Types biologiques	Ch	5,5**	1,2**	0,5**	2,7**	1,7**	2,1**	6,4**	0,1**	0,9**	6,4**	0,1**	0,7**	11,7**	0,1**	0,3**	8,7**	1,3**	0,5**	9,3**	0,8**	0,9**	9,7**	0,04**	0,2**	9,3**	0,8**	0,9**	9,7**	0,04**	0,2**	
	G	48,5***	1,4**	2,1**	76,9***	1**	0,7**	123,3***	11,5**	6,9**	106,9***	4,9**	3,3**	80,7***	0,1**	0,7**	112,9***	0,2**	0,4**	119,7***	0,2**	0,3**	115***	2,2**	0,1**	119,7***	0,2**	0,3**	115***	2,2**	0,1**	
	Hc	12,3**	4,4**	4,1**	24,2***	3,8**	2**	38,9***	0,2**	4,1**	38,1***	0,6**	4,1**	36,1***	1,7**	0,1**	44,6***	0,8**	0,6**	48,8***	0,3**	0,3**	48,8***	2,1**	3,9**	48,8***	0,3**	0,3**	48,8***	2,1**	3,9**	
	Th	6,5**	0,9**	1,3**	4,9**	4**	0,7**	7,4**	0,5**	0,1**	7,2**	0,6**	0,1**	6,3**	3,6**	0,9**	8,9**	1,8**	2,3**	6,4**	0,7**	0,6**	9,3**	1,3**	0,2**	6,4**	0,7**	0,6**	9,3**	1,3**	0,2**	
	Nph	10,7**	4**	4,3**	9,9**	5**	3,7**	1,2**	0,3**	5,1**	1,1**	0,2**	5,6**	4,1**	0,02**	0,02**	4,8**	1,7**	2,6**	5,8**	0,4**	0,01**	4,5**	0,1**	0,06**	4,5**	0,1**	0,06**	4,5**	0,1**	0,06**	
	mph	10,7**	3,8**	2,3**	7,8**	2,9**	1,7**	23,7***	5,1**	4,1**	21,5***	4,3**	7,8**	19,4***	1,2**	0,3**	24,9***	3,1**	1,8**	25,2***	0,7**	0,7**	21,6***	4,3**	3,7**	25,2***	0,7**	0,7**	21,6***	4,3**	3,7**	
Mph	0,3**	3,3**	2,7**	0,3**	0,2**	0,7**	0,3**	3,5**	8,1**	0,3**	2,6**	7,8**	0,1**	2,9**	0,8**	0,1**	0,1**	0,2**	5,8**	0,1**	0,2**	0,2**	0,02**	0,003**	0,2**	0,02**	0,7**	0,2**	0,02**	0,003**		
MPH	0,8**	2**	3,4**	1,7**	3,1**	2,4**	0,3**	1,4**	10,3**	0,2**	3,6**	14,1**	0,1**	0,1**	0,5**	0,4**	1,2**	0,8**	0,8**	0,4**	0,4**	0,2**	1,5**	0,4**	0,2**	0,8**	0,4**	0,2**	1,5**	0,4**	0,2**	
Edl	17,5***	3,9**	7,7**	38,7***	2,3**	5,3**	31,8***	1,3**	2,1**	33,4***	2,1**	3,3**	28,7***	0,001**	0,8**	41,7***	2,7**	6,5**	39,2***	0,2**	0,1**	45,2***	5,3**	14,1**	39,2***	0,2**	0,1**	45,2***	5,3**	14,1**		
Modes de dissémination des diaspores	Atémochorie	4,6**	6,7**	9***	0,1**	3,7*	4,3**	1,9**	1,3**	0,9**	1,9**	0,1**	1,5**	0,4**	0,5**	0,001**	0,4**	1,4**	0,04**	6,5**	0,2**	0,01**	0,1**	1,5**	2,7**	6,5**	0,2**	0,01**	0,1**	1,5**	2,7**	
	Endochorie	14,7***	5**	6,8**	4,3**	2,6**	2,8**	13,4***	1,2**	0,1**	13,5***	0,2**	1**	8,2**	0,01**	0,3**	7,8**	1,1**	1,1**	6,5**	0,01**	0,01**	6,4**	0,4**	0,8**	6,5**	0,01**	0,01**	6,4**	0,4**	0,8**	
	Epizochorie	28,3***	5,5**	7,1**	66,1***	2**	1,7**	61,2***	1,1**	0,04**	58,6***	0,1**	0,9**	57,9***	2,7**	0,4**	71,3***	1,3**	2,5**	79,5***	1,6**	0,5**	73,9***	3,9**	6,6**	79,5***	1,6**	0,5**	73,9***	3,9**	6,6**	
	Biatochorie	20,1***	1,6**	2,7**	44,8***	2,1**	2,4**	57,1***	1**	0,8**	54,9***	0,9**	0,5**	48,2***	0,2**	0,03**	68,5***	1,1**	0,9**	89,4***	0,04**	0,001**	70,2***	0,1**	0,6**	89,4***	0,04**	0,001**	70,2***	0,1**	0,6**	
	peite	1,8**	2,4**	3,3**	2,3**	1,8**	1,7**	0,8**	0,4**	0,9**	0,8**	0,01**	0,2**	0,04**	0,3**	0,007**	0,3**	0,5**	0,6**	0,7**	1,6**	0,1**	0,3**	0,3**	1,4**	0,3**	1,6**	0,1**	0,3**	0,3**	1,4**	0,3**
	grosse	1,8**	1,7**	2,5**	1,5**	1,9**	2,3**	2,2**	0,002**	0,5**	2,1**	0,04**	0,3**	5**	0,3**	0,03**	4,1**	4**	0,6**	3,8**	1,2**	0,7**	5**	2,6**	0,5**	3,8**	1,2**	0,7**	5**	2,6**	0,5**	
Taille et forme des feuilles	microphylle	0,2**	1,8**	1,8**	0,5**	1**	0,5**	0,6**	0,4**	1,9**	0,6**	0,1**	1,1**	18,4**	14,4**																	

La richesse spécifique des végétations secondaires est ainsi d'autant plus élevée que la forêt primaire est proche de l'ancien champ : de  $71 \pm 40$  espèces dans les jachères distantes de plus de 25 m ( $n = 15$ ), le nombre d'espèces moyen s'élève à  $115 \pm 19$  espèces lorsque la jachère jouxte la forêt ( $n = 10$ ). Il en est de même pour le recouvrement de la strate arbustive basse ( $S_2$ ), qui s'élève de 20 à 37%. Le recouvrement de la strate herbacée est significativement plus élevé dans les jachères correspondant aux durées de mise en culture les plus courtes (durée du dernier épisode  $< 2$  ans et/ou durée cumulée  $< 4$  ans). La densité forestière environnante influence également significativement la diversité des jachères ; par exemple la richesse spécifique chute de  $122 \pm 18$  espèces lorsque la forêt ancienne est présente dans au moins 6 directions ( $n = 11$ ), à  $61 \pm 32$  espèces quand elle est absente ou présente dans 1 seule direction ( $n = 8$ ). Les différentes composantes de la diversité ( $S$ ,  $D$ ,  $H'$ ,  $J'$ ) de celle-ci augmentent avec la densité forestière, de même que le recouvrement des strates arbustive basse ( $S_2$ ) et arborescente haute ( $A_1$ ). La taille du champ, le type de sol, la densité des rémanents et le type de culture n'influencent pas significativement les différentes composantes de la biodiversité.

Concernant les traits de vie, on remarque que plus la durée du dernier épisode culturel et/ou la durée cumulée de mise en culture est importante, plus la proportion de lianes est élevée, sans que le spectre global des types biologiques ne soit altéré. De même, le spectre des modes de dispersion des diaspores est influencé par l'âge des jachères, mais pas par les différentes variables culturelles, en dehors de la densité forestière qui a un effet sur la proportion d'espèces anémochores : plus le nombre de direction dans laquelle la forêt ancienne est présente est élevé, plus cette proportion est élevée.

#### **6.4.3 Régénération des espèces rémanentes**

Sur les 22 essences testées (Tabl. 6.5), seules deux se régénèrent significativement mieux dans les jachères lorsque des semenciers ont été conservés lors du défrichement : *Dracaena arborea* ( $\text{Chi}^2 = 21,1$  ;  $p < 0,0001$ ) et *Zanthoxylum leprieurii* ( $\text{Chi}^2 = 64,0$  ;  $p < 0,0001$ ). Pour cette dernière, la régénération manque même complètement lorsqu'il y a pas d'adulte rémanent.

**Tableau 6.5 : Relation entre la présence d'une espèce comme rémanent et sa présence comme juvénile régénéré**

Espèces	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	Chi <sup>2</sup>
<i>Albizia adianthifolia</i>	5	59	0,46 <sup>ns</sup>
<i>Albizia zygia</i>	2	62	0,67 <sup>ns</sup>
<i>Alstonia boonei</i>	4	8	0,284 <sup>ns</sup>
<i>Antiaris toxicaria</i>	6	56	0,946 <sup>ns</sup>
<i>Blighia sapida</i>	6	47	1,083 <sup>ns</sup>
<i>Ceiba pentandra</i>	12	64	0,476 <sup>ns</sup>
<i>Celtis zenkeri</i>	4	37	14 <sup>ns</sup>
<i>Cola caricaefolia</i>	5	40	1,139 <sup>ns</sup>
<i>Cola gigantea</i>	2	54	2,735 <sup>ns</sup>
<i>Diospyros heudelotii</i>	1	30	1,152 <sup>ns</sup>
<i>Dracaena arborea</i>	10	23	21,127 <sup>****</sup>
<i>Ficus exasperata</i>	3	61	0,155 <sup>ns</sup>
<i>Mansonia altissima</i>	2	54	1,975 <sup>ns</sup>
<i>Milicia excelsa</i>	14	50	0,59n <sup>s</sup>
<i>Nesogordonia papaverifera</i>	10	54	2,195 <sup>ns</sup>
<i>Newbouldia laevis</i>	1	46	0,364 <sup>ns</sup>
<i>Pterygota macrocarpa</i>	6	33	4,244 <sup>ns</sup>
<i>Riciodendron heudelotii</i>	2	29	0,0475 <sup>ns</sup>
<i>Trichilia monadelpha</i>	3	24	5,236 <sup>ns</sup>
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	13	50	3,38 <sup>ns</sup>
<i>Vitex rivularis</i>	1	27	1,392 <sup>ns</sup>
<i>Zanthoxylum leprieurii</i>	19	19	64 <sup>****</sup>

n<sub>1</sub> : nombre de jachères où l'espèce est présente comme rémanent ; n<sub>2</sub> : nombre de jachère où l'espèce s'est régénérée ; ns : non significatif, \*\*\*\* : p < 0,0001,

## 6.5 Discussion

Selon Decocq (2007) les activités humaines du passé peuvent avoir un impact sur une succession secondaire selon trois modalités : (1) en modifiant le réservoir régional d'espèces, par l'introduction de nouvelles espèces, dont certaines peuvent être invasives, ou par l'élimination d'espèces indigènes ; (2) en appliquant certaines perturbations qui peuvent agir sur la communauté végétale soit directement par la création d'un nouveau « filtre », soit indirectement en modifiant les facteurs mésologiques ; (3) en altérant les structures paysagères qui influencent en retour les processus de dispersion des espèces et de dynamique des métapopulations.

Nos résultats montrent que, bien que l'âge des jachères soit le principal facteur expliquant la structuration des communautés végétales et leur composition floristique, plusieurs autres facteurs sont susceptibles d'intervenir. Ceux-ci expliquent surtout la variabilité interne aux communautés végétales définies par le CH.

Le type de culture pratiquée avant la mise en jachère influence la composition floristique des communautés végétales secondaires, sans en affecter significativement la structure ou l'organisation fonctionnelle. Peu d'études ont porté sur l'influence des espèces cultivées sur la dynamique post-culturelle de la végétation, mais plusieurs travaux ont suggéré un rôle déterminant de l'allélopathie (Chou, 1999). Ainsi les cultures de caféiers (*Coffea arabica*) sont connues pour libérer des composés allélopathiques dans le sol, susceptibles d'inhiber l'établissement et/ou la croissance d'autres espèces (Chou & Waller, 1980).

La conservation des rémanents lors de la création de clairières culturelles est supposée favoriser la recolonisation forestière après l'abandon des champs, d'une part en servant de perchoirs aux animaux frugivores (oiseaux et singes) et, d'autre part, en maintenant les conditions microclimatiques favorables aux espèces forestières, mais défavorables aux espèces héliophiles très agressives, comme l'espèce invasive *Chomolaena odorata* dans notre aire d'étude (Kudzo, 1990 ; Gautier, 1992). Nos résultats ne permettent pas de confirmer l'ensemble de ces hypothèses. Même si nous retrouvons effectivement une influence significative de la densité des rémanents sur la composition floristique, la proportion d'espèces endozoochores n'est pas affectée. En revanche, les résultats obtenus sur la régénération des essences indiquent que pour 2 d'entre elles (*Dracaena arborea* et *Zanthoxylon leprieurii*), la conservation de semenciers *in situ* apparaît vitale. Ces deux essences sont d'ailleurs des espèces de fin de succession, à faible capacité de colonisation et sont endozoochores. *A contrario*, pour les espèces anémochores (*Albizia* spp., *Ceiba pentandra*) et/ou pionnières (*Ficus exasperata*, *Ricinodendron heudelottii*), la conservation de semenciers n'influence pas significativement leur régénération dans les stades post-culturels. Ces résultats viennent donc compléter ceux de Carrière *et al.* (2002) qui avaient montré, pour des jachères du Cameroun, que les arbres rémanents favorisaient une recolonisation forestière par nucléation. La réponse à la présence de rémanents est vraisemblablement propre à chaque espèce, en fonction de sa stratégie de dispersion et de sa place dans la succession.

La durée de mise en culture, que l'on prenne en considération seulement le dernier épisode culturel ou l'ensemble des périodes de cultures, influence significativement la proportion d'espèces lianescentes. Une densité et une diversité élevées des lianes sont des caractéristiques des stades post-culturels ; elles diminuent progressivement au cours de la succession (DeWalt *et al.*, 2000). Classiquement, sur le terrain, les forêts secondaires sont facilement distinguées des forêts primaires à cause de la forte densité des lianes (Kahn, 1982). Ici, nous mettons en évidence un effet de la durée de culture qui a précédé la mise en jachère sur la diversité des lianes, indépendamment de l'âge des jachères, tout en confirmant toutefois la diminution de cette diversité au cours de la succession secondaire. Comme les lianes sont d'importants compétiteurs et peuvent venir modifier la trajectoire

dynamique de la recolonisation post-culturelle (Schnitzer *et al.*, 2000 ; Schnitzer & Bongers, 2002), ce résultat suggère que la durée de mise en culture pourrait influencer la dynamique post-culturelle. Toutefois, nous n'avons pas trouvé d'effet significatif sur la composition floristique, peut-être en raison du trop faible nombre de relevés. À noter que le recouvrement de la strate herbacée diminue avec l'augmentation de la proportion de lianes, suggérant un effet des lianes sur les strates subordonnées.

Nos résultats mettent surtout en avant le rôle essentiel joué par la proximité et la densité de la forêt ancienne. Plus l'environnement proche du champ est forestier, plus la richesse et la diversité des communautés végétales post-culturelles sont élevées. Il semble que les strates arbustive basse ( $S_2$ ) et arborescente haute ( $A_1$ ) en soient les premières bénéficiaires, puisque leur recouvrement respectif augmente significativement avec la proximité et la densité forestières. Ces résultats viennent conforter ceux de précédents travaux qui ont montré que la régénération forestière dans les jachères était sous la dépendance des sources de diaspores situées dans l'environnement proche du champ, puisque l'agriculture détruit la plupart des souches et les banques des graines du sol (Corlett, 1995 ; Duncan & Duncan, 2000 ; Guariguata & Ostertag, 2001). Les rejets de souches et drageons, comme l'expression des banques de graines du sol, étant des processus mineurs ou absents, la proximité de fragments forestiers jouant le rôle de sources de propagules est particulièrement critique. Par exemple dans une forêt du Costa Rica, Widjeven & Kuzee (2000) ont montré que l'essentiel de la pluie de diaspore se déposait dans les 20 premiers mètres de champ contigus à la forêt. Nous avons effectivement retrouvé que le pourcentage d'espèces anémochores était significativement plus élevé lorsque le champ était proche de la forêt.

Enfin, nous n'avons pas retrouvé d'influence significative de la taille du champ ou du type de sol, ni sur la composition floristique des jachères, ni sur la diversité, ni sur les traits de vie des espèces. L'absence d'effet de la taille du champ peut s'expliquer par la faible gamme des surfaces rencontrées, puisque toutes les jachères rencontrées se situaient entre 1 et 2,5 ha. En revanche, l'absence d'effet du type de sol sur la végétation est plus surprenante. Nous l'avons déjà retrouvée dans une étude précédente (Kassi & Decocq, *sous presse*) et l'avons interprétée comme une reconstitution plus longue de la forêt hydromorphe : les espèces permettant de différencier la forêt des sols hydromorphes de celle sur sol ferrallitique sont plutôt des espèces de fin de succession, qui mettent plus de 30 ans à se ré-installer. Ainsi, notre chronoséquence étant limitée aux 30 premières années de jachère, la différenciation floristique entre sols ferrallitiques et hydromorphes ne s'est probablement pas encore produite. Des observations similaires ont d'ailleurs été rapportées par d'autres auteurs (Moutsamboté, 1985 ; Kudzo, 1990 ; Devineau, 1984).

## 6.5 Conclusion

Pris globalement, nos résultats suggèrent une influence plutôt réduite des pratiques culturelles sur la diversité végétale des stades post-cultureux et ne viennent pas infirmer notre conclusion sur l'aspect hautement directionnel et déterministe de la succession post-culturelle en système de forêt dense semi-décidue (Kassi & Decocq, *soumis*). Toutefois, il faut préciser que, malgré quelques variations dans les pratiques, les jachères que nous avons étudiées avaient toutes été soumises au même système d'agriculture traditionnelle, qui reste relativement extensif. Par exemple, nous ne disposions que d'une gamme limitée de tailles de champ. Nos résultats auraient donc pu être sensiblement différents si nous avions comparé des systèmes d'exploitation très contrastés, comme par exemple un système extensif avec un système intensif. Par ailleurs, pour des raisons techniques et pratiques (notamment d'accessibilité aux sites pendant une période de troubles politiques et de conflit civil), nous n'avons pu échantillonner qu'un nombre limité de sites. Sur un plus grand nombre d'échantillons, nos analyses statistiques auraient gagné en robustesse et, peut-être, auraient permis de montrer davantage de différences. À ce stade de nos recherches, nos résultats ne mettent en évidence qu'une seule trajectoire dynamique de la succession post-culturelle, ce qui est un résultat attendu lorsque le réservoir local d'espèce est limité, que les champs sont proches et fonctionnellement connectés à la forêt ancienne et que la productivité est faible (Chase, 2003). Si le réservoir local d'espèces avait été plus important, si les champs avaient été davantage distants de la forêt ancienne ou si la productivité avait été plus élevée, peut-être que des histoires agricoles différentes auraient conduit à plusieurs trajectoires dynamiques distinctes et, donc, à des communautés de forêt secondaire différentes.

## **Conclusion générale et perspectives**

En Côte d'Ivoire, comme dans la plupart des pays d'Afrique tropicale, les forêts secondaires occupent une place majeure. Nos travaux se sont limités à une forêt particulière, celle de Sanaïmbo, qui fut initialement choisie parce que peu de botanistes l'avaient exploré jusqu'ici. Nous pensons avoir contribué de manière significative à une meilleure connaissance de la flore de cette forêt et, au-delà, à apporter des précisions sur la répartition des espèces à l'échelle de la Côte d'Ivoire (Chapitre 3). Pas moins de 670 espèces ont été répertoriées et caractérisées, ce qui a permis la construction d'une base de données floristiques, contenant des informations phytogéographiques, biologiques et autoécologiques. L'analyse des phytochories a confirmé l'appartenance de la forêt étudiée à la zone de transition guinéo-congolaise/soudanienne de White (1986), qui correspond au secteur mésophile de Guillaumet & Adjanohoun (1971). Au-delà donc du cas particulier de la forêt de Sanaïmbo, nous pensons qu'un certain nombre de nos conclusions peut être extrapolé à l'ensemble des forêts denses semi-décidues d'Afrique tropicale.

Parce qu'une forêt secondaire consiste le plus souvent en une mosaïque de communautés végétales d'âge varié, il nous a semblé qu'une étude typologique devait nécessairement prendre en compte et rendre compte de la dimension temporelle, c'est-à-dire de la dynamique spatio-temporelle de cette mosaïque. C'est ce qui nous a motivé à utiliser l'approche synusiale « intégrée » de la méthodologie phytosociologique (Chapitre 4). Nous pensons avoir démontré que, non seulement cette méthode est utilisable dans le cas de forêts denses tropicales, mais qu'elle permet ensuite de modéliser des systèmes dynamiques complexes grâce à une approche systémique. À cette occasion, nous avons pu décrire et caractériser 20 associations synusiales et 7 cœnoassociations végétales nouvelles. En aval de cette démarche « intra » de typologie de la végétation, nous avons pu implémenter une démarche « inter » visant à relier les communautés végétales entre elles, dans l'espace et dans le temps, pour construire un modèle qualitatif de la dynamique post-culturelle (de Foucault, 1993). Nous croyons fermement que ce modèle est valable pour un certain nombre de forêts denses semi-décidues d'Afrique de l'Ouest. Le système de relations est, quant à lui, probablement valable pour l'ensemble du biome tropical semi-décidu ; mais seule une démarche « trans » permettra de le vérifier. C'est même l'une des perspectives ouvertes par ce travail : adopter une démarche structuraliste visant à dégager des invariants relationnels et, donc, fonctionnels entre des systèmes forestiers tropicaux appartenant à des territoires phytogéographiques différents.

Nos travaux ne se sont pas limités à une analyse descriptive et compréhensive de la végétation ; en combinant à ces démarches qualitatives des approches plus quantitatives, nous avons pu mettre en relation l'évolution des différentes composantes de la biodiversité végétale (nature, structure et fonction) avec la succession temporelle des communautés végétales post-culturelles, comparativement



aux forêts anciennes intactes ou perturbées (Chapitre 5). Nos résultats ont confirmé l'apparente bonne résilience de la forêt dense semi-décidue après un épisode cultural, puisqu'elle pourrait recouvrer son état initial dès la quatrième décennie suivant l'abandon des cultures. À une échelle paysagère, l'agriculture traditionnelle pourrait même contribuer significativement à la diversité végétale de ce type de forêt, par ailleurs non soumis à des perturbations naturelles majeures. La question qui reste en suspens est celle de l'état de référence ; quel est-il dans un pays où la véritable forêt « primaire » a probablement disparu depuis longtemps et où la mémoire humaine fait considérer comme telle des forêts qui ne sont vraisemblablement que des forêts secondaires très âgées ? Là encore, de futures recherches devront tenter d'y répondre. Toutefois, nos résultats suggèrent que la réponse des espèces aux perturbations anthropiques peut être individuelle (cas d'espèces conservées comme rémanents qui ne se régénèrent pas dans la forêt secondaire) et/ou collective (cas des forêts sur sol hydromorphe qui ne recouvrent apparemment pas leur état initial). Ceci devrait être valorisé dans le cadre d'une gestion durable de ces forêts et d'une politique conservatoire des espèces rares et/ou vulnérables. Des recherches complémentaires pourront être conduites sur ces aspects.

La forêt dense semi-décidue n'échappe pas au phénomène planétaire des invasions biologiques. Cependant, l'invasion précoce des champs par *Chromolaena odorata* ne semble pas altérer durablement la succession secondaire. Ce point mériterait d'être approfondi dans de futures recherches, qui devront utiliser de préférence une approche diachronique sur des quadrats permanents, en comparant des parcelles envahies à des parcelles non envahies. Les espèces s'assemblent donc en communautés végétales discrètes le long du gradient successional, en fonction de leurs exigences en lumière, suggérant une partition des niches écologiques. Nos résultats semblent donc confirmer à la fois les prédictions de la théorie des niches et celles du modèle de tolérance de Connell & Slatyer (1977). Il faut noter cependant que nous avons suivi une approche synchronique en analysant une chronoséquence spatiale. Nos conclusions relèvent donc d'une extrapolation temporelle de données spatiales, selon le postulat d'isomorphisme spatio-temporel (Decocq, 2004). Elles devront donc faire l'objet d'une confirmation par des analyses diachroniques. À cet égard, on peut souhaiter que des quadrats permanents puissent être mis en place dans les jachères que nous avons étudiées dans ce travail, afin de poursuivre les investigations débutées ici ; la forêt de Sanaïmbo pourrait alors servir de site-atelier pour l'étude de la dynamique de la forêt dense semi-décidue ivoirienne.

Même si nos résultats sont encore partiels en raison d'un échantillonnage insuffisant, la succession secondaire post-culturelle n'est probablement pas entièrement déterministe et une part de hasard demeure, ne serait-ce que celle liée aux aléas de la dispersion des diaspores et/ou de la création des clairières culturelles. La grande variabilité de composition floristique que nous avons retrouvée au cours de la première décennie de recolonisation plaide d'ailleurs en faveur de cette part d'aléatoire,

mise en avant par la théorie neutraliste (Hubbell, 2001). Plusieurs indices nous laissent penser que les facteurs historiques liés aux pratiques culturelles interviendraient de manière, certes subordonnée, mais non négligeable sur la composition floristique des communautés végétales post-culturelles et leur structure (Chapitre 6). En particulier, l'environnement forestier des champs (proximité et densité de la forêt ancienne), la durée de mise en culture, la densité de rémanents et le type de plantes cultivées pourraient influencer la succession secondaire. Ainsi, des recherches complémentaires montreront peut-être qu'il n'existe pas un mais plusieurs processus de « secondarisation » des forêts tropicales, voire plusieurs « climax » possibles (Chase, 2003).

Au-delà de cette thèse, nous souhaitons poursuivre nos travaux car cette étude a constitué un travail pionnier ; loin d'être exhaustive, elle constitue une première étape pour une meilleure connaissance de la nature, de la structure et de l'organisation fonctionnelle des forêts secondaires. En Côte d'Ivoire, l'ensemble des forêts classées gérées par la SODEFOR ont été infiltrées et exploitées, à l'image de la forêt classée de Sanaimbo. La réhabilitation de ces forêts est une priorité nationale. La SODEFOR procède à l'élaboration des plans d'aménagement de chacune d'elles, en privilégiant les plantations forestières. Or, étant donné les capacités importantes de résilience de ces écosystèmes, il semble préférable de privilégier une régénération naturelle de la forêt, plutôt que de recourir à des reboisements artificiels. L'aménagement de ces forêts, qui est toujours retardé ou bloqué faute de financement, ne devrait pas se faire au détriment de la régénération naturelle qui constitue, à notre avis, la seule alternative possible de gestion durable des terres après un épisode culturel, d'autant plus qu'elle n'engage aucune contrainte financière dans un pays économiquement peu favorisé. De même, dans une optique de gestion rationnelle et durable des ressources forestières (incluant la biodiversité), il convient de considérer ces forêts classées, jadis anthropisées, comme des systèmes dynamiques et non comme des systèmes figés. Nos travaux ont montré que, sous certaines conditions, l'agriculture traditionnelle apparaissait comme un mode d'exploitation durable des terres, qui peut même contribuer à maintenir un niveau élevé de biodiversité, par la conservation de la mosaïque successionale. Dans le contexte actuel de croissance démographique, où le besoin en terres cultivées ne diminuera probablement pas à court et moyen terme, une agriculture extensive itinérante qui s'effectuerait sous contrôle des autorités forestières et qui serait cantonnée aux secteurs les moins vulnérables (*e.g.*, forêts sur sols ferrallitiques) des forêts villageoises, permettrait de concilier développement économique et conservation du patrimoine forestier, en accord avec le principe du développement durable.

À titre personnel, nous espérons que les résultats obtenus dans ce travail, bien que préliminaires, pourront constituer des arguments pour des prises de décision en faveur d'un aménagement raisonné des forêts ivoiriennes. En tout cas, cette thèse a été pour nous l'occasion de nous former à la phytosociologie synusiale intégrée, ainsi qu'à différentes méthodes d'étude de la biodiversité végétale, qui représentent une innovation certaine dans l'étude des écosystèmes forestiers anthropisés d'Afrique. Elles pourront être enseignées dans les Universités ivoiriennes.

## **Références bibliographiques**

- des Abbayes, H., Alston, A.H.G. & Tradieu-Blot, M.L. (1951). Contribution à la flore des Ptéridophytes d'A.O.F. (Côte d'Ivoire et Guinée) Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire **13**: 79-86.
- Adjanohoun, E. (1964). La végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire. *Mémoires ORSTOM* **7**: 1-178.
- Adler, P.B. & Lauenroth, W.K. (2003). The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* **6**: 749-756.
- Aide, T.M. & Cavelier, J. (1994). Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta. Colombia. *Restoration Ecology* **2**: 219-229.
- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Rosario, M. & Marciano, H. (1996). Forest recovery in abandoned cattle pasture along an elevational gradient in Northeastern Puerto Rico. *Biotropica* **28**: 537-548.
- Aké Assi, L. (1963). *Contribution à l'étude floristique de la Côte d'Ivoire*. Encyclopédie Biologique, 6. Lechevalier, Paris, 321 p.
- Aké Assi, L. (1984). *Flore de la Côte d'Ivoire : étude descriptive et biogéographique, avec quelques notes ethnobotaniques*. Thèse Doctorat, Université Nationale d'Abidjan, 1206 p.
- Aké Assi, L. (1988). Espèces rares et en voie d'extinction de la flore de la Côte d'Ivoire. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **25** : 461-463.
- Aké Assi, L. (1998). Impact de l'exploitation forestière et du développement agricole sur la conservation de la diversité biologique en Côte d'Ivoire. *Le Flamboyant* **48** : 20-22.
- Aké Assi, L. (2001, 2002). *Flore de Côte d'Ivoire 1 & 2, catalogue systématique, biogéographie et écologie*. Conservatoire et Jardin Botaniques, Genève, Suisse, tome 1 : 396 p., tome 2 : 401 p.
- Aké Assi, L. & Pfeffer, P. (1975). *Étude d'aménagement touristique du Parc National de Taï. Tome 2 : Inventaire de la flore et de la faune*. (BDPA) Bureau pour le Développement de la Production Agricole. Secrétariat d'État Aux Parcs Nationaux, Paris, 58 p.
- Akoegninou, A. (1984). *Contribution à l'étude botanique des îlots de forêts denses humides semi-décidues en République populaire du Bénin*. Thèse Doctorat, Université Bordeaux III. 250 p.
- Akpagana, K. (1989). *Recherches sur les forêts denses du Togo*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux III, 181 p.
- Alexandre, D.Y. (1978a). Observation sur l'écologie de *Trema guineensis* en Basse Côte d'Ivoire. *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie*, **XIII**, n°3: 261-266.
- Alexandre, D.Y. (1978b). Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de la Côte d'Ivoire : *Turraenthus africana* Pellegr. *Oecologia Plantarum* **12** (3): 241-262.
- Alexandre, D.Y. (1978c). Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **32** : 47-72.
- Alexandre, D.Y. (1979). *De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale*. Multigr. ORSTOM Adiopoumé, Abidjan, 12 p.
- Alexandre, D.Y. (1982a). Aspect de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* **37** : 379-588.
- Alexandre, D.Y. (1982b). Étude de l'éclaircissement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte d'Ivoire). *Oecologia* **3**: 407-447.
- Alexandre, D.Y. (1982c). La dispersion de *Solanum verbascifolium* en Côte d'Ivoire : rôle des Céphalophes. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **36** : 293-295.
- Alexandre, D.Y. (1988). *Aspect de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire*. Thèse de Doctorat, Université de Paris Sud Orsay, 42 p.
- Alexandre, D.Y. (1989). *Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de la Côte d'Ivoire*. ORSTOM, Paris, 102 p.
- Alexandre, D.Y., Guillaumet, J.-L., Kahn, F. & De Namur, C. (1978). Caractéristiques des premiers stades de reconstitution. In: Observation sur les premiers stades de reconstitution de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie*, **XIII**, n°3: 267-270.

- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982). *Hierarchy perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago, 310 p.
- Allen, T.F.H. & Wyleto, E.P. (1983). A hierarchical model for the complexity of plant communities. *Journal of Theoretical Biology* **101**: 529-540.
- Amelung, T. & Dield, M. (1992). *Deforestation of tropical rain forests. Economic causes and impact on development*. Mohr, Tübingen, 129 p.
- Anh, L.V. (1994). Establishment of ecological models for rehabilitation of degraded baren midland in northern Vietnam. *Journal of Tropical Forest Sciences* **7**: 143-156.
- Apema, A.K. (1995). *Synthèse phytosociologique des végétations aquatiques et semi-aquatiques du Zaïre*. Thèse Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 723 p.
- APG II (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**: 399-436.
- Archard, F., Eva, H.D., Stibig, H.J., Mayaux, P., Gallego, J., Richards, T. & Mallongreau, J.P. (2002). Determination of deforestation rates of the World's humid tropical forests. *Science* **297**: 999-1002.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Ovalle, C. & Pontanier, R. (1993). Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology* **1**: 8-17.
- Aronson, J. & Le Floc'h, E. (1996). Vital landscape attributes: missing tools for restoration ecology. *Restoration Ecology* **4**: 377-387.
- ASECNA (1979). *Le climat de la Côte d'Ivoire*. Éditions ASECNA, Abidjan, 74 p.
- Aubréville, A. (1947). Les brousses secondaires en Afrique Equatoriale (Côte d'Ivoire, AEF-Cameroun). *Bois et Forêt des Tropiques* **2**: 24-49.
- Aubréville, A. (1957). A la recherche de la forêt en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* **56**: 17-32.
- Aubréville, A. (1958). A la recherche de la forêt en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* **57**: 12-29.
- Aubréville, A. (1959). *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*. Tomes 1-3. C.T.T. Nogent sur-Marne, Paris. 372 pp. + 343pp. + 335 pp.
- Avit, L.F.J.B., Pedia, L.P. & Sankaré, Y. (1999). *Diversité biologique de la Côte d'Ivoire. Rapport de synthèse*. Ministère de l'Environnement et de la Forêt de Côte d'Ivoire, Abidjan, pp. 16-38.
- Ayichedehou, M. (2000). *Phytosociologie, Ecologie et Biodiversité des phytocénoses culturelles et post-culturelles du Sud et du Centre Bénin*. Thèse Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 281 p.
- Bacles, F.E.C., Lowe, J.A. & Ennos, A.R. (2006). Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* **311**: 628.
- Balle, S. & Hall, F. (1961). Les Loranthacées de la Côte d'Ivoire. *Adansonia* **1**: 208-265.
- Balmford, A., 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 193-196.
- Balmford, A., Benum, L., Brink, T.B., Cooper, D., Côté, M.I., Crane, P., Dobson, A., Dudley, N., Dutton, I., Green, E.R., Gregory, D.R., Harrison, J., Kennedy, T.E, Kremen, C., Leader-Williams, N., Lovejoly, E.T., Mace, G., May, R., Mayaux, P., Morling, P., Phillips, J., Redford, K., Ricketts, H.T., Rodríguez, P.J., Sanjayan, M., Schei, J.P., Van Jaarsveld, S.A. & Walther, A.B. (2005a). The convention on biological diversity's 2010 target. *Science* **307**: 212-213.
- Balmford, A., Grane, P., Dobson, A., Green, E.R. & Mace, M.G. (2005b). The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. **360**: 221-228.
- Baur, G.N. (1964). L'aménagement de la forêt dense humide. *Unasylva* **1**: 18-28.
- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A. (1980). Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 257-310.
- Beligné, V. (2000). Connaissance de la diversité floristique et aménagement forestier : le cas du Sud-

- Ouest ivoirien. In : *Séminaire sur l'état des recherches en cours dans le parc national de Taï (PNT)*, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp. 156-163.
- Bertault, J.G. (1982). Étude d'aménagement de la forêt naturelle. Évolution de la surface terrière dans les périmètres SODEFOR d'Irobo et comparaison avec le périmètre Mopri pour une période 3 ans, Côte d'Ivoire. GERDAT-CTFT, Nogent-sur-Marne, 20 p.
- Bertault, J.G. (1986). *Étude de l'effet d'interventions sylvicoles sur la régénération naturelle au sein d'un périmètre expérimental d'Aménagement en forêt dense humide de Côte d'Ivoire*. Thèse Doctorat, Université de Nancy, 254 p.
- Bertault, J.G. (1987). *Évolution de la croissance des essences principales dans le périmètre d'Irobo, Abidjan (Côte d'Ivoire)*, CIRAD- CTFT, 19 p.
- Bertrand, A. (1983). La déforestation en zone de forêt en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêt des Tropiques* **202**: 3-16.
- Biondini, M.E., Mielke, W.P.Jr. & Berry, J.K. (1988). Data-dependent permutation techniques for the analysis of ecological data. *Vegetation* **75**: 161-168.
- Blanc, L. (1998). *Les formations forestières du Parc National de Cat Tien (Viêt Nam): caractérisation, structurale et floristique, étude de la régénération naturelle de la dynamique successione*. Thèse de Doctorat, Université Claude-Bernard Lyon I, 206 p.
- Blondel, J. (1979). *Biologie et écologie*. Masson & Cie, Paris, 173 p.
- Blondel, J. (1986). *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 211 p.
- Blondel, J. (1995). *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 297 p.
- Bonnis, G. (1980). *Étude de Chablis en forêt dense humide sempervirente naturelle de Taï (Côte d'Ivoire)*. ORSTOM, Abidjan, 29 p. + annexes.
- Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensoziologie Grünzüge der Vegetationsgrunde*, 3<sup>ème</sup> éd. Springer, Wien, 865 p.
- Brokaw, N. & Busing, R.T. (2000). Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* **15** (5): 183-188.
- Brown, S. & Lugo, A.E. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 1-32.
- Brown, S. & Lugo, A.E. (1994). Rehabilitation of tropical lands: a key to sustaining development. *Restoration Ecology* **2**: 97-111.
- Budowski, G. (1963). Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* **13**: 42-44.
- Budowski, G. (1965). Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* **15**: 40-42.
- Bush, M.B. & Colinvaux, P.A. (1994). Tropical forest disturbance : paleoecological records from Darién, Panamá. *Ecology* **75**: 1761-1768.
- Buttoud, G. (1989). *Les produits forestiers dans l'économie africaine*. ACCT/CILF, Presse Universitaire de France, 321 p.
- Buttoud, G. (1991). Le mythe de la protection des forêts tropicales dans certains contextes socio-économiques. *Revue forestière Française* **XLVI**, n°spécial : 114-118.
- Carrière, S. (1999). « Les orphelins de la forêt » : *Influence de l'agriculture itinérante sur brûlis des Ntumu et des pratiques agricoles associées sur la dynamique forestière du Sud Cameroun*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, 448 p.
- Carrière, S.M., Letourmy, P. & McKey, D.B. (2002). Effects of remnant trees in fallows on diversity and structure of forest regrowth in a slash-and-burn agricultural system in southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 375-396.
- Catinot, R. (1965a). Sylviculture en forêt dense africaine. *Bois et Forêt des Tropiques* n°**100**: 5-18.
- Catinot, R. (1965b). Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. Perspectives d'aménagement. *Bois et Forêt des Tropiques* n°**104**: 17-29.
- Chapin, S.F. III, Walker, H.B., Hobbs, J.R., Hooper, U.D., Sala, E.O. & Tilman, D. (1997). Biotic control over the functioning of ecosystems. *Sciences* **277**: 500-503.

- Chapman, C.A. (1995). Primate seed dispersal: coevolution and conservation implication. *Evolutionary Anthropology* **4**: 74-82.
- Charles-Dominique, P. (1986). Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana, In: Estrada, A. & Fleming, T.H. (Eds). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht, pp. 119-135.
- Chase, M.J. (2003). Community assembly: when should history matter? *Oecologia* **136**: 489 -498.
- Chase, M.J. & Leibold, M.A. (2003). *Ecological niches*. Chicago University Press, Chicago, 212 p.
- Chave, J. (2000). Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale. *Annales de Physique* (France) **25**(6): 1-184.
- Chazdon, R. L. (1998). Tropical forests—log 'em or leave 'em? *Science* **281**:1295 - 1296.
- Chazdon, R.L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 51-71.
- Chevallier, A. (1948). Biogéographie et écologie de la forêt dense ombrophile de Côte d'Ivoire. *Revue de Botanique Appliquée* **28**: 101-115.
- China, J.D. (2002). Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **167**: 195-207.
- China, J.D. & Helmer, E.H. (2003). Diversity and composition of tropical secondary forests recovering from large-scale clearing: results from the 1990 inventory in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **180**: 227-240.
- Chou, C.H. (1999). Roles of allelopathy in plant biodiversity and sustainable agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences* **18**: 609-636.
- Chou, C.H. & Waller, G.R. (1980). Possible allelopathic constituents of *Coffea Arabica*. *Journal of Chemical Ecology* **6**: 643-654.
- Clark, D.B. (1996). Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 735-739.
- Clark, J.S. (1991). Disturbance and tree life history on the shifting mosaic landscape. *Ecology*, **72**: 1102-1118.
- Clements, F.E. (1905). *Research methods in ecology*. Univ. Publishing Company, Lincoln, Nebraska, 334 p.
- Clements, F.E. (1916). *Plants succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute Publication, Washington, 512 p.
- Cochrane, M.A. (2003). Fire science for rainforests. *Science* **421**: 913 - 919.
- Collins, S.L., Glenn, S.M. & Roberts, D.W. (1993). The hierarchical continuum concept. *Journal of Vegetation Science* **4**: 149-156.
- Connell, J.H. & Slater, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**: 1119-1144.
- Cook, J.E. (1996). Implications of modern successional theory for habitat typing : a Review. *Forest Science* **42**: 67-75.
- Corlett, R.T. (1994). What is secondary forest ? *Journal of Tropical Ecology* **10**: 445-447.
- Corlett, R.T. (1995). Tropical secondary forests. *Progress in Physical Geography* **19**: 159-172.
- Corlett, R.T. & Primack, R.B. (2006). Tropical rainforests and the need for cross-continental comparisons. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 104-110.
- Cowles, H. C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* **27**: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- da Silva, J.M.C., Uhl, C. & Murry, G. (1996). Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures. *Conservation Biology* **10**: 491-503.
- Daily, G.C. (1997). *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems*. Island Press, Washington, pp. 49-65.
- Decocq, G. (1997). *Contribution à l'étude phytosociologique de l'actuelle Theoracia Sylva (Thiérache, Aisne, France). Essai d'analyse systémique des phénomènes phytodynamiques*. Thèse Doctorat,



Université de Lille 2, 442 p.

- Decocq, G. (1999). La dynamique de recolonisation végétale des anciennes carrières de craies phosphatée du Nord de la France: analyse phytosociologique et systémique. *Belgian Journal of Botany* **132**: 77-94.
- Decocq, G. (2000a). La végétation forestière de la haute vallée de l'Oise (Belgique et France): approche phytosociologique intégrée. *Belgian Journal of Botany* **133**: 53-83.
- Decocq, G. (2000b). Apports de l'approche systémique des phénomènes phytodynamiques en phytosociologie forestière. In : Géhu J.M. (ed). *Les données de la phytosociologie sigmatiste : structure, gestion, utilisation*. J. Cramer, Berlin, pp. 767-788.
- Decocq, G. (2002). Patterns of plant species and community diversity at different organization levels in a forested riparian landscape. *Journal of Vegetation Science* **13**: 91-106.
- Decocq, G. (2004). Synchronisme, diachronisme et isomorphisme spatio-temporel: intérêt de l'approche archéophytosociologique en systémique végétale. In : Géhu J.M. (ed). *La végétation postglaciaire du passé et du présent : Syngénèse, Synécologie, Synsystématique*. J. Cramer, Berlin, pp. 803-817.
- Decocq, G. (2007). De l'éthophytosociologie à l'écologie historique : comprendre les successions secondaires pour gérer la biodiversité. In : Pedrotti, F. (ed). *Biodiversity, Ecological processes and Landscape dynamics*. J. Cramer, Berlin (sous presse).
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., de Foucault, B., Delelis-Dusollier, A. & Bardat, J. (2004). Plant diversity in a managed temperate forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* **41**: 1065-1079.
- Delabarre, M. (1977). *Incidence agronomique du développement de Eupatorium odoratum (Composées) en Côte d'Ivoire*. Thèse Doctorat, Université de Côte d'Ivoire, 105 p.
- Deléage, J.P. (1991). *Une histoire de l'écologie*. Flammarion, collection Points Sciences, Paris, 330 p.
- Denevan, W.M. (1992). The pristine myth: the landscape of the Americas in 1942. *Annals of the Association of American Geographers* **82**: 369-385.
- Dengueadhé, K.T.S., Decocq, G., Adou Yao, C., Blom, E. C. & Van Rompaey, R.S.A.R. (2006). Plant species diversity in the southern part of the Taï National Parc (Côte d'Ivoire). *Biodiversity and Conservation* **15**: 2123-2142.
- Denslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 431-451.
- Denslow, J.S. & Guzman, S. (2000). Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *Journal of Vegetation Sciences* **11**: 201-212.
- Devineau, J.L. (1984). *Structure et dynamique de quelques forêts tropicales de l'Ouest Africain (Côte d'Ivoire)*. Thèse Doctorat, Université Pierre et Marie Curie Paris VI, 294 p.
- Devineau, J.-L., Fournier, A. & Kaloga, B. (1997). *Les sols et la végétation de la région de Bondoukui (Ouest burkinabé)*. Editions ORSTOM, Paris, 111 p.
- DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A. & Denslow, J.S. (2000). Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 1-19.
- DeWalt, S.J., Maliakal, S.K. & Denslow, J.S. (2003). Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence : implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* **182**: 139-151.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646-655.
- Dornelas, M., Connolly, R.S. & Hughes, P.T. (2006). Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature* **440**: 80-82.
- Doumbia, F. (1992). Dynamique des peuplements du périmètre de recherche en forêt naturelle de Mopri (Côte d'Ivoire). Étude de la mortalité des essences principales, après dix années d'observation. IDEFOR-DFO, Abidjan, 32 p.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible

- asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**: 345-366.
- Dugerdil, M. (1970). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. I: Quelques aspects de la végétation et de son évolution en savane préforestière. *Candollea* **25**: 11-19.
- Duncan, S.R. & Chapman, C.A. (1999). Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications* **9** (3): 998-1008.
- Duncan, S.R. & Chapman, C.A. (2003). Tree-shrub interactions during early secondary forest succession in Uganda. *Restoration Ecology* **11**: 198-207.
- Duncan, S.R. & Duncan, V.E. (2000). Forest succession and distance from forest edge in an Afro-Tropical grassland. *Biotropica* **32**: 33-41.
- Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D. & Moares, C. (2002). Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83**: 2978-2984.
- Duvigneaud, P. (1946). La variabilité des associations végétales. *Bulletin Botanique Belgique*, **88**: 107-134.
- ECOSYN (1999). *ECOSYN Working document. For conservation priority setting workshop for west Africa's Upper Guinea forest ecosystem*. Séminaire du 6 au 11/12/ 1999, Abidjan, 8 p.
- Egler, F.E. (1954). Vegetation science concepts. I : Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* **4**: 412 - 417.
- Emberger, L., Mangenot, G. & Miège, J. (1950a). Existence d'associations végétales typiques dans la forêt équatoriale. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **231**: 640-642.
- Emberger, L., Mangenot, G. & Miège, J., (1950b). Caractères analytiques et synthétiques des associations de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire. *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **231**: 812-814.
- Ewel, J. (1980). Tropical succession : manifold routes to maturity. *Biotropica* **12** (suppl.): 2-7.
- FAO (1995). *Forest resources assessment 1990. Global Synthesis*. FAO forestry paper n°124, Rome, 44 p.
- FAO (1996). *Forest resources assessment 1990. Survey of tropical forest cover and study of change processes*. FAO forestry paper n°130, Rome, 154 p.
- Favrichon, V. (1994). Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique du peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **49**: 379-403.
- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature* **312**: 109-114.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forest : the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 119-124.
- Florence, J. (1981). *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse Doctorat, Université Louis Pasteur Strasbourg, 261 p.
- Foster, D.R., Fluet, M. & Bose, E.R. (1999). Human or natural disturbance: landscape-scale dynamics of the tropical forest of Puerto Rico. *Ecological Applications* **9**: 555-572.
- de Foucault, B. (1984). *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hydrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse Doctorat, Univ. de Rouen, 675 p.
- de Foucault, B. (1987). Nouvelles recherches sur les structures systématiques végétales : caractérisation, ordination, signification. *Phytocoenologia* **15**: 159-199.
- de Foucault, B. (1990). Introduction à une ethnophytosociologie. *Lejeunia* **134** : 1-63.
- de Foucault, B. (1991). Introduction à une systématique des végétations arbustives. *Documents Phytosociologiques* **13**: 63-104.
- de Foucault, B. (1993). Systémique qualitative et structuralisme en phytosociologie. *Revue Internationale de Systémique* **7**: 363-384.
- Garwood, N. C. (1989). Tropical soil seed banks: a review. In: Leck, M., Parker, V. & Simpson, R. (eds) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California, pp. 149-209.
- Gautier, L. (1992). *Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire Centrale : rôle du Chromolaena odorata (L.) R. & Robinson dans la dynamique de la végétation*. Thèse de Doctorat, Université de Genève, 259

p.

- Geerling, C. (1982). *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano-guinéens*. Université Agronomique de Wageningen, 340 p.
- Gillet, F. (1998). *La phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Document du Laboratoire d'Ecologie végétale, Institut Botanique, Université Neuchâtel, 65 pp.
- Gillet, F., de Foucault, B. & Julve, P. (1991). La phytosociologie synusiale intégrée : objet et concepts. *Candollea* **46**: 315-340.
- Gillet, F. & Gallandat, J.D. (1996). Integrated synusial phytosociology: some notes on a new multiscalar approach to vegetation analysis. *Journal of Vegetation Science* **7**: 13-18.
- Girard, G., Sircoulon, J. & Touchebeuf, P. (1971). Aperçu sur les régimes hydriques en milieu naturel de la Côte d'Ivoire. *Mémoires de l'ORSTOM* **50** : 12-151.
- Gleason, H.A. (1917). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **53**: 7-26.
- Gómez-Pompa, A. & Kaus, A. (1992). Taming the wilderness myth. *Bioscience* **42**: 271-279
- Gounot, M. (1969). Méthode d'étude quantitative de la végétation. Masson & Cie, Paris, 314 p.
- Grime, J.P. (1965). Shade tolerance in flowering plants. *Nature* **208**: 161-163.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological an evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**: 1169-1194.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988). *Comparative plant ecology: a functional approach to common british species*. London 742 p.
- Guarigata, M.R., Cazdon, R.L., Denslow, J.S., Dupuy, J.M. & Anderson, L. (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* **132**: 107-120.
- Guariguata, M.R. & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**: 185-206.
- Guillaumet, J.-L. (1967). Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). *Mémoires de l'ORSTOM* **20**: 1-247.
- Guillaumet, J.-L. (1978). Observation sur les premiers stades de reconstitution de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). I. Présentation. *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie*, **XIII**, n°3: 189-190.
- Guillaumet, J.-L. & Adjanohoun, E. (1971). La végétation de la Côte d'Ivoire. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. *Mémoires de l'ORSTOM* **50**: 157-263.
- Hall, J.B. & Swaine, M.D. (1981). Distribution and ecology of vascular plants in tropical rain forests: forest vegetation in Ghana. *Geobotany* **1**: 1-383.
- Hallé, F. & Aké Assi, L. (1962). Le genre *Chytranthus* (Sapindacées) en Côte d'Ivoire. *Adansonia* **2**: 291-299.
- Hallé, F. & Oldeman, R.A.A. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Collection de monographie de botanique et de biologie végétale. Masson, Paris, 178 p.
- Hartshorn, G.S. (1980). Neotropical forest dynamics. *Biotropica* **12** (suppl.): 23-30.
- Harvey, C.A. (2000). Windbreaks enhance seed dispersal into agricultural landscapes in Monteverde, Costa Rica. *Ecological Applications* **10**: 155-173.
- Hawthorne, D.W. (1996). *Guide de terrain pour les arbres des forêts denses de la Côte d'Ivoire et pays limitrophes*. Ecosyn, Wageningen, 276 p.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C.J. & Lawesson, J.E. (1999). An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* **91**: 9-22.
- Hladik, A. (1982). Dynamique d'une forêt équatoriale africaine. Mesure en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica* **3**: 373-392.
- Hladik, A. & Blanc, P. (1987). Croissance des plantules en sous-bois de forêt dense humide africaine (Makokou, Gabon). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **42**: 209-232.

- Holl, K.D. (1999). Tropical forest recovery and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 378-379.
- Hoppe-Dominik B. (1999). *L'état actuel des effectifs de grands mammifères dans l'ensemble du parc national de Taï*. Direction de la protection de la nature, Abidjan, 66 p.
- Horn, H.S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematic* **5**: 25-37.
- Howorth, R.T. & Pendry, C.A. (2006). Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. *Biodiversity and Conservation* **15**: 693-715.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 375 p.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.P. (1986). Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J. & Case T.J. (eds) *Community Ecology*. Harper and Row, New-York, pp. 314-329.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.P. (1983). In *Tropical rain Forests: Ecology and Management*, eds. Sutton, S. & Whitmore, T. (Blackwell, London), pp. 24 - 40.
- Huguet, L. (1982). Que penser de la « disparition » des forêts tropicales ? *Bois et Forêt des Tropiques* **195**: 7-22.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* **113**: 81-101.
- Huston, M. & Smith, T. (1987). Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* **130**: 168-198.
- Huston, M.A. (1994). *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, 618 p.
- Hutchinson, J. & Dalziel, J.M. (1959 -1972). *Flora of West Tropical Africa*. (2<sup>nd</sup> ed., revised by Keay, R.W.J. & Hepper, F.N.), Crown Agent, London, 3 volumes, 828 p., 544 p., 574 p.
- Ingle, N. (2003). Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* **134**: 251-261.
- Jans, L., Poorter, L., Van Rompaey, R.S.A.R. & Bongers, F. (1993). Gaps and forest zones in tropical moist forest in Ivory Coast. *Biotropica* **25**: 258-269.
- Jenik, J. & Hall, J.-B. (1986). The ecological effects of the Harmattan wind in the Djebobo massif (Togo Mountains, Ghana). *Journal of Ecology* **54**: 767-779.
- Kahn, F. (1978). Évolution structurale du peuplement de *Macaranga hurifolia*. In: Observation sur les premiers stades de reconstitutions de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie XIII*, n°3: 223-238.
- Kahn, F. (1982). La reconstitution de la forêt tropicale après une culture traditionnelle (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). *Mémoires de l'ORSTOM* **97**: 1-150.
- Kassi, N'.J. (2001). Étude descriptive de quelques Angiospermes ligneuses ivoiriennes du Jardin Botanique du C N F. Mémoire DEA, Université de Cocody, Côte d'Ivoire; 92 p.
- Kassi, N'.J. & Decocq, G. (2006). Régénération de la forêt dense semi-décidue dans les stades post-culturels en forêt classée de Sanaimbo (Côte d'Ivoire). *Acta Botanica Gallica* (sous presse).
- Kassi, N'.J. & Decocq, G. Succession secondaire post-culturelle en système forestier tropical semi-décidu de Côte d'Ivoire: approche phytosociologique intégrée et systémique. *Phytocoenologia* (sous presse).
- Kassi, N'.J. & Decocq, G. Spatio-temporal patterns of plant species and community diversity in a semi-deciduous tropical forest under shifting cultivation. *Journal of Vegetation Science* (soumis).
- Kennard, D.K. (2002). Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* **18**: 53-66.
- Kleinman, P.J.A., Pimentel, D. & Bryant, R.B. (1995). The ecological sustainability of slash-and-burn agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **52**: 235-249.
- Knight, D.H. (1975). A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado

- Island, Panama. *Ecological Monographs* **45**: 259-284.
- de Koning, J. (1983). *La forêt du Banco*. Thèse Doctorat, Université Agronomique de Wageningen, 912 p.
- Kouadio, K. (2000). *Approche qualitative de la flore de la forêt classée de la Haute Dodo (Côte d'Ivoire)*. Mémoire DEA, Université de Cocody-Abidjan, 128 p.
- Kouassi, K.E. (2000). *Contribution à l'étude de la flore de la forêt classée de la Haute Dodo (Côte d'Ivoire)*. Mémoire de DEA, Université de Cocody-Abidjan, 103 p.
- Kouka, L.A. (2000). *Recherches sur la flore, la structure et la dynamique des forêts du Parc national d'Odzala (Congo-Brazzaville)*. Thèse de Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 67 p.
- Kratz, T.K., Deegan L.A., Harmon, M.E. & Lauenroth, W.K. (2003). Ecological variability in space and time: insights gained from the US LTER Program. *Bioscience* **53**: 57-67.
- Krebs, C.J. (2001). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 5<sup>th</sup> éd. Benjamin Cummings, San Francisco, 695 p.
- Kudzo, A.G. (1990). *Évolution des jachères de savane en zone tropicale forestière du Togo: Terroir de Bena (Plateau d'Akposso)*. Mémoire DEA, Université Pierre et Marie Curie Paris VI, 56 p.
- Lamb, B. (1994). Reforestation of degraded forests lands in the Asia-Pacific region. *Journal of Tropical Forest Sciences* **7**: 1-7.
- Lamb, B. & Tomlinson, M. (1994). Forest rehabilitation in Asia-Pacific region: past lessons and present uncertainties. *Journal of Tropical Forest Sciences* **7**: 157-170.
- Lanier, L. (1986). *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy, 468 p.
- Lanly, J.P. (1969). Régression de la forêt en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêt des Tropiques* **127**: 3-20.
- Lanly, J.P. (1982). Les ressources forestières tropicales. Études FAO, Forêts, n°30, 106 p.
- Laurance, W.F. (2003). Slow burn: the insidious effects of surface fires on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 209-212.
- Lavorel, S., Debussche, M., Lebreton, J.D. & Lepart, J. (1993). Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old-fields. *Oikos* **67**: 114-128.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 474-478.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits - revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556.
- Lawton, J.H. (1987). Are there assembly rules for successional communities ? In: Gray A. J., Crawley M. J. & Edwards P. J. (eds) *Colonization, succession and stability*. Blackwell Science, Oxford, pp. 225-244.
- Lawton, J.H. (1999). Are there general laws in ecology ? *Oikos* **84**: 177-192.
- Lebrun, J. (1947). La végétation de la plaine alluviale au sud Lac Edouard. Institut des Parcs Naturels du Congo-Belge, Mission Lebrun (1937 - 1938), 800 p.
- Lebrun, J. & Gilbert, G. (1954). Une classification écologique des forêts du Congo. *Publications INEAC, Série scientifique* **63**: 1-189.
- Lebrun, J.P. & Stork, A.L. (1991-1997). *Énumération des plantes à Fleurs d'Afrique Tropicale*. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Genève. Vol. 1 (249 pp.), vol. 2 (257 pp.), vol. 3 (341 pp.), vol. 4 (711 pp.).
- Lepart, J. & Escarre, J. (1983). La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie* **14**: 133-178.
- Letouzey, R. (1982). *Manuel de botanique forestière, Afrique tropicale, tome 2*. CTFT, Nogent-sur-Marne, 451 p.
- Loehle, C. (1989). Forest level analysis of stability under exploitation: depensation responses and catastrophe theory. *Vegetatio* **79**: 109-115.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* **91**: 3-17.

- Loreau, M. (2004). Does functional redundancy exist? *Oikos* **104**: 606-611.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Sciences* **294**: 804-808.
- Lorougnon, G.J. (1971). Les Cypéracées forestières de la Côte d'Ivoire. *Mémoires de l'ORSTOM* **58**: 102 p.
- Maître, H.F. (1986). Dynamique et production des peuplements naturels de la forêt dense humide en Afrique. *Bois et Forêt des Tropiques* **213**: 3-12.
- Mangenot, G. (1955). Étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Études Eburnéennes* **IV**: 5-81.
- Marcano-Vega, H., Aide, T.M. & Báez, D. (2004). Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology*. **161**: 75-87.
- Martin, P.H. (2004). Forty years of tropical forest recovery from agriculture: structure and floristics of secondary and old-growth riparian forests in the Dominican Republic. *Biotropica* **36**: 297-317.
- Masens, Da-Musa Yung B. (1997). *Étude phytosociologique de la région de Kivit (Bandundu, Zaïre)*. Thèse Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 398 p.
- Maurer, A.B. & McGill, J.B. (2004). Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology* **5**: 413-422.
- Mc Cook, L.J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* **110**: 115-147.
- McCauley, J.D. (2006). "Selling out on nature". *Nature* **443**: 27-28.
- McCune, B. & Mefford, M.J. (2001). *PC-Ord. Multivariate analysis of ecological data, version 4*. MjM Software Design, Gleneden Beach, 238 p.
- McCune, B. & Grace, B.J. (2002). *Analysis of ecological communities*. Ed. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, 300 p.
- McDowell, W.H. (2001). Hurricanes, people, and riparian zones: controls on nutrient losses from forested Caribbean watersheds. *Forest Ecology and Management* **154**: 443-451.
- McNeely, J.A. (1994). Lessons from the past: forests and biodiversity. *Biodiversity and Conservation* **3**: 2-16.
- Menzies, A. (2000). *Structure et composition floristique de la forêt de la zone Ouest du Parc National de Taï (Côte d'Ivoire)*. Mémoire DEA, Université Genève, 78 p.
- Miège, J., Borard, M. & Carrère, P. (1966). *Évolution floristique des végétations de jachère en fonction des méthodes culturales à Darou (Sénégal)*. Travaux de la Faculté des Sciences, Université de Dakar, Paris, 58 p.
- Millet, J. (2003). *Étude de la biodiversité arborée, de la structure et de l'évolution dynamique du massif forestier de Tan Phu (Vietnam) après son exploitation*. Thèse Doctorat, Université Claude Bernard-Lyon I, 213 p.
- Molinier, R. & Muller, P. (1938). La dissémination des espèces végétales. *Revue Générale de Botanique* **50**: 53-72.
- Mondjannagni, A. (1969). Contribution à l'étude des paysages végétaux du Bas-Dahomey. *Annales de l'Université d'Abidjan* **G 1**: 181 p.
- Moreau, R. & De Namur, C. (1978). Le système cultural traditionnel des Oubis de la région de Taï (Côte d'Ivoire). In: Observation sur les premiers stades de reconstitutions de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie* **XIII**, n°3: 191-195.
- Mosango M. (1990). *Contribution à l'étude botanique et biogéochimique de l'écosystème forêt en région équatoriale (Ile Kongolo, Zaïre)*. Thèse Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 450 p.
- Moutsamboté, J.-M. (1985). *Dynamique de la reconstitution de la forêt Yombe (Domonika, R. P. Congo)*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux III, 299 p.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.



- De Namur, C. (1978a). Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire. *In: Observation sur les premiers stades de reconstitutions de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie XIII*, n°3: 211-233.
- De Namur, C. (1978b). Étude floristique *In: Observation sur les premiers stades de reconstitutions de la forêt (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire). Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie XIII*, n°3: 203-210.
- De Namur, C. & Guillaumet, J.L. (1978). Grands traits de la reconstitution dans le Sud-Ouest ivoirien. *Cahiers de l'ORSTOM, série Biologie XIII*, n°3: 197-201.
- Nason, J.D., Aldrich, R.P. & Hamrick, L.J. (1997). Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *In: Laurance, F.W. & Bierregaard O.R. (Eds.) Tropical forest remnants: Ecology, managements, and conservation of fragmented communities*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 304-320.
- Nee, S. & Stone, G. (2003). The end of the beginning for neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 433-434.
- Nepstad, D.C., Uhl, C. & Serrão, A.S. (1991). Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* **20**: 248-255.
- Noble, I.R & Gitay, H. (1996). A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* **7**: 329-336.
- Noble, I.R & Slatyer, R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* **43**: 5-21.
- Noumon, J.C. & Ganblo, J.C. (2005). Phytosociologie appliquée à l'aménagement des forêts : cas du périmètre forestier du Koto (Département du Zou, Centre-Bénin). Résumé de Thèse, *Acta Botanica Gallica* **152**: 269-280.
- Økland, R.H. (1990). Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. *Sommerfeltia*, suppl. **1**: 1-233.
- Oldeman, R.A.A. (1990). *Forests: elements of silvology*. Springer-Verlag, Berlin, 565 p.
- O'Neill, R.V., de Angelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.H.F. (1986). *A hierarchical concept of ecosystem*. Princeton University Press, Princeton, 254 p.
- Opdecamp, L. (1997). Discussion d'un modèle et de paramètres écologiques et économiques pour la gestion de l'écosphère tropicale humide. Publication électronique daAlterthèses, 28/11/2005, <http://www.chez.com/alterthesis/eth>.
- Opler, P.A., Baker, H.G. & Frankie, G.W. (1980). Plant reproductive characteristics during secondary succession in neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica* **12** (supplement): 40-46.
- Paradis, G. (1988). *Étude comparative des végétations littorales du Bénin et de la Côte d'Ivoire*. Thèse Doctorat, Université Bordeaux III, 295 pp.
- Paradis, G. & Houngnon, P. (1977). La végétation de l'aire classée de la Lama dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris)*, 3<sup>ème</sup> série, *Botanique* **34**: 169-198.
- Perez Vera, F. (1976). Notice sur une mise à jour de l'inventaire des espèces et des genres des Orchidées de la Côte d'Ivoire. *Boissiera* **24**: 551-557.
- Perraud, A. (1971). Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Le sol. *Mémoires de l'ORSTOM* **50**: 265-391.
- Pickett, S.T.A. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. *In: G.E. Likens (ed.) Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*, Springer-Verlag, New York, pp. 110-135.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* **69**: 109-114.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**: 129-136.

- Pickett, S.T.A. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. p. 110-135. In: Likens, G.E. (ed) *Long-term studies in ecology: approaches and alternatives*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Poinsier, J.-L. (1947). Le Parasolier, essence de reboisement pour la forêt secondaire. *Bois et Forêt des Tropiques* **3**: 31-34.
- Puig, H. (2001). *La forêt tropicale humide*. Belin, Paris, 448 p.
- Rameau, J.C. (1987). *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestières. Applications aux forêts du nord-est de la France*. Thèse Doctorat d'État, Université de Besançon, 340 p.
- Rameau, J.C. (1992). Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. Première approche d'une typologie des hêtraies et hêtraies-sapinières. Les applications possibles au niveau de la gestion. *Revue Forestière Française* **44**: 393-429.
- Raunkiaer, C. (1934). *The lifes forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, London, 632 p.
- Riera, B. (1983). *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*. Thèse Doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse, 191 p.
- Riera, B. & Alexandre, D.Y. (1988). Surface des chablis et turnover rate en forêt dense tropicale. *Oecologia Generalis* **9**: 211-220.
- Riera, B., Puig, H. & Lescure, J.-P. (1990). La dynamique de la forêt naturelle. *Bois et Forêt des Tropiques* **219**: 69-78.
- Richards, P.W. (1952). *The tropical rain forest. An ecological study*. University Press Cambridge, Cambridge, 450 p.
- Richards, P.W. (1996). *The tropical rain forest: An Ecological Study, 2<sup>nd</sup> edition*. Cambridge University Press, Cambridge, 575 p.
- Riswan, S., Kenworthy, J.B. & Kartawinata, K. (1985). The estimation of temporal processes in tropical rain forest : a study of primary mixed dipterocarp forest in Indonesia. *Journal of Ecology* **1**: 172-182.
- Rivera L.W., Zimmerman, J.K. & Aide, T.M. (2000). Forest recovery in abandoned agricultural lands in a karst region of the Dominican Republic. *Plant Ecology* **148**: 115-125.
- Roberts, D.W. (1996). Modelling forest dynamics with vital attributes and fuzzy systems theory. *Ecological Modelling* **90**: 161-173.
- Rollet, B. (1969). La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de la plaine de Guyane Vénézuélienne. *Bois et Forêt des Tropiques* **124**: 19-38.
- Rollet, B. (1983). Régénération naturelle dans les trouées. Un processus général de la dynamique des forêts tropicales humides. *Bois et Forêt des Tropiques* **202**: 19-32.
- Ropert, J. & Roberts, R.W. (1999). Question de l'heure : Déforestation tropicale : le déclin des forêts tropicales. 25/11/2005 <http://www.rcfa.org/french/f.issues.12.html>.
- Rowell, T.E. & Mitchell, B.J. (1991). Comparaison of seed dispersal of guenons in Kenya and Capuchins in Panama. *Journal of Tropical Ecology* **7**: 269-274.
- Saldarriaga, J.C., West, D.C., Tharp, M.L. & Uhl, C. (1988). Long term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* **76**: 939-958.
- Sayer, J.A., Harcour, T.C.S. & Collins, N.M. (1992). *The conservation Atlas of tropical forests: Africa*. Macmillan Publishers Ltd., New York, 288 p.
- Schnell, R. (1949). Observations sur l'instabilité de certaines forêts de la haute Guinée en rapport avec le modelé et la nature du sol. *Bulletin Agricole du Congo Belge* **40**: 671-676.
- Schnell, R. (1950). *La forêt dense*. Lechavalier, Paris, 330p.
- Schnell R. (1952). Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique



- occidentale: les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne. *Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire* **18**: 41-236.
- Schnell, R. (1971). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. 2 : Les milieux, les groupements végétaux*. Gauthier-Villars-Bordas, Paris, 452 pp.
- Schnell, R. (1976). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. II- La Flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Gauthier-Villars-Bordas, Paris, 459 p.(t.3), 378 p.(t.4).
- Schnitzer, S.A., Dalling, J.W. & Carson, W.P. (2000). The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* **88**: 655-666.
- Schnitzer, S.A. & Carson, W.P. (2001). Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* **82**: 913-919.
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 223-230.
- Senterre, B. (2005a). *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale*. Thèse Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 343 pp.
- Senterre, B. (2005b). *Recherches méthodologiques pour la typologie de la végétation et la phytogéographie des forêts denses d'Afrique tropicale*. Résumé de Thèse, *Acta Botanica Gallica* **152**: 409-419.
- Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* **19**: 605-611.
- Sinsin, B. (1993). *Phytosociologie, écologie, valeur pastorale, production et capacité de charge des pâturages naturels du périmètre Nikki-kalé au Nord du Bénin*. Thèse Doctorat, Université Libre de Bruxelles, 309 p.
- SODEFOR (1977). *La situation forestière en Côte d'Ivoire. Analyse et proposition d'action*. Ministère des Eaux et Forêts, Abidjan, 124 p.
- SODEFOR (1988). *Plan directeur forestier 1988-2015*. Ministère des Eaux et Forêts, Abidjan, 84 p.
- SODEFOR (2001). *Plan d'aménagement de la forêt classée de Sanaimbo*. Abidjan (non publié).
- Sonké, B. (1998). *Études floristiques et structurales des forêts de la réserve de faune du Dja (Cameroun)*. Thèse de Doctorat, Université Libre Bruxelles, 267 p.
- Spichiger, R. & Pamard, C. (1973). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. Etude du recru forestier sur des parcelles en lisières d'un îlot forestier dans le Sud du pays Baoulé. *Candollea* **28**: 21-37.
- Spichiger, R. (1975). *Contribution à l'étude du contact entre flores sèche et humide semi-décidues du V Baoulé et de son extension Nord-Ouest (Côte d'Ivoire)*. Thèse Doctorat, Université de Genève, 261 p.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**: 81-86.
- Taylor, C.J. (1960). *Synecology and silviculture in Ghana*. The Nelson and Sons, Edinbourg, 418 p.
- Thomlinson, J.R., Serrano, M., López, T. del M., Aide, M.T. & Zimmerman, K.J. (1996). Land-use dynamics in a post-agricultural Puerto Rican landscape (1936-1988). *Biotropica* **28**: 525-536.
- Thompson, K., Band, S.R. & Hodgson, J.G. (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* **7**: 236-241.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* **292**: 281-284.

- Toledo, M. & Salick, J. (2006). Secondary succession and indigeneous management in semideciduous forest fallows of the Amazon Basin. *Biotropica* **38**: 161-170.
- Tsayem, D.M. (2002). *Caractérisation et suivi de la déforestation en milieu tropical par télédétection application aux défrichements agricoles en Guyane française et au Brésil*. Thèse Doctorat, Université d'Orléans, 233 p.
- Trochain, J.-L. (1980). *Écologie végétale de la zone intertropicale non désertique*. Publications Université Paul Sabatier, Toulouse, 458 p.
- Tulet, J.-C. (1981). *Commission nationale pour l'environnement. Etat de l'environnement en Côte d'Ivoire*. Ministère des Eaux et Forêts, Abidjan, 75 p.
- Turner, I.M., Wong, Y.K., Chew, P.T. & bin Ibrahim, A. (1997). Tree species richness in primary and old secondary tropical forest in Singapore. *Biodiversity and Conservation* **6**: 537-543.
- Uhl, C., Buschbacher, R. & Serrao, E.A.S. (1988). Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* **76**: 663-681.
- Uhl, C., Nepstad, D., Buschbacher, R., Clark, K., Kauffman, B. & Subler, S. (1990). Studies of ecosystem response to natural and antropogenic disturbances provide guidelines for designing sustainable land-use systems in Amazonia. In: Anderson, A.B. (ed.) *Alternatives to Deforestation: Steps Toward Stustainable Use of the Amazon Rain Forest*. Coloumbia Universty Press, New York, pp. 24-42.
- UNESCO (1979). Écosystèmes Forestiers Tropicaux. *Recherches sur les ressources naturelle* n°14. UNESCO, Paris, 740 p.
- Vallauri, D. (1997). *Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec Pinus nigra J.F. Arnold ssp. nigra dans le secteur Haut-Provençal*, Thèse Doctorat, Université de Marseille III, Cemagref Grenoble, 300 p. + annexes.
- Vallauri, D. & Schwoehrer, C. (2000). Recréer les forêts ? Une vision écologique pour soutenir une stratégie de restauration après les tempêtes. Rapport scientifique du 06 Août 2000 du WWF, 24 p. (France): 24/11/2005. [http://www.WWf.fr/pdf/Recreer\\_les\\_forets.pdf](http://www.WWf.fr/pdf/Recreer_les_forets.pdf).
- Van Andel, J., Bakker, J.P. & Grootjans, A.P. (1993). Mechanism of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. *Acta Botanica Neerlandica* **42**: 413-433.
- Van der Maarel, E. (1979). Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* **39** : 97-144.
- Van der Maarel, E. (1988). Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* **77**: 7-19.
- Van der Maarel, E. (1996). Vegetation dynamics and dynamic vegetation science. *Acta Botanica Neerlandica* **45**: 421-422.
- Van Germerden, B., Olf, H., Parren, M.P.E. & Bongers, F. (2003a). The pristine rain forest? Remnants of historical human impacts on current tree species composition and diversity. *Journal of Biogeography* **30**: 1331-1390.
- Van Germerden, B., Olf, H., Parren, M.P.E. & Bongers, F. (2003b). Recovery of conservation values in Central Africa Rain forest after logging an shifting cultivation. *Biodiversity and Conservation* **12**: 1553-1570.
- Van Steenis, C.G.J. (1956). Rejuvenation as a factor for judjing the status of vegetation types- the biological nomad theory. In: *Proceedings of the Symposium on Humid Tropics vegetation*, Kandy. UNESCO, Paris, pp. 212-215.
- Van Rompaey, R.S.A.R., Adou Yao, C., Blom, E.C., Denguéadhé Kolongo, T.S., Aké Assi, L., Wittebolle, G. & N'Guessan, K. E. (2001). *Biodiversité végétale et écologie du paysage dans le Sud du parc National de Tai*. Tropenbos Côte d'Ivoire, Wageningen, 42 p.
- Vanden Berghen, C. (1998). La forêt pâturée des environs d'Abéné (basse Casamance occidentale, Sénégal). *Lejeunia* **157**: 1-14.
- Vanpeene-Bruhier, S. (1998). *Transformations des paysages et dynamique de la biodiversité végétale. Les écotones, un concept clé pour l'étude des végétations post-culturelles. L'exemple de la commune d'Aussois* (Savoie). Thèse de Doctorat, Engref Grenoble, 312 p.

- Volkov, I., Banavar, J.R., Hubbell, S.P. & Maritan, A. (2003). Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* **424**: 1035-1037.
- Vuattoux, R. (1970). Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Annales de l'Université d'Abidjan E 3* : 285-315.
- Vuattoux, R. (1976). Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note, *Annales de l'Université d'Abidjan C 12* : 35-61.
- Walker, L.R., Zimmerman, J.K., Lodge, D.J. & Guzman-Grajales, S. (1996). An altitudinal comparison of growth and species composition in hurricane- damaged forest in Puerto Rico. *Journal of Ecology* **84**: 877-898.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* **2**: 95-113.
- Wardle, D.A. & Zackrisson, O. (2005). Effects of species and functional group on island ecosystem properties. *Nature* **435**: 806-810.
- Weber, H.E., Moravec, J. & Theuillat, J.P. (2000). International code of phytosociology nomenclature. 3<sup>rd</sup> edition *Journal of Vegetation Science* **11** : 739 - 768.
- Weiher, E., Van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609-620.
- White, F. (1983). *The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO - AETFAT-UNSO vegetation map of Africa*. Natural Resources Research n°20, UNESCO, Paris, 356 p.
- White, F. (1986). *La végétation de l'Afrique. Recherche sur les ressources naturelles*. ORSTOM-UNESCO, Paris, XX, 384.
- Whitmore, T.C. (1975). *Tropical rain forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford, 278 p.
- Whitmore, T.C. (1998). *An introduction to tropical rain forests. 2<sup>nd</sup> edition*, Oxford University Press, 282 p.
- Whittaker, R.H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* **23**: 14-78.
- Whittaker, R.H. (1971). Communities and ecosystems. *The American Naturalist* **112**:627-631.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.
- Whittaker, R.J., Bush, M.B. & Richards, K. (1989). Plant recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecological Monographs* **59**: 59-123.
- Widjeven, S.M.J. & Kuzee, M.E. (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* **8**: 414-424.
- Wilks, C. & Issembé, Y. (2002). *Guide pratique d'identification. Les arbres de la Guinée équatoriale. Région continentale*. Prépresse Communications, France, 546 p.
- Willis, K.J., Gillson, L. & Brncic, T.M. (2004). How "Virgin" is Virgin rainforest ? *Science* **304**: 402-403.
- Wilson, E.O. (2000). A global biodiversity map. *Science* **289**: 2279.
- Wright, S.J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* Vol. **20**: 553 - 560.
- Yangakola, J.M., de Foucault, B., Yongo, O.D. & Lejoly, J. (2004). Analyse phytogéographique comparative des savanes et des forêts de Ngotto (République Centrafricaine). *Acta Botanica Gallica*, **151**: 124-227.
- Yongo, O.D. (2002). *Contribution aux études floristique, phytogéographique et phytosociologique de la forêt de N'Gotto (République de Centrafrique)*. Thèse Doctorat, Université de Lille 2 et Université de Bruxelles, 347 p.
- Yongo, O.D. (2003). Contribution aux études floristiques, phytogéographique et phytosociologique de la forêt de N'Gotto (République de Centrafrique). Résumé de Thèse, *Acta Botanica Gallica* **150**: 119-124.

- Yongo, O.D. & de Foucault, B. (2001). Analyse phytogéographique de la forêt de N'Gotto (République Centrafricaine). *Systematics and Geography of Plants* **71**: 843-857.
- Zimmerman, J.K., Aide, T.M., Rosario, M., Serrano, M. & Herrera, L. (1995). Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* **77**: 65-76.
- Zobi, I.C. (2002). *Contribution à la gestion sylvicole des forêts humides ivoiriennes à travers l'analyse des dispositifs permanents de Mopri et Irobo (Côte d'Ivoire)*. Thèse Doctorat Université Claude Bernard-Lyon I , 159 p. + annexes.

# ANNEXES

## **Annexe 1**

Catalogue floristique de la forêt de Sanaïmbo

## **Annexe 2**

Compléments aux tableaux phytosociologiques : localisation des relevés  
et espèces accidentelles

## **Annexe 3**

Synoptique des groupements végétaux, associations végétales synusiales et coenoassociations décrits dans le chapitre 4  
avec les espèces ayant servi à les nommer

## Annexe 1: Catalogue floristique de la forêt de Sanaimbo

La nomenclature des espèces suit Lebrun & Stork (1991-1997)

Les familles suivent la classification APGII (2003) ; les noms de familles précédés de la mention "ex" indiquent la famille de rattachement avant APGII.

### Abréviations :

Types biologiques :

Mph : mégaphanérophyte ; Mph : mésophanérophyte ; mph : microphanérophyte ; Nph : nanophanérophyte ; Ch : chaméphyte ; H: Hémicryptophyte ; Th : thérophyte ; G : géophyte ; Hyd : hydrophyte ; Epte : épiphyte .

### Phytochories :

AT : afro-tropicales ; Pal : paléotropicales ; Pan : Pantropicales ; Aam : Afro-américaines ; AM : Afro-malgaches ; PA : plurirégionales africaines, GC : Guinéo-congolaises ; GCW : Guinée-congolaises endémiques ouest-africaines ; GCi : Guinée-congolaises endémiques de Côte d'Ivoire ; S : Soudaniennes ; GC-S : transition GC et S.

### Groupes écologiques :

FP: forêt en général ; FPh : forêt primaire sur sols hydromorphes ; Fs : forêt secondaire re ; S : savane ; H : habitat anthropique.

Espèces	Familles	Type biologique	Phytochorie	Mode de dissémination des diaspores	Groupe écologique
1 <i>Abildgaardia pilosa</i> (Willd.) Nees	Cyperaceae	Gr	AT	Epizoochorie	S
2 <i>Abrus canescens</i> Welw. ex Bak.	Fabaceae	LNph	Pan	Anémochorie	Fs
3 <i>Abrus precatorius</i> L.	Fabaceae	Lmph	Pan	Endozoochorie	Fs
4 <i>Abutilon mauritanium</i> (Jacq.) Medic.	Malvaceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
5 <i>Acacia kamerunensis</i> Gandoger	Fabaceae (ex Mimosaceae)	mph	PA	Barochorie	FP - Fs
6 <i>Acridocarpus alternifolius</i> (Schum. & Thonn.) Nied.	Malpighiaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP - Fs
7 <i>Acridocarpus smeathmannii</i> (DC.) Guill. & Perr.	Malpighiaceae	LMph	GC	Anémochorie	FP - Fs
8 <i>Acroceras gabunense</i> (Hack.) Clayton	Poaceae	Ch	GC-S	Epizoochorie	S
9 <i>Acroceras zizanoides</i> (Kunth) Dandy	Poaceae	Ch	GC-S	Epizoochorie	FP - Fs
10 <i>Adansonia digitata</i> L.	Malvaceae (ex Bombacaceae)	Mph	PA	Endozoochorie	S
11 <i>Adenia cissampeloides</i> (Planch. & Hook.) Harms	Passifloraceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
12 <i>Adenia gracilis</i> Harms	Passifloraceae	Lmph	AT	Endozoochorie	S
13 <i>Adenia lobata</i> (Jacq.) Engl.	Passifloraceae	LMph	AT	Endozoochorie	FP - Fs
14 <i>Adenopodia sclerata</i> (A. Chev.) Brenan	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	GC	Anémochorie	FP - Fs
15 <i>Adiantum vogelii</i> Mett. ex Keys.	Adiantaceae	H	GC	Hydrochorie	FPh
16 <i>Aeglopsis chevalieri</i> Swingle	Rutaceae	mph	GCW	Endozoochorie	FP - Fs
17 <i>Aerangis biloba</i> (Lindl.) Schltr. Excel. var. <i>kirkii</i> (Rchb. f.) Hawkes	Orchidaceae	Epte	GC	Anémochorie	FP - Fs
18 <i>Aerva lanata</i> (L.) Juss. ex Schultes	Amaranthaceae	Ch	GC	Epizoochorie	S
19 <i>Aeschynomene afraspera</i> Léonard	Fabaceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
20 <i>Aframomum albobolaleum</i> (Ridley) K. Schum.	Zingiberaceae	Gr	GC-S	Endozoochorie ?	S
21 <i>Aframomum sceptrum</i> (Oliv. & Hanb.) K. Schum.	Zingiberaceae	Gr	GC-S	Endozoochorie ?	S
22 <i>Afrobrunnichia erecta</i> Hutch. & Daiz.	Polygonaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	S
23 <i>Afzelia africana</i> Smith ex Pers.	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	Mph	GC-S	Endozoochorie	FP - Fs
24 <i>Aganope leucobotrya</i> (Dunn.) Polhill	Fabaceae	mph	AT	Anémochorie	FP - Fs
25 <i>Aganope lucida</i> (Welw. ex Bak.) Polhill	Fabaceae	LMph	AT	Anémochorie	FP - Fs
26 <i>Ageleaea pentagyna</i> (Lam.) Baill.	Connaraceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
27 <i>Ageratum conyzoides</i> L.	Asteraceae	Th	Pan	Anémochorie	Fs-H
28 <i>Aidia genipiflora</i> (DC.) Dandy	Rubiaceae	mph	GC	Anémochorie	FP - Fs
29 <i>Alafia barteri</i> Oliv.	Apocynaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP - Fs
30 <i>Albertisia scandens</i> (Mangenot & Miège) Forman	Menispermaceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP - Fs
31 <i>Albizia adianthifolia</i> (Schum.) W. F. Wright	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	PA	Anémochorie	Fs- H
32 <i>Albizia ferruginea</i> (Guill. & Perr.) Benth.	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	GC	Anémochorie	FP - Fs
33 <i>Albizia glaberrima</i> (Schum. & Thonn.) Benth. var. <i>glaberrima</i>	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	AT	Anémochorie	FP - Fs
34 <i>Albizia zygia</i> (DC.) J. F. Macbr.	Fabaceae (ex Mimosaceae)	mph	GC	Anémochorie	Fs- H
35 <i>Alchornea cordifolia</i> (Schum. & Thonn.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	mph	AT	Endozoochorie	S
36 <i>Allophylus africanus</i> P. Beauv.	Sapindaceae	mph	AT	Anémochorie	FP - Fs
37 <i>Allophylus spicatus</i> (Poir.) Radlk.	Sapindaceae	Nph	AT	Anémochorie	FP
38 <i>Alstonia boonei</i> De Wild.	Apocynaceae	MPh	PA	Anémochorie	FP-Fs
39 <i>Alternanthera pungens</i> Kunth	Amaranthaceae	Ch	GC-S	Epizoochorie	S
40 <i>Amaranthus spinosus</i> L.	Amaranthaceae	Th	GC-S	Epizoochorie	S
41 <i>Amorphophallus accrensis</i> N. E. Br.	Araceae	Gt	GCW	Endozoochorie	FP
42 <i>Amorphophallus johnsonii</i> N. E. Br.	Araceae	Gt	GC-S	Endozoochorie	FP - Fs
43 <i>Ampelocissus leonensis</i> (Hook. f.) Planch.	Vitaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	FP - Fs
44 <i>Amphimas pterocarpoides</i> Harms	Fabaceae	Mph	GC	Anémochorie	FP
45 <i>Anchomanes difformis</i> (Blume) Engl.	Araceae	Gt	GC	Endozoochorie	FP - Fs - S
46 <i>Ancistrorhynchus straussii</i> (Schltr.) Schltr.	Orchidaceae	Epte	GC-S	Anémochorie	S
47 <i>Andropogon africanus</i> Franch.	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	S
48 <i>Andropogon perligulatus</i> Stapf	Poaceae	H	GC-S	Epizoochorie	S
49 <i>Andropogon tectorum</i> Schum. & Thonn.	Poaceae	H	GC-S	Epizoochorie	S
50 <i>Aneilema beniniense</i> (P. Beauv.) Kunth	Commelinaceae	Ch	GC	Epizoochorie	FP - Fs
51 <i>Aneilema setiferum</i> A. Chev. var. <i>satiferum</i>	Commelinaceae	Ch	GC-S	Epizoochorie	FP - Fs
52 <i>Annona senegalensis</i> Pers. subsp. <i>senegalensis</i>	Annonaceae	Nph	S	Endozoochorie	S
53 <i>Anthocleista djalensis</i> A. Chev.	Gentianaceae (ex Loganiaceae)	mph	AT	Endozoochorie	Fs - H
54 <i>Anthoontha macrophylla</i> Pal. Beauv.	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	MPh	GC	Endozoochorie	FP - Fs
55 <i>Antiaris toxicaria</i> Lesch. var. <i>africana</i> Engl.	Moraceae	MPh	PA	Endozoochorie	FP - Fs - S
56 <i>Antidesma membranaceum</i> Müll. Arg.	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	mph	GC-S	Endozoochorie	S
57 <i>Antidesma venosum</i> Tul.	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	mph	PA	Endozoochorie	Fs -S
58 <i>Antrocaryon micraster</i> A. Chev. & Guillaum.	Anacardiaceae	MPh	GC	Barochorie	FP - Fs
59 <i>Aphania senegalensis</i> (Juss. ex Poir.) Radlk. var. <i>senegalensis</i>	Sapindaceae	mph	AT	Anémochorie	FP - Fs

60	<i>Apodostigma pallens</i> (Planch. ex Oliv.) Wilczek var. <i>pallens</i>	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	PA	Anémochorie	FP - Fs
61	<i>Aptandra zenkeri</i> Engl.	Olacaceae	mph	GC	Endozochorie	FP - Fs
62	<i>Argomuellera macrophylla</i> Pax	Euphorbiaceae	Nph	AT	Endozochorie	FP - Fs
63	<i>Artabotrys insignis</i> Engl. & Diels	Annonaceae	Lmph	AT	Endozochorie	FP - Fs
64	<i>Artabotrys velutina</i> (Sprague & Hutch.) Sc. Elliot	Annonaceae	Lmph	AT	Endozochorie	FP - Fs
65	<i>Aspilia africana</i> (Pers.) Adams subsp. <i>africana</i>	Asteraceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
66	<i>Aspilia bussei</i> O. Hoffm. & Muschler.	Asteraceae	Nph	S	Anémochorie	S
67	<i>Asplenium emarginatum</i> P. Beauv.	Aspleniaceae	H	GC	Epizochorie	FP
68	<i>Asystasia gangetica</i> (L.) T. Anders.	Acanthaceae	Ch	Pan	Epizochorie	FP-Fs
69	<i>Axonopus compressus</i> (Sw.) P. Beauv.	Poaceae	H	Aam	Epizochorie	S
70	<i>Baissea baillonii</i> Hua	Apocynaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
71	<i>Baissea multiflora</i> A. DC.	Apocynaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs
72	<i>Balanites wilsoniana</i> Dawe & Sprague	Zygophyllaceae (ex Balanitaceae)	MPh	AT	Endozochorie	FP
73	<i>Baphia pubescens</i> Hook. f.	Fabaceae	mph	AT	Anémochorie	FP-Fs
74	<i>Barleria opaca</i> (Vahl) Nees	Acanthaceae	Lmph	GC	Barochorie	FP
75	<i>Berlinia grandiflora</i> (Vahl) Hutch. & Dalz. var. <i>grandiflora</i>	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	Mph	GC-S	Anémochorie	S
76	<i>Bersama abyssinica</i> Fresen subsp. <i>abyssinica</i>	Melanthaceae	mph	GC-S	Endozochorie	S
77	<i>Bertiera chevaleri</i> Hutch. & Dalz.	Rubiaceae	Nph	GCW	Endozochorie	FP
78	<i>Bertiera racemosa</i> (G. Don) K. Schum. var. <i>racemosa</i>	Rubiaceae	mph	GC	Endozochorie	Fs
79	<i>Biophytum umbraculum</i> Welw.	Oxalidaceae	Gt	Pal	Anémochorie	S
80	<i>Blighia sapida</i> Koenig	Sapindaceae	Mph	GC-S	Endozochorie	FP-Fs
81	<i>Blighia unijugata</i> Bak.	Sapindaceae	Mph	GC	Endozochorie	FP-Fs
82	<i>Blighia welwitschii</i> (Hiern) Radlk.	Sapindaceae	Mph	GC	Endozochorie	FP-Fs
83	<i>Boerhavia diffusa</i> L.	Nyctaginaceae	Nph	Pan	Epizochorie	H
84	<i>Bombax buonopozense</i> P. Beauv.	Malvaceae (ex Bombacaceae)	MPh	AT	Anémochorie	FP-Fs
85	<i>Bombax costatum</i> Pellegr. & Vuill.	Malvaceae (ex Bombacaceae)	mph	S	Anémochorie	FP-Fs-S
86	<i>Borassus aethiopus</i> Mart.	Arecaceae (ex Palmae)	MPh	S	Barochorie	S
87	<i>Brachiaria serrata</i> (Thunb.) Stapf	Poaceae	H	AT	Epizochorie	S
88	<i>Bridelia atroviridis</i> Müll. Arg.	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	mph	GC	Endozochorie	Fs - S
89	<i>Bridelia ferruginea</i> Benth.	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	mph	PA	Endozochorie	Fs-S
90	<i>Buforesia obovata</i> Brenan	Commelinaceae	Ch	GCW	Anémochorie	S
91	<i>Buxus acutata</i> Friis	Buxaceae	Nph	AM	Endozochorie	S
92	<i>Caesalpinia bonduc</i> (L.) Roxb.	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	Lmph	Pal	Anémochorie	S
93	<i>Caloncoba gilgiana</i> (Sprague) Gilg	Achariaceae (ex Flacourtiaceae)	Mph	AT	Anémochorie	FP-Fs
94	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	Fabaceae	Lmph	Aam	Anémochorie	FP-Fs
95	<i>Calycobolus africanus</i> (G. Don) Heine	Convolvulaceae	LMph	AT	Anémochorie	FP-Fs
96	<i>Calycobolus heudelotii</i> (Bak. ex Oliv.) Heine	Convolvulaceae	LMph	AT	Anémochorie	FP-Fs
97	<i>Calyptrochilum christyanum</i> (Rchb. f.) Summerh.	Orchidaceae	Epte	GC-S	Anémochorie	S
98	<i>Calyptrochilum emarginatum</i> (Sw.) Schltr.	Orchidaceae	Epte	GC	Anémochorie	FP-Fs
99	<i>Campyloperum flavum</i> (Schumach. & Thonn. ex Stapf) Farron	Ochnaceae	Nph	GC	Endozochorie	FPh -Fs
100	<i>Campylostemon angolense</i> Welw. ex Oliv.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	Pal	Anémochorie	FP-Fs
101	<i>Campylostemon warnerckeanum</i> Loes. ex Fritsch	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
102	<i>Canna indica</i> L.	Cannaceae	H	Aam	Endozochorie	H
103	<i>Capparis biboba</i> Hutch. & Dalz.	Brassicaceae (ex Capparidaceae)	mph	AT	Endozochorie	FP-Fs
104	<i>Capparis erythrocarpos</i> Iserl var. <i>erythrocarpos</i>	Brassicaceae (ex Capparidaceae)	mph	AT	Endozochorie	FP
105	<i>Carapa procera</i> DC.	Meliaceae	mph	GC-S	Anémochorie	S
106	<i>Cardiospermum grandiflorum</i> Swartz	Sapindaceae	Lmph	GC	Endozochorie	FP-Fs
107	<i>Carpolobia lutea</i> G. Don	Polygalaceae	Nph	GC	Endozochorie	FP-Fs
108	<i>Casearia barberi</i> Mast.	Salicaceae (ex Flacourtiaceae)	mph	GCW	Endozochorie	FP-Fs
109	<i>Cassia mimosoides</i> L.	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	Nph	Pan	Anémochorie	S
110	<i>Cassia obtusifolia</i> L.	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	Nph	Pan	Anémochorie	S
111	<i>Cassia podocarpa</i> Guill. & Perr.	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	mph	AT	Anémochorie	S
112	<i>Cassipourea congoensis</i> DC.	Rhizophoraceae	mph	GC-S	Barochorie	S
113	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae (ex Bombacaceae)	MPh	Pan	Anémochorie	FP-Fs
114	<i>Celtis mildbraedii</i> Engl.	Cannabaceae (ex Ulmaceae)	Mph	AT	Endozochorie	FP - Fs
115	<i>Celtis philippensis</i> Blanco	Cannabaceae (ex Ulmaceae)	Mph	Pan	Endozochorie	FP - Fs
116	<i>Celtis zenkeri</i> Engl.	Cannabaceae (ex Ulmaceae)	MPh	GC	Endozochorie	FP - Fs
117	<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	Fabaceae	Ch	Aam	Epizochorie	Fs - S
118	<i>Ceropegia fusiformis</i> N. E. Br.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	LNph	GC	Anémochorie	FP
119	<i>Chaetacme aristata</i> E. Mey ex Planch.	Ulmaceae	Nph	GC	Endozochorie	FP - Fs
120	<i>Chasmanthera dependens</i> Hochst.	Menispermaceae	LMph	GC-S	Endozochorie	FP - Fs
121	<i>Chassalia kolly</i> (Schumach.) Hepper	Rubiaceae	Nph	GC	Endozochorie	FP - Fs
122	<i>Chloris pilosa</i> Schumach.	Poaceae	Th	GC-S	Epizochorie	S
123	<i>Chlorophytum alismifolium</i> Bak.	Asparagaceae (ex Anthericaceae)	H	AT	Anémochorie	S
124	<i>Chlorophytum inornatum</i> Ker-Gawl.	Asparagaceae (ex Anthericaceae)	H	AT	Anémochorie	FP - Fs
125	<i>Chlorophytum orchidastrum</i> Lindl.	Asparagaceae (ex Anthericaceae)	H	AT	Anémochorie	FP
126	<i>Chlorophytum togoense</i> Engl.	Asparagaceae (ex Anthericaceae)	H	GC	Anémochorie	FP
127	<i>Christiana africana</i> DC.	Malvaceae (ex Tiliaceae)	mph	GC	Barochorie	FP - Fs
128	<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R. King & H. Robinson	Asteraceae	Nph	Pan	Anémochorie	Fs - H
129	<i>Chrysophyllum welwitschii</i> Engl.	Sapotaceae	Lmph	GCW	Endozochorie	FP - Fs
130	<i>Cissus aralioides</i> (Welw. ex Bak.) Planch.	Vitaceae	Lmph	PA	Anémochorie	FP - Fs-S
131	<i>Cissus doeringii</i> Gilg & Brandt	Vitaceae	Ch	GC-S	Anémochorie	S
132	<i>Cissus petiolata</i> Hook. f.	Vitaceae	LMph	AT	Anémochorie	FP - Fs - S
133	<i>Cissus producta</i> Afzel.	Vitaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	FP - Fs - S
134	<i>Cissus quadrangularis</i> L.	Vitaceae	LNph	S	Anémochorie	S
135	<i>Clausena anisata</i> (Willd.) Benth.	Rutaceae	Nph	PA	Endozochorie	FP - Fs-S
136	<i>Cleidion gabonicum</i> Baill.	Euphorbiaceae	mph	GC	Endozochorie	FP
137	<i>Cleistopholis patens</i> (Benth.) Engl. & Diels	Annonaceae	Mph	GC	Endozochorie	FP
138	<i>Clerodendrum buchholzii</i> Gürke	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	Nph	GC	Endozochorie	Fs-H
139	<i>Clerodendrum capitatum</i> (Willd.) Schum. & Thonn.	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	LNph	PA	Endozochorie	Fs-H
140	<i>Clerodendrum formicarum</i> Gürke	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	LNph	AT	Endozochorie	Fs-H
141	<i>Clerodendrum splendens</i> G. Don	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	LNph	GC	Endozochorie	Fs-H
142	<i>Clerodendrum volubile</i> P. Beauv.	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	LNph	GC-S	Endozochorie	FP - Fs

143	<i>Cnestis corniculata</i> Lam.	Connaraceae	LNph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
144	<i>Cnestis ferruginea</i> Vahl ex DC.	Connaraceae	LNph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
145	<i>Cnestis racemosa</i> Don	Connaraceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP
146	<i>Coccinia grandis</i> (L.) Voigt	Cucurbitaceae	Lmph	Pan	Endozoochorie	S
147	<i>Coffea ebracteolata</i> (Hiern) Brenan	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
148	<i>Cola caricaefolia</i> (G. Don) K. Schum.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	mph	GCW	Endozoochorie	FP - Fs
149	<i>Cola gigantea</i> A. Chev. var. <i>glabrescens</i> Brenan & Keay	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	Mph	GC-S	Endozoochorie	FP - Fs - S
150	<i>Cola milleri</i> K. Schum.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	mph	AT	Endozoochorie	S
151	<i>Cola nitida</i> (Vent.) Schott & Endl.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	Mph	GCW	Endozoochorie	FP - Fs-H
152	<i>Combretum dolichopetalum</i> Engl. & Diels	Combretaceae	Lmph	GC	Anémochorie	S
153	<i>Combretum grandiflorum</i> G. Don	Combretaceae	Lmph	GCW	Anémochorie	FP - Fs-H - S
154	<i>Combretum hispidum</i> Laws.	Combretaceae	Lmph	AT	Epizoochorie	FP - Fs-H - S
155	<i>Combretum oyemensense</i> Exell	Combretaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP
156	<i>Combretum paniculatum</i> Vent.	Combretaceae	Lmph	AT	Anémochorie	FP - Fs - S
157	<i>Combretum racemosum</i> P. Beauv.	Combretaceae	LMph	AT	Anémochorie	FP - Fs
158	<i>Combretum zenkeri</i> Engl. & Diels	Combretaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP - Fs
159	<i>Commelina benghalensis</i> L. var. <i>benghalensis</i>	Commelinaceae	Ch	Pal	Epizoochorie	FP - Fs
160	<i>Connarus africanus</i> Lam.	Connaraceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
161	<i>Connarus thonningii</i> (DC.) Schellenberg	Connaraceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP
162	<i>Copaifera saikounda</i> Heckel	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Mph	GCW	Anémochorie	FP
163	<i>Cordia senegalensis</i> Juss.	Boraginaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
164	<i>Corynanthe pachyceras</i> K. Schum.	Rubiaceae	Mph	GC	Anémochorie	FP - Fs
165	<i>Costus afer</i> Ker-Gawl.	Costaceae (ex Zingiberaceae)	Gr	AT	Endozoochorie ?	S
166	<i>Costus dubius</i> (Afzel.) K. Schum.	Costaceae (ex Zingiberaceae)	Gr	GC-S	Endozoochorie ?	S
167	<i>Craterispermum cerinanthum</i> Hiern	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
168	<i>Crinum jagus</i> (Thomps.) Dandy	Alliaceae (ex Amaryllidaceae)	Gb	PA	Epizoochorie	S
169	<i>Crinum zeylanicum</i> (L.) L.	Alliaceae (ex Amaryllidaceae)	Gb	PA	Epizoochorie	S
170	<i>Crossopteryx febrifuga</i> (G. Don) Benth.	Rubiaceae	mph	AT	Endozoochorie	S
171	<i>Crossostemma laurifolium</i> Planch. ex Benth.	Passifloraceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP - Fs
172	<i>Crotalaria goreensis</i> Guill. & Perr.	Fabaceae	Th	AT	Anémochorie	S
173	<i>Crotalaria ochroleuca</i> G. Don	Fabaceae	Nph	AT	Anémochorie	S
174	<i>Crotalaria trifoliolata</i> Back. f.	Fabaceae	Nph	AT	Anémochorie	S
175	<i>Croton gratisimus</i> Burch.	Euphorbiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
176	<i>Croton hirtus</i> L'Hérit.	Euphorbiaceae	Nph	Aam	Endozoochorie	FP - Fs
177	<i>Croton macrostachyus</i> Hochst. ex Del.	Euphorbiaceae	Nph	GC-S	Endozoochorie	S
178	<i>Crotonogyne chevalieri</i> (Belle) Keay	Euphorbiaceae	Nph	GCW	Barochorie	FPh
179	<i>Cryptolepis sanguinolenta</i> (Lindl.) Schltr.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	GC-S	Anémochorie	S
180	<i>Ctenitis protensa</i> (Afz. ex Sw.) Ching	Dryopteridaceae (ex Aspidaceae)	H	AT	Hydrochorie	FP
181	<i>Cuervea macrophylla</i> (Vahl) Wilczek ex N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	AT	Anémochorie	FP - Fs
182	<i>Culcasia liberica</i> N. E. BR.	Araceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP - S
183	<i>Cussonia arborea</i> Hochst. ex A. Rich.	Araliaceae	mph	S	Endozoochorie	S
184	<i>Cuviera nigrescens</i> (Scott Elliot ex Oliv.) Wernh.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
185	<i>Cyanotis lanata</i> Benth.	Commelinaceae	Ch	PA	Epizoochorie	S
186	<i>Cyathula achyranthodes</i> (Kunth) Moq.	Amaranthaceae	Nph	GC-S	Epizoochorie	S
187	<i>Cyathula prostrata</i> (L.) Blume	Amaranthaceae	Np	Pan	Epizoochorie	FP - Fs-S
188	<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	S
189	<i>Cynometra megalophylla</i> Harms	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Mph	GC	Barochorie	FPh- Fs
190	<i>Cyperus difformis</i> L.	Cyperaceae	Th	Pan	Epizoochorie	S
191	<i>Cyperus dilatatus</i> Schum. & Thonn.	Cyperaceae	H	AM	Epizoochorie	S
192	<i>Cyperus exaltatus</i> Retz.	Cyperaceae	Th	Pan	Epizoochorie	S
193	<i>Cyperus haspan</i> L.	Cyperaceae	H	PA	Epizoochorie	S
194	<i>Cyperus imbricatus</i> Retz.	Cyperaceae	H	Pan	Epizoochorie	S
195	<i>Cyperus laxus</i> Lam. subsp. <i>Buchholzii</i> (Böck.) Lye	Cyperaceae	H	Pan	Epizoochorie	S
196	<i>Cyperus tenuiculmis</i> Böck var. <i>tenuiculmis</i>	Cyperaceae	H	Pan	Epizoochorie	FPh-S
197	<i>Cyrtorchis arcuata</i> (Lindl.) Schltr.	Orchidaceae	Ept	GC-S	Anémochorie	S
198	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	Poaceae	H	Pan	Epizoochorie	S
199	<i>Dalbergia afzeliana</i> G. Don	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
200	<i>Dalbergia hostilis</i> Benth.	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
201	<i>Dalbergia oblongifolia</i> G. Don	Fabaceae	Lmph	GCW	Anémochorie	FP
202	<i>Dalbergia saxatilis</i> Hook. f.	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
203	<i>Dalbergiella welwitschii</i> (Bak.) Bak. f.	Fabaceae	mph	GC	Anémochorie	FP
204	<i>Deinbollia grandifolia</i> Hook. f.	Sapindaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
205	<i>Deinbollia pinnata</i> (Poir.) Schumacher & Thonn.	Sapindaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
206	<i>Dennettia tripetala</i> Bak. f.	Annonaceae	Nph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
207	<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC. var. <i>adscendens</i>	Fabaceae	Ch	Aam	Anémochorie	Fs-S
208	<i>Desmodium gangeticum</i> (L.) DC.	Fabaceae	Nph	Pal	Anémochorie	S
209	<i>Desmodium salicifolium</i> (Poir.) DC.	Fabaceae	Nph	Pal	Anémochorie	S
210	<i>Desmodium velutinum</i> (Willd.) DC.	Fabaceae	Nph	Pan	Anémochorie	S
211	<i>Desplatsia subericarpa</i> Bocq.	Malvaceae (ex Tiliaceae)	Nph	GC-S	Barochorie	S
212	<i>Detarium microcarpum</i> Guill. & Perr.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	mph	S	Anémochorie	S
213	<i>Detarium senegalense</i> J. F. Gmel.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Mph	GC-S	Barochorie	FP-Fs
214	<i>Dialium dinklagei</i> Harms	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	mph	GC	Endozoochorie	FP
215	<i>Dialium guineense</i> Willd.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Mph	GC	Anémochorie	FP-Fs
216	<i>Dichapetalum heudelotii</i> (Planch. ex Oliv.) Baill. var. <i>heudelotii</i>	Chrysobalanaceae (ex Dichapetalaceae)	Lmph	GC	Epizoochorie	FP
217	<i>Dichapetalum madagascariense</i> Poir. var. <i>madagascariense</i>	Chrysobalanaceae (ex Dichapetalaceae)	mph	PA	Endozoochorie	FP-Fs
218	<i>Dichapetalum toxicarium</i> (G. Don) Bailion	Chrysobalanaceae (ex Dichapetalaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP
219	<i>Dichrostachys cinerea</i> (L.) Wight & Arn. subsp. <i>africana</i> Brenan & Brummitt var. <i>africana</i>	Fabaceae ex Mimosaceae	mph	GC-S	Barochorie	S
220	<i>Dictyandra arborescens</i> Hook. f.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
221	<i>Didymosalphix abbeokuteae</i> (Hiern) Keay	Rubiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
222	<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.	Poaceae	Th	AT	Epizoochorie	S
223	<i>Dioclea reflexa</i> Hook. f.	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
224	<i>Dioscorea bulbifera</i> L.	Dioscoreaceae	Gt	Pan	Anémochorie	FP-Fs
225	<i>Dioscorea dumetorum</i> (Kunth) Pax var. <i>lanuginosa</i> A. Chev.	Dioscoreaceae	Gt	AT	Anémochorie	FP-Fs
226	<i>Dioscorea smilacifolia</i> De Wild.	Dioscoreaceae	Gt	Pan	Anémochorie	FP-Fs
227	<i>Dioscorea togoensis</i> Knuth	Dioscoreaceae	Gt	GC	Anémochorie	FP-Fs
228	<i>Diospyros abyssinica</i> (Hiern) White subsp. <i>abyssinica</i>	Ebenaceae	Nph	PA	Endozoochorie	FP
229	<i>Diospyros canaliculata</i> De Wild.	Ebenaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
230	<i>Diospyros heudelotii</i> Hiern	Ebenaceae	Mph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
231	<i>Diospyros monbuttensis</i> Gürke	Ebenaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
232	<i>Diospyros soubreana</i> White	Ebenaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
233	<i>Diospyros vignei</i> White	Ebenaceae	Nph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
234	<i>Diospyros viridicans</i> Hiern	Ebenaceae	Mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
235	<i>Diplachne fusca</i> (L.) Stapf	Poaceae	Th	GC-S	Epizoochorie	S
236	<i>Discochyma caloneura</i> (Pax) Prain	Euphorbiaceae	Mph	GC	Endozoochorie	Fs-Fs
237	<i>Dissotis senegambiensis</i> (Gui. & Perr.) Triana var. <i>senegambiensis</i>	Melastomataceae	Ch	S	Epizoochorie	S
238	<i>Distemonanthus benthamianus</i> Baill.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
239	<i>Dracaena arborea</i> (Willd.) Link.	Asparagaceae (ex Dracaenaceae)	mph	Pan	Endozoochorie ?	FP-Fs
240	<i>Dracaena mannii</i> Bak.	Asparagaceae (ex Dracaenaceae)	Nph	Pan	Endozoochorie	FP-Fs
241	<i>Dracaena ovata</i> Ker-Gawl.	Asparagaceae (ex Dracaenaceae)	Nph	Pan	Endozoochorie	FP-Fs
242	<i>Dracaena phrynioides</i> Hook.	Asparagaceae (ex Dracaenaceae)	Ch	GC	Endozoochorie	FP-Fs
243	<i>Dracaena surculosa</i> Lindl.	Asparagaceae (ex Dracaenaceae)	Nph	Pan	Endozoochorie	FP-Fs
244	<i>Drypetes floribunda</i> (Müll. Arg.) Hutch.	Euphorbiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs



245	<i>Drypetes gilgiana</i> (Pax) Pax & Hoffm.	Euphorbiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
246	<i>Echinochloa pyramidalis</i> (Lam.) Hitchc. & Chase	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	FP
247	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	Asteraceae	Th	Pan	Anémochorie	S
248	<i>Ehretia cymosa</i> Thonn. var. <i>cymosa</i>	Boraginaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
249	<i>Ehretia trachyphylla</i> C. H. Wright	Boraginaceae	mph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
250	<i>Elaeis guineensis</i> Jacq.	Arecaceae (ex Palmae)	Mph	Pan	Endozoochorie	Fs-H
251	<i>Elaeophorbium grandifolia</i> (Haw.) Croizat	Euphorbiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie ?	FP-Fs
252	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Poaceae	H	Pan	Epizoochorie	S
253	<i>Entada gigas</i> (L.) Fawcett & Rendle	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	GC	Barochorie	FP-Fs
254	<i>Entada mannii</i> (Oliv.) Tisserant	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	GC-S	Barochorie	FP-Fs
255	<i>Entada rheedei</i> Spreng.	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	GC	Barochorie	FP-Fs
256	<i>Entandrophragma angolense</i> (Welw.) C. DC.	Meliaceae	MPh	GC	Anémochorie	FP-Fs
257	<i>Entandrophragma candollei</i> Harms	Meliaceae	MPh	GC	Anémochorie	FP - Fs
258	<i>Entandrophragma cylindricum</i> (Sprague) Sprague	Meliaceae	MPh	GC	Anémochorie	FP - Fs
259	<i>Eragrostis tenella</i> (L.) Roem. & Schult.	Poaceae	H	Pal	Epizoochorie	FP - Fs
260	<i>Eriosema griseum</i> (Taub.) Jac.-Fél. var. <i>togoense</i>	Fabaceae	H	S	Anémochorie	FP
261	<i>Eriosema laurentii</i> De Wild.	Fabaceae	Th	GC-S	Anémochorie	S
262	<i>Eriosema psoraleoides</i> (Lam.) G. Don	Fabaceae	Ch	PA	Anémochorie	S
263	<i>Erythrina senegalensis</i> A. DC.	Fabaceae	mph	GC-S	Anémochorie	S
264	<i>Erythrina vogelii</i> Hook. f.	Fabaceae	Mph	GC-S	Anémochorie	S
265	<i>Erythrococca anomala</i> (Juss. ex Poir.) Prain	Euphorbiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP - Fs
266	<i>Erythrophleum suaveolens</i> (Guill. & Perr.) Brenan	Fabaceae (ex Caesalpiniaceae)	Mph	GC-S	Anémochorie	S
267	<i>Erythroxylum emarginatum</i> Thonn.	Rhizophoraceae (ex Erythroxylaceae)	Nph	GC-S	Endozoochorie	FPh
268	<i>Euadenia eminens</i> Hook. f.	Brassicaceae (ex Cappariaceae)	Nph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
269	<i>Euadenia trifoliolata</i> (Schum. & Thonn.) Oliv.	Brassicaceae (ex Cappariaceae)	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
270	<i>Euclinia longiflora</i> Salisb.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	S
271	<i>Eugenia leonensis</i> Engl. & V. Brehm.	Myrtaceae	Nph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
272	<i>Eugenia salacioides</i> Laws. ex Hutch. & Dalz.	Myrtaceae	Nph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
273	<i>Eulophia angolensis</i> (Rchb. f.) Summerh. var. <i>angolensis</i>	Orchidaceae	Gr	Pal	Anémochorie	FP
274	<i>Eulophia barteri</i> Summerh.	Orchidaceae	H	GC-S	Anémochorie	FP-Fs
275	<i>Eulophia gracilis</i> Lindl.	Orchidaceae	H	GC-S	Anémochorie	S
276	<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Euphorbiaceae	Th	Pal	Anémochorie	S
277	<i>Excoecaria guineensis</i> (Benth.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
278	<i>Farquharia elliptica</i> Stapf	Apocynaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
279	<i>Ficus bubu</i> Warb.	Moraceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP
280	<i>Ficus calyptrata</i> Thonn. ex Vahl	Moraceae	mph (Ept)	GC	Endozoochorie	FP-Fs
281	<i>Ficus dicranostyla</i> Mildbr. var. <i>dicranostyla</i>	Moraceae	mph	S	Endozoochorie	S
282	<i>Ficus exasperata</i> Vahl	Moraceae	Mph	PA	Endozoochorie	FP-Fs-S
283	<i>Ficus mucoso</i> Ficalho	Moraceae	Mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
284	<i>Ficus ottoniifolia</i> (Miq.) Miq. subsp. <i>ottoniifolia</i>	Moraceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
285	<i>Ficus ovata</i> Vahl	Moraceae	mp (Ept)	GC	Endozoochorie	FP-Fs
286	<i>Ficus polita</i> Vahl	Moraceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
287	<i>Ficus populifolia</i> Vahl	Moraceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
288	<i>Ficus sagittifolia</i> Mildbr. & Burret	Moraceae	mph (Ept)	GC	Endozoochorie	FP-Fs
289	<i>Ficus sur</i> Forssk.	Moraceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
290	<i>Ficus umbellata</i> Vahl	Moraceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
291	<i>Ficus vallis-choudae</i> Del.	Moraceae	mph	S	Endozoochorie	S
292	<i>Ficus varifolia</i> Warb.	Moraceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
293	<i>Ficus vogeliana</i> (Miq.) Miq.	Moraceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
294	<i>Fimbristylis ferruginea</i> (Linn.) Vahl	Cyperaceae	H	Pan	Epizoochorie	S
295	<i>Fimbristylis littoralis</i> Gand.	Cyperaceae	Th	GC-S	Epizoochorie	S
296	<i>Flagellaria guineensis</i> Schumacher	Flagellariaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
297	<i>Fleischmannia microstemon</i> (Cass.) R. King & H. Robinson	Asteraceae	Th	AT	Epizoochorie	H - S
298	<i>Flueggea virosa</i> (Roxb. ex Willd.) Voigt	Euphorbiaceae	Nph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs
299	<i>Fuirena umbellata</i> Rottb.	Cyperaceae	H	GC-S	Epizoochorie	FP
300	<i>Funtumia africana</i> (Benth.) Stapf	Apocynaceae	Mph	AT	Anémochorie	FP-Fs
301	<i>Funtumia elastica</i> (Preuss) Stapf	Apocynaceae	Mph	PA	Anémochorie	FP
302	<i>Garcinia afzelii</i> Engl.	Clusiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
303	<i>Garcinia ovalifolia</i> Oliv.	Clusiaceae	Nph	S	Endozoochorie	S
304	<i>Gardenia erubescens</i> Stapf & Hutch.	Rubiaceae	Nph	GC-S	Endozoochorie	S
305	<i>Gardenia nitida</i> Hook.	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FPh-Fs
306	<i>Geophila obvallata</i> (Schumach) F. Didr.	Rubiaceae	Ch	GC	Endozoochorie	FP-Fs

307	<i>Gloriosa superba</i> L.	Colchicaceae	Gb	Pal	Endozoochorie	FP-Fs
308	<i>Glyphaea brevis</i> (Spreng.) Monachino	Malvaceae (ex Tiliaceae)	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
309	<i>Gomphrena celosoides</i> Mart.	Amaranthaceae	Ch	AT	Epizoochorie	S
310	<i>Gongronema angolense</i> (N. E. Br.) Bull.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
311	<i>Gouania longipetala</i> Hemsl.	Rhamnaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
312	<i>Grewia carpinifolia</i> Juss. var. <i>carpinifolia</i>	Malvaceae (ex Tiliaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
313	<i>Grewia mollis</i> Juss. var. <i>mollis</i>	Malvaceae (ex Tiliaceae)	mph	GC-S	Endozoochorie	FP
314	<i>Griffonia simplicifolia</i> (Vahl ex DC.) Bailton	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	LMph	GC	Anémochorie	FP-Fs
315	<i>Grossera vignei</i> Hoyle	Euphorbiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
316	<i>Guaduella oblonga</i> Hutch. ex Clayton	Poaceae	Gr	GCW	Epizoochorie	FP-Fs
317	<i>Guarea cedrata</i> (A. Chev.) Pellegr.	Meliaceae	Mph	GC	Endozoochorie	S
318	<i>Guibourtia ehie</i> (A. Chev.) Léonard	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Mph	GC	Anémochorie	FP-Fs
319	<i>Gymnema sylvestris</i> (Retz.) Schultes	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	AM	Anémochorie	FP-Fs
320	<i>Hackelochloa granularis</i> (L.) Kuntze	Poaceae	Th	GC-S	Epizoochorie	S
321	<i>Harrisonia abyssinica</i> Oliv.	Simaroubaceae	mph	AT	Endozoochorie	S
322	<i>Heliconema velutinum</i> (Afz.) Pierre ex N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC-S	Anémochorie	S
323	<i>Heliotropium indicum</i> L.	Boraginaceae	Th	Pan	Endozoochorie	S
324	<i>Heterotis rotundifolia</i> (Smith) Jac.-Fél.	Melastomataceae	Ch	GC	Epizoochorie	S
325	<i>Hexalobus crispiflorus</i> A. Rich.	Annonaceae	Mph	AT	Anémochorie	FP-Fs-S
326	<i>Hibiscus congestiflorus</i> Hochr.	Malvaceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
327	<i>Hibiscus surattensis</i> L.	Malvaceae	LNph	Pan	Anémochorie	S
328	<i>Hildegardia barteni</i> (Mast.) Kosterm.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	(Mph)	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs-S
329	<i>Holarrhena floribunda</i> (G. Don.) Dur. & Schinz	Apocynaceae	Mph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs
330	<i>Holoptelea grandis</i> (Hutch.) Mildbr.	Ulmaceae	mph	GC	Anémochorie	FP-Fs-S
331	<i>Hoplostigma kleinianum</i> Pierre	Hoplostigmataceae	mph	GC	Anémochorie	FP
332	<i>Hoslundia opposita</i> Vahl	Lamiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
333	<i>Hugonia afzelii</i> R. Br. ex Planchon	Linaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
334	<i>Hugonia planchonii</i> Hook. f.	Linaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
335	<i>Hunteria umbellata</i> (K. Schum.) Hall. f.	Apocynaceae	Nph	GC	Anémochorie	FP-Fs
336	<i>Hymenocardia acida</i> Tul.	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	mph	GC-S	Endozoochorie	S
337	<i>Hymenocardia lyrata</i> Tul.	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	mph	GCW	Anémochorie	FP-Fs
338	<i>Hypparrhenia cyanescens</i> (Stapf) Stapf	Poaceae	H	S	Epizoochorie	S
339	<i>Hypoestes aristata</i> (Vahl) Soland. var. <i>aristata</i>	Acanthaceae	Nph	AT	Anémochorie	S
340	<i>Hypselodelphys violacea</i> (Ridley) Milne-Redh.	Marantaceae	Gr	GC	Anémochorie	FP-Fs
341	<i>Imperata cylindrica</i> (L.) Rauschel	Poaceae	Gr	Pal	Epizoochorie	S
342	<i>Indigofera astragalina</i> DC.	Fabaceae	Nph	S	Anémochorie	S
343	<i>Indigofera dendroides</i> Jacq.	Fabaceae	Nph	AT	Anémochorie	S
344	<i>Indigofera macrophylla</i> Schumacher	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP
345	<i>Indigofera paniculata</i> Vahl ex Pers. subsp. <i>paniculata</i>	Fabaceae	Th	AT	Anémochorie	S
346	<i>Ipomoea heterotricha</i> F. Didr.	Convolvulaceae	H	GC-S	Anémochorie	S
347	<i>Ipomoea involucreta</i> P. Beauv.	Convolvulaceae	Th	AT	Anémochorie	S
348	<i>Ipomoea mauritiana</i> Jacq.	Convolvulaceae	Lmph	Pan	Hydrochorie	Fs-H-S
349	<i>Ipomoea triloba</i> L.	Convolvulaceae	Th	Pan	Anémochorie	S
350	<i>Isolona campanulata</i> Engl. & Diels	Annonaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
351	<i>Isolona cooperi</i> Hutch. & Dalz. ex Cooper & Record	Annonaceae	Nph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
352	<i>Isomacrobium vignei</i> (Hayle) Aubrév. & Pellegr.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	mph	GCW	Anémochorie	FP
353	<i>Jasminum pauciflorum</i> Benth.	Oleaceae	LNph	GC	Endozoochorie	FP
354	<i>Kalanchoe crenata</i> (Andrews) Haworth	Crassulaceae	H	AT	Endozoochorie	S
355	<i>Keetia leucantha</i> (K. Krause) Bridson	Rubiaceae	Lmph	GCW	Anémochorie	FP
356	<i>Kigelia africana</i> (Lam.) Benth.	Bignoniaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
357	<i>Kyllinga erecta</i> Schumacher. subsp. <i>erecta</i> var. <i>erecta</i>	Cyperaceae	Gr	PA	Epizoochorie	Fs-S
358	<i>Landolphia dulcis</i> (Sabine) Pichon	Apocynaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs-S
359	<i>Landolphia heudelotii</i> A. DC.	Apocynaceae	LMph	GC	Anémochorie	FP-Fs
360	<i>Landolphia hirsuta</i> (Hua) Pichon	Apocynaceae	LMph	AT	Anémochorie	FP-Fs-S
361	<i>Landolphia incerta</i> (K. Schum.) Persoon	Apocynaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
362	<i>Landolphia landolphioides</i> (Hall. f.) A. Chev.	Apocynaceae	LMph	GC	Anémochorie	FP-Fs
363	<i>Landolphia togolana</i> (Hall. f.) Pichon	Apocynaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
364	<i>Lannea nigriflora</i> (Sc. Elliot) Keay var. <i>nigriflora</i>	Anacardiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs-S
365	<i>Lannea welwitschii</i> (Hiern) Engl.	Anacardiaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
366	<i>Lantana camara</i> L. var. <i>camara</i>	Verbenaceae	Nph	Aam	Anémochorie	Fs-H
367	<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	Urticaceae	Th	GC	Endozoochorie	FP
368	<i>Lasianthus repens</i> Hepper	Rubiaceae	Ch	GC	Endozoochorie	FP
369	<i>Lasiodiscus manni</i> Hook. f. ex Hermsl.	Rhamnaceae	mph	GC	Anémochorie	FP
370	<i>Lasiodiscus miltbraedii</i> Engl.	Rhamnaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
371	<i>Lecaniodiscus cupanioides</i> Planch.	Sapindaceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
372	<i>Leea guineensis</i> G. Don	Vitaceae ex Leeaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	FP
373	<i>Lepidagathis alopecuroides</i> (Vahl) R. Br. ex Giseb.	Acanthaceae	Ch	GC-S	Anémochorie	S
374	<i>Lepidagathis anobrya</i> Nees	Acanthaceae	Ch	S	Anémochorie	S
375	<i>Leptactina densiflora</i> Hook. f.	Rubiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	S
376	<i>Leptaspis zeylanica</i> Nees ex Steud.	Poaceae	H	Pal	Epizoochorie	FP
377	<i>Leptoderris brachyptera</i> (Benth.) Dunn	Fabaceae	Lmph	GCW	Anémochorie	FP-Fs
378	<i>Leptoderris fasciculata</i> (Benth.) Dunn	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP
379	<i>Leptonychia pubescens</i> Keay	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	mph	GC	Endozoochorie	FP
380	<i>Lindackeria dentata</i> (Oliv.) Gilg	Achariaceae (ex Flacourtiaceae)	Mph	GC-S	Endozoochorie	S
381	<i>Lippia multiflora</i> Moldenke	Verbenaceae	Nph	GC	Anémochorie	S
	<i>Loeseneriella africana</i> (Willd.) Wilczek ex Hallé var. <i>schweinfurthiana</i>					
382	(Loes.) N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	Aam	Anémochorie	S
383	<i>Loeseneriella ectypetala</i> N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
384	<i>Loeseneriella rowlandii</i> (Loes.) N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
385	<i>Lonchocarpus cyanescens</i> (Schum. & Thonn.) Benth.	Fabaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
386	<i>Lonchocarpus sericeus</i> (Poir.) H. B. & K.	Fabaceae	mph	Aam	Anémochorie	FP-Fs
387	<i>Lophira lanceolata</i> Van Tiegh. ex Keay	Ochnaceae	mph	S	Anémochorie	S
388	<i>Loudetia phragmitoides</i> (Peter) Hubb.	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	S

389	<i>Loudetia simplex</i> (Nees) Hubb.	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	S
390	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven subsp. <i>octovalvis</i>	Onagraceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
391	<i>Macrotyloma biflorum</i> (Schum. & Thonn.) Hepper var. <i>biflorum</i>	Fabaceae	Th	PA	Anémochorie	S
392	<i>Maerua duchesnei</i> (De Wild.) F. White	Brassicaceae (ex Capparidaceae)	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
393	<i>Majidea fosteri</i> (Strague) Radlk.	Sapindaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
394	<i>Mallotus oppositifolius</i> (Geisel.) Müll. Arg.	Euphorbiaceae	mph	AM	Endozoochorie	FP-Fs - S
395	<i>Manotes expansa</i> Sol. ex Planchon	Connaraceae	Lmp	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
396	<i>Mansonia altissima</i> (A. Chev.) A. Chev. var. <i>altissima</i>	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	MPh	GC	Anémochorie	FP-Fs
397	<i>Maranthes polyandra</i> (Benth.) Prance	Chrysobalanaceae	mph	S	Endozoochorie	S
398	<i>Marantochloa leucantha</i> (K. Schum.) Milne-Redh. var. <i>leucantha</i>	Marantaceae	Gr	GC	Endozoochorie	FP-Fs
399	<i>Margaritaria discoidea</i> (Baill.) Webster var. <i>discoidea</i>	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	Mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
400	<i>Mariscus cylindristachyus</i> Steud.	Cyperaceae	H	GC	Epizoochorie	S
401	<i>Mariscus flabelliformis</i> Kunth var. <i>flabelliformis</i>	Cyperaceae	H	GC-S	Epizoochorie	S
402	<i>Mariscus rubrotinctus</i> Cherm.	Cyperaceae	Th	GC	Epizoochorie	S
403	<i>Mezoneuron benthianum</i> Baill.	Fabaceae (ex Caesalpiaceae)	LMph	GC	Anémochorie	FP-Fs
404	<i>Microdesmis keayana</i> Léonard	Pandaceae	mp	GC	Endozoochorie	FP-Fs
405	<i>Microsorium punctatum</i> (L.) Copel.	Polypodiaceae	Epte	GC	Hydrochorie	FP-Fs
406	<i>Mikania cordata</i> (Brum. f.) B. L. Robinson	Asteraceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
407	<i>Milicia excelsa</i> (Welw.) Berg	Moraceae	MPh	AT	Endozoochorie	FP-Fs
408	<i>Milicia regia</i> (A. Chev.) Berg	Moraceae	MPh	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
409	<i>Milletia sanagana</i> Harms	Fabaceae	mph	GC	Anémochorie	FP-Fs
410	<i>Milletia zechiana</i> Harms	Fabaceae	mph	GC	Anémochorie	FP-Fs
411	<i>Momordica cabrae</i> (Cogn.) Jeffrey	Curcubitaceae	LNph	Pan	Endozoochorie	FP-Fs
412	<i>Momordica charantia</i> L.	Curcubitaceae	LNph	GC	Endozoochorie	Fs-H
413	<i>Monanthes lauranti</i> (De Wild.) Verdc.	Annonaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP
414	<i>Mondia whitei</i> (Hook. f.) Skeels	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
415	<i>Monodora tenuifolia</i> Benth.	Annonaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
416	<i>Montandra guineensis</i> (Thonn.) A. DC.	Apocynaceae	LMph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs-S
417	<i>Morelia senegalensis</i> A.Rich.	Rubiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
418	<i>Morinda longiflora</i> G. Don	Rubiaceae	Lmph	GC-S	Endozoochorie	S
419	<i>Morinda lucida</i> Benth.	Rubiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs
420	<i>Morinda morindoides</i> (Bak.) Milne-Redh.	Rubiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
421	<i>Moringa oleifera</i> Lam.	Moringaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
422	<i>Morus mesozygia</i> Stapf ex A.Chev.	Moraceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
423	<i>Mucuna pruriens</i> (L.) DC. var. <i>pruriens</i>	Fabaceae	LTh	Pan	Epizoochorie	Fs-S
424	<i>Murdannia simplex</i> (Vahl) Brenan	Commelinaceae	Ch	Pal	Epizoochorie	S
425	<i>Musanga cecropioides</i> R. Br.	Urticaceae (ex Moraceae)	Mph	GC-S	Endozoochorie	Fs-H
426	<i>Mussaenda chipii</i> Wernham	Rubiaceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP
427	<i>Mussaenda elegans</i> Schum. & Thonn.	Rubiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
428	<i>Napoleonaea vogelii</i> Hook. & Planch.	Lecythidaceae	mph	GC	Anémochorie	FP-Fs
429	<i>Nephrolepis biserata</i> (Sw.) Schott	Oleandraceae (ex Davalliaceae)	H (Ept)	Pan	Epizoochorie	Fs-H
430	<i>Nephrolepis undulata</i> (Atz. ex Sw.) J. Sm.	Oleandraceae (ex Davalliaceae)	H (Ept)	Pan	Epizoochorie	S
431	<i>Nesogordonia papaverifera</i> (A. Chev.) Cap.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	MPh	GC	Anémochorie	FP-Fs
432	<i>Neuropeltis acuminata</i> (P. Beauv) Benth.	Convolvulaceae	LMph	GC	Anémochorie	FP-Fs
433	<i>Neuropeltis prevosteoides</i> Mangelot	Convolvulaceae	Lmph	GCW	Anémochorie	FP-Fs
434	<i>Neuropeltis velutina</i> Hall. f.	Convolvulaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
435	<i>Newbouldia laevis</i> (P. Beauv) seem. ex Bureau	Bignoniaceae	mph	AT	Anémochorie	FP-Fs - S
436	<i>Ochna afzelii</i> R. Br. ex Oliv.	Ochnaceae	Nph	GC-S	Endozoochorie	S
437	<i>Ochna membranacea</i> Oliv.	Ochnaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
438	<i>Ochthocismus africanus</i> Hook. f.	Irvingiaceae	Mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
439	<i>Okoubaka aubrevillei</i> Pellegr. & Normand var. <i>aubrevillei</i>	Santalaceae	Mph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
440	<i>Olax gambecola</i> Baill.	Olaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
441	<i>Olax subscorpioidea</i> Oliv. var. <i>subscorpioidea</i>	Olaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs-S
442	<i>Olyra latifolia</i> L.	Poaceae	H	Pan	Epizoochorie	FP-Fs
443	<i>Omphalocarpum pachysteloides</i> Mildbr. ex Hutch. & Dalziel	Sapotaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP
444	<i>Oncoba spinosa</i> Forsk.	Salicaceae (ex Flacourtiaceae)	mph	PA	Endozoochorie	S
445	<i>Ongokea gore</i> (Hua) Pierre	Olaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP
446	<i>Opilia amentalea</i> Roxb.	Opiliaceae	Lmph	S	Anémochorie	S
447	<i>Oplismenus burmanii</i> (Retz.) P. Beauv.	Poaceae	Ch	Pan	Epizoochorie	FP-Fs
448	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv. <i>Ormocarpum sennoides</i> (Wild.) DC. subsp. <i>hispidum</i> (Willd) Brenan & Léonard	Poaceae	Ch	PA	Epizoochorie	FP-Fs
449	<i>Oxyanthus formosus</i> Hook. f. ex Planch.	Fabaceae	Nph	GC	Epizoochorie	FP
450	<i>Oxyanthus racemosus</i> (Schum. & Thonn.) Keay	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
451	<i>Oxyanthus speciosus</i> DC.	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
452	<i>Oxyanthus speciosus</i> DC.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
453	<i>Oxyanthus unilocularis</i> Hiern	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
454	<i>Palsota hirsuta</i> (Thun.) Schum ex Engl.	Commelinaceae	Gb	GC	Endozoochorie	S
455	<i>Pancovia bijuga</i> Willd.	Sapindaceae	Nph	GC	Barochorie	FP-Fs
456	<i>Panicum dregeanum</i> Nees	Poaceae	H	S	Epizoochorie	S
457	<i>Panicum fluvicola</i> Steud.	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	S
458	<i>Panicum griffonii</i> Franch.	Poaceae	H	GC-S	Epizoochorie	FP-Fs-S
459	<i>Panicum laxum</i> Sw.	Poaceae	H	Aam	Epizoochorie	S
460	<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Poaceae	H	Pan	Epizoochorie	H-S
461	<i>Panicum nervatum</i> (Franch.) Stapf	Poaceae	H	GC-S	Epizoochorie	S
462	<i>Panicum phragmitoides</i> Stapf	Poaceae	Gr	Pan	Epizoochorie	S
463	<i>Panicum repens</i> L.	Poaceae	Gr	Pan	Epizoochorie	S
464	<i>Panicum subalbidum</i> Kunth	Poaceae	Th	GC-S	Epizoochorie	S
465	<i>Parkia biglobosa</i> (Jacq.) R. Br. ex G. Don f.	Fabaceae (ex Mimosaceae)	mph	Pal	Barochorie	S
466	<i>Paspalum conjugatum</i> Berg.	Poaceae	Ch	Pan	Epizoochorie	H-S
467	<i>Paspalum orbiculare</i> Forst.	Poaceae	H	Pan	Epizoochorie	S
468	<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	Poaceae	Nph	GC	Epizoochorie	S
469	<i>Paullinia pinnata</i> L.	Sapindaceae	Lmph	Pan	Barochorie	FP-Fs-S
470	<i>Pauridiantha afzelii</i> (Hiern) Bremek.	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs

471	<i>Pavetta corymbosa</i> (DC.) F. N. Willms var. <i>corymbosa</i>	Rubiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
472	<i>Pavetta crassipes</i> K. Schum.	Rubiaceae	mph	S	Endozoochorie	S
473	<i>Pavetta lasioclada</i> (Krause) Mildbr. ex Bremek.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
474	<i>Pellaea doniana</i> Hook.	Adiantaceae	H	AT	Hydrochorie	FP-Fs
475	<i>Penianthus patulinervis</i> Hutch. & Dalz.	Menispermaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
476	<i>Penianthus zenkeri</i> (Engl.) Diels	Menispermaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
477	<i>Pennisetum polystachion</i> (L.) Schult.	Poaceae	Th	Pan	Epizoochorie	S
478	<i>Pennisetum purpureum</i> Schumach.	Poaceae	H	GC-S	Epizoochorie	S
479	<i>Pergularia daemia</i> (Forssk.) Chiov.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	PA	Anémochorie	FP-Fs
480	<i>Pericopsis laxiflora</i> (Benth.) van Meeuwen	Fabaceae	Mph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs-S
481	<i>Periploca nigrescens</i> Afzel.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	PA	Anémochorie	Fs - H
482	<i>Phaulopsis ciliata</i> (Willd.) Hepper	Acanthaceae	Nph	AT	Anémochorie	FP-Fs
483	<i>Phyllanthus muellerianus</i> (O. Ktze.) Exell	Phyllanthaceae (ex Euphorbiaceae)	Lmph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
484	<i>Physalis angulata</i> L.	Solanaceae	Th	GC-S	Endozoochorie	S
485	<i>Ptilostigma thonningii</i> (Schumach.) Milne-Redh.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	mph	AT	Anémochorie	S
486	<i>Piptadeniastrum africanum</i> (Hook. f.) Brenan	Fabaceae (ex Mimosaceae)	MPh	GC	Anémochorie	FP-Fs
487	<i>Pistia stratiotes</i> L.	Araceae	Hydt	AT	Hydrochorie	H
488	<i>Placodiscus attenuatus</i> Hall	Sapindaceae	mph	GCW	Endozoochorie	FP
489	<i>Placodiscus boya</i> Aubrév. & Pellegr.	Sapindaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
490	<i>Platostoma africanum</i> P. Beauv.	Lamiaceae	Th	GC	Endozoochorie	FP
491	<i>Platysepalum hirsutum</i> (Dunn) Hepper	Fabaceae	Lmph	GCW	Anémochorie	FP-Fs
492	<i>Plumbago zeylanica</i> L.	Plumbaginaceae	LNph	GC-S	Endozoochorie	S
493	<i>Polyalthia oliveri</i> Engl.	Annoniaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
494	<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	Th	Pan	Epizoochorie	H
495	<i>Pouteria alnifolia</i> (Baker) Roberty	Sapotaceae	Mph	PA	Endozoochorie	FP-Fs-S
496	<i>Pouteria aningeri</i> Baehni	Sapotaceae	MPh	AT	Endozoochorie	S
497	<i>Pouzolzia guineensis</i> Benth.	Urticaceae	Nph	PA	Endozoochorie	FP
498	<i>Premna quadrifolia</i> Schum. & Thonn.	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
499	<i>Prionostenma unguiculata</i> (Loes.) N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
500	<i>Pseudarthria hookeri</i> Wight & Arn. var. <i>hookeri</i>	Fabaceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
501	<i>Pseudospondias microcarpa</i> (A. Rich.) Engl.	Anacardiaceae	Mph	GC-S	Endozoochorie	S
502	<i>Psilanthus manni</i> Hook. f.	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	S- Fs
503	<i>Psophocarpus grandiflorus</i> Wilczek	Fabaceae	Lmph	AT	Anémochorie	S
504	<i>Psorospermum febrifugum</i> Spach	Clusiaceae (ex Hypericaceae)	Nph	S	Endozoochorie	S
505	<i>Psychotria brassii</i> Hiern	Rubiaceae	Nph	Pan	Endozoochorie	S
506	<i>Psychotria calva</i> Hiern	Rubiaceae	Nph	AT	Endozoochorie	S
507	<i>Psychotria chalconeura</i> (K. Schum.) Petit var. <i>chalconeura</i>	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	S
508	<i>Psychotria peduncularis</i> (Salisb.) Steyerl. var. <i>peduncularis</i>	Rubiaceae	Nph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
509	<i>Psychotria psychotrioides</i> (DC.) Roberty	Rubiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
510	<i>Psychotria schweinfurthii</i> Hiern.	Rubiaceae	Nph	GC-S	Endozoochorie	S
511	<i>Psychotria vogeliana</i> Benth.	Rubiaceae	Nph	GC-S	Endozoochorie	S
512	<i>Psydrax horizontalis</i> (K. Schum. & Thonn.) Bridson	Rubiaceae	Lmph	GC-S	Endozoochorie	S
513	<i>Psydrax parviflora</i> (Afzel.) Bridson	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
514	<i>Pteris acanthoneura</i> Alston	Pteridaceae (ex Adiantaceae)	H	GC	Hydrochorie	S
515	<i>Pteris atrovirens</i> Willd.	Pteridaceae (ex Adiantaceae)	H	GC	Hydrochorie	FP
516	<i>Pteris mildbraedii</i> Hieron	Pteridaceae (ex Adiantaceae)	H	AT	Hydrochorie	S
517	<i>Pteris togoensis</i> Hieron.	Pteridaceae (ex Adiantaceae)	H	AT	Hydrochorie	S
518	<i>Pterocarpus erinaceus</i> Poir.	Fabaceae	mph	S	Anémochorie	S
519	<i>Pterocarpus santalinoides</i> DC.	Fabaceae	mph	Pan	Anémochorie	S
520	<i>Pterygota macrocarpa</i> K. Schum.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	MPh	GC	Anémochorie	FP-Fs
521	<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth.	Fabaceae	Lmph	Aam	Anémochorie	Fs-H-S
522	<i>Pycnopus marcoschtyos</i> (Lam.) J. Raynal	Cyperaceae	Th	S	Epizoochorie	S
523	<i>Pyrenacantha vogeliana</i> Baill.	Icacinaeae	LNph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
524	<i>Raphiostylis beninensis</i> (Hook. f. ex Planch.) Planch. ex Benth	Icacinaeae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
525	<i>Rauvolfia vomitoria</i> Afzel.	Apocynaceae	mph	AT	Endozoochorie	Fs-H
526	<i>Rhigiocarya racemifera</i> Miels	Menispermaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
527	<i>Ricinodendron heudelotii</i> (Baill.) Pierre ex Heckel	Euphorbiaceae	Mph	AT	Barochorie	FP-Fs
528	<i>Rinorea kibbiensis</i> Chipp.	Violaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
529	<i>Rinorea oblongifolia</i> (C. H. Wright) Marquand ex Chipp	Violaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
530	<i>Rinorea welwitschii</i> (Oliv.) Kuntze	Violaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
531	<i>Ritchiea capparoides</i> (Andr.) Britten var. <i>capparoides</i>	Brassicaceae (ex Cappariaceae)	Lmph	AT	Barochorie	FP-Fs
532	<i>Robynsia glabrata</i> Hutch.	Rubiaceae	Mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
533	<i>Rothmannia longiflora</i> salisb.	Rubiaceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
534	<i>Rothmannia urcelliformis</i> (Hiern) Robyns	Rubiaceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
535	<i>Rothmannia whitfieldii</i> (Lindl.) Dandy	Rubiaceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
536	<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	Poaceae	H	Pan	Epizoochorie	Fs-S
537	<i>Rourea coccinea</i> (Thonn. ex Schum.) Benth.	Connaraceae	Lmph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
538	<i>Rourea thomsonii</i> (Bak.) Jongkind	Connaraceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP
539	<i>Ruellia praetermissa</i> Schweinf. ex Lindau	Acanthaceae	Nph	GC	Epizoochorie	FP-Fs
540	<i>Rungia guineensis</i> Heine	Acanthaceae	Nph	GCW	Epizoochorie	FP-Fs
541	<i>Ruthalicia eglandulosa</i> (Hook. f.) Jeffrey	Cucurbitaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
542	<i>Rutidea nigerica</i> Bridson	Rubiaceae	Lmph	GC-S	Endozoochorie	S
543	<i>Rytigynia canthioides</i> (Benth.) Robyns	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
544	<i>Salacia baumannii</i> Loes.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	LMph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
545	<i>Salacia chlorantha</i> Oliv.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
546	<i>Salacia debilis</i> (G. Don) Walpers	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
547	<i>Salacia elegans</i> Welw. ex Oliv.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	AM	Endozoochorie	FP-Fs
548	<i>Salacia erecta</i> (G. Don) Walp.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
549	<i>Salacia howesii</i> Hutch. & Moss	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
550	<i>Salacia ituriensis</i> Loes.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
551	<i>Salacia owabiensis</i> Hoyle	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
552	<i>Salacia pallescens</i> Oliv.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
553	<i>Salacia staudiana</i> Loes. var. <i>staudiana</i>	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs

554	<i>Salicigilia letestuana</i> (Pellegr.) Blakel.	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
555	<i>Sansevieria ibérica</i> Gérôme & Labroy	Asparagaceae (ex Dracaenaceae)	Gr	GC-S	Endozoochorie ?	FP-Fs-S
556	<i>Sarcocephalus latifolius</i> (Smith) Bruce	Rubiaceae	LNph	AT	Endozoochorie	FP-Fs-S
557	<i>Sauvagesia erecta</i> L.	Ochnaceae	Ch	AT	Endozoochorie	S
558	<i>Scadoxus longifolius</i> (De Wild. & Th. Dur.) Friis & Nordal	Alliaceae (ex Amaryllidaceae)	Gb	GC	Epizoochorie	FP-Fs
559	<i>Schrebera arborea</i> A. Chev.	Oleaceae	Mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
560	<i>Schwenckia americana</i> L.	Solanaceae	Ch	Aam	Endozoochorie	S
561	<i>Scleria bulbifera</i> Hochst. ex A. Rich.	Cyperaceae	Gb	AM	Epizoochorie	S
562	<i>Scleria depressa</i> (C. B. Cl.) Nelves	Cyperaceae	Gr	GC-S	Anémochorie	S
563	<i>Scleria naumanniana</i> Böck.	Cyperaceae	Gr	AT	Anémochorie	S
564	<i>Scotellia klaineana</i> Pierre var. <i>mimifensis</i> (Gilg) Pellegrin	Achariaceae (ex Flacourtiaceae)	MPH	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
565	<i>Secamone afzeli</i> (Schultes) K. Schum.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
566	<i>Secamone punctulata</i> Decne	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
567	<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth	Poaceae	Th	Pan	Epizoochorie	S
568	<i>Setaria megaphylla</i> (Seud.) Th. Dur. & Schinz	Poaceae	H	AT	Epizoochorie	Fs-H-S
569	<i>Sherbournia bignoniflora</i> (Weiw.) Hua var. <i>bignoniflora</i> Weiw.	Rubiaceae	Lmph	GC-S	Endozoochorie	S
570	<i>Sherbournia calycina</i> (G. Don) Hua	Rubiaceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	S
571	<i>Sida acuta</i> Brum. f. subsp. <i>acuta</i>	Malvaceae	Nph	Pan	Anémochorie	S
572	<i>Sida pilosa</i> Retz.	Malvaceae	Ch	Pan	Anémochorie	S
573	<i>Simirestis dewildemaniana</i> N. Hallé	Celastraceae (ex Hippocrateaceae)	Lmph	GC	Endozoochorie	S
574	<i>Smilax anceps</i> Willd.	Smilacaceae	Lmph	PA	Endozoochorie	FP-Fs
575	<i>Solanum erianthum</i> D. Don	Solanaceae	mph	Pan	Endozoochorie	S
576	<i>Solanum rugosum</i> Dunal	Solanaceae	Nph	Pan	Endozoochorie	Fs-H-S
577	<i>Solanum torvum</i> Sw.	Solanaceae	Nph	Pan	Endozoochorie	S
578	<i>Solenostemon monostachyus</i> (P. Beauv.) Briq.	Lamiaceae	Th	AT	Endozoochorie	S
579	<i>Solenostemon repens</i> (Gürke) Morton	Lamiaceae	Ch	AT	Endozoochorie	S
580	<i>Sorindeia juglandifolia</i> (A. Rich.) Planch. ex Oliv.	Anacardiaceae	mp	S	Endozoochorie	S
581	<i>Sorindeia warneckei</i> Engl.	Anacardiaceae	Lmph	GC	Anémochorie	FP-Fs
582	<i>Spathodes campanulata</i> P. Beauv.	Bignoniaceae	Mph	Pan	Anémochorie	Fs-H-S
583	<i>Spermaceae sermentosus</i> DC. var. <i>sermentosus</i>	Rubiaceae	Th	GC-S	Endozoochorie	S
584	<i>Sphenocentrum jollyanum</i> Pierre	Menispermaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
585	<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	mph	Pal	Endozoochorie	FP-Fs
586	<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv.	Poaceae	H	Aam	Epizoochorie	S
587	<i>Stephania dinklagei</i> (Engl.) Diels	Menispermaceae	Lmph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
588	<i>Sterculia oblonga</i> Mast.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	MPH	PA	Endozoochorie	FP-Fs
589	<i>Sterculia rhinopetala</i> K. Schum.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	MPH	PA	Endozoochorie	S
590	<i>Sterculia tragacantha</i> Lindl.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	mph	PA	Endozoochorie	FP-Fs-S
591	<i>Stereospermum acuminatissimum</i> K. Schum.	Bignoniaceae	MPH	GC	Anémochorie	FP-Fs
592	<i>Stereospermum kunthianum</i> Cham.	Bignoniaceae	mph	S	Anémochorie	S
593	<i>Streptogyna crinita</i> P. Beauv.	Poaceae	Gr	AT	Epizoochorie	FP-Fs-S
594	<i>Strophanthus barteri</i> Franch.	Apocynaceae	Lmph	AT	Anémochorie	FP-Fs
595	<i>Strophanthus hispidus</i> DC.	Apocynaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs-S
596	<i>Strophanthus sermentosus</i> DC. var. <i>sermentosus</i>	Apocynaceae	Lmph	GC-S	Anémochorie	FP-Fs-S
597	<i>Strychnos afzeli</i> Gilg	Loganiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
598	<i>Strychnos campioneura</i> Gilg & Busse	Loganiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
599	<i>Strychnos congolana</i> Gilg	Loganiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP
600	<i>Strychnos splendens</i> Gilg	Loganiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	S
601	<i>Strychnos usambarensis</i> Gilg	Loganiaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
602	<i>Synedrella nodiflora</i> Gaertn.	Asteraceae	Th	Pan	Anémochorie	Fs-H
603	<i>Synsepalum brevipes</i> (Baker) Pennington	Sapotaceae	mph	GCI	Endozoochorie	FP
604	<i>Taber-naemontana crassa</i> Benth.	Apocynaceae	Mph	GC	Barochorie	FP-Fs
605	<i>Tamarindus indica</i> L.	Fabaceae (ex Caesalpinaceae)	Gt	Pan	Endozoochorie	S
606	<i>Tapinanthus bangwensis</i> (Engl. & Krause) Danser	Loranthaceae	Ept	AT	Endozoochorie	FP-Fs
607	<i>Tapura fischeri</i> Engl.	Chrysobalanaceae (ex Dichapetalaceae)	mpH	GC	Anémochorie	FP-Fs
608	<i>Teclea verdicorniana</i> Exell & Mendonça	Rubiaceae	mph	GC	Barochorie	FP-Fs
609	<i>Telasma africanum</i> (N. E. Br.) Coville	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	AT	Anémochorie	S
610	<i>Tephrosia vogelii</i> Hook. f.	Fabaceae	Nph	GC-S	Anémochorie	S
611	<i>Terminalia avicennioides</i> Guill. & Perr.	Combretaceae	mph	S	Anémochorie	S
612	<i>Terminalia ivorensis</i> A. Chev.	Combretaceae	MPH	GC	Anémochorie	FP-Fs
613	<i>Terminalia schimperiana</i> Hochst.	Combretaceae	mph	S	Anémochorie	S
614	<i>Terminalia superba</i> Engl. & Diels	Combretaceae	Mph	GC	Anémochorie	FP-Fs
615	<i>Tetracera alnifolia</i> Willd. subsp. <i>alnifolia</i>	Dilleniaceae	Lmph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs
616	<i>Tetrapleura tetraptera</i> (Schum. & Thonn.) Taub.	Fabaceae (ex Mimosaceae)	Mph	GC	Barochorie	FP-Fs
617	<i>Thaumatococcus daniellii</i> (Bennet) Benth.	Marantaceae	Gr	GC	Endozoochorie	Fs-H
618	<i>Thonningia sanguinea</i> Vahl	Balanophoraceae	Gr	AT	Endozoochorie ?	FP-Fs
619	<i>Tiliacora dinklagei</i> Engl.	Menispermaceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
620	<i>Trachypphynium braunianum</i> (K. Schum.) Bak	Marantaceae	Gt	GC-S	Endozoochorie	S
621	<i>Tragia berthamii</i> Bak.	Euphorbiaceae	LNph	GC	Anémochorie	Fs-H
622	<i>Tragia vogelii</i> Keay	Euphorbiaceae	LNph	GC	Anémochorie	Fs-H
623	<i>Tragia volubilis</i> L.	Euphorbiaceae	LNph	GC	Anémochorie	H
624	<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume	Cannabaceae (ex Ulmaceae)	mph	Pan	Endozoochorie	Fs-H
625	<i>Tricalysia biafrana</i> Hiern excl.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
626	<i>Tricalysia discolor</i> Brenan	Rubiaceae	mph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
627	<i>Tricalysia macrophylla</i> K. Schum.	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
628	<i>Tricalysia patens</i> Hiern	Rubiaceae	Nph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
629	<i>Trichilia monadelphica</i> (Thonn.) De Wilde	Meliaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
630	<i>Trichilia priureana</i> A. Juss. subsp. <i>priureana</i>	Meliaceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
631	<i>Triclisia patens</i> Oliv.	Menispermaceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP
632	<i>Triclisia subcordata</i> Oliv.	Menispermaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
633	<i>Triplisium madagascariense</i> DC.	Moraceae	Mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs
634	<i>Triplisium sclerolobum</i> K. Schum.	Malvaceae (ex Sterculiaceae)	MPH	GC	Anémochorie	FP-Fs
635	<i>Triumfetta cordifolia</i> A. Rich.	Malvaceae (ex Tiliaceae)	Nph	AT	Endozoochorie	S
636	<i>Triumfetta rhomboidea</i> Jacq.	Malvaceae (ex Tiliaceae)	Nph	Pan	Endozoochorie	S
637	<i>Turraea heterophylla</i> J. Sm.	Meliaceae	Nph	GC	Epizoochorie	FP-Fs
638	<i>Tylophora conspicua</i> N. E. Br.	Apocynaceae (ex Asclepiadaceae)	Lmph	GC	Anémochorie	S
639	<i>Uraria picta</i> (Jacq.) DC.	Fabaceae	Nph	Pal	Anémochorie	S
640	<i>Urera keayi</i> Letouzey	Urticaceae	Nph (Ept)	GC	Endozoochorie	S
641	<i>Urera oblongifolia</i> Benth.	Urticaceae	Lmph	GCW	Epizoochorie	FP-Fs
642	<i>Uvaria afzeli</i> Sc. Elliot	Annonaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
643	<i>Uvaria chamae</i> P. Beauv.	Annonaceae	Lmph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs-S
644	<i>Uvaria ovata</i> (Dunal) A. DC.	Annonaceae	Lmph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
645	<i>Uvaria thomasi</i> Sprague & Hutch.	Annonaceae	Lmph	AT	Endozoochorie	S
646	<i>Uvaria tortilis</i> A. Chev. ex Hutch. & Dalz.	Annonaceae	Lmph	AT	Endozoochorie	S
647	<i>Uvariastrum pierreanum</i> Engl.	Annonaceae	mph	GC	Endozoochorie	S
648	<i>Uvariadendron occidentale</i> Le Thomas	Annonaceae	mph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
649	<i>Vangueriella chlorantha</i> (K. Schum.) Verdc	Rubiaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP
650	<i>Vangueriella spinosa</i> (Schum. & Thonn.) Verdc.	Rubiaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	FP-Fs-S
651	<i>Vangueriella vanguardoides</i> (Hiern) Verdc.	Rubiaceae	Mph	GCW	Endozoochorie	FP-Fs
652	<i>Ventilago africana</i> Exell	Rhamnaceae	LNph	AT	Anémochorie	FP-Fs
653	<i>Vernonia colorata</i> (Willd.) Drake	Asteraceae	mph	GC-S	Anémochorie	S
654	<i>Vernonia guineense</i> Benth. var. <i>guineensis</i>	Asteraceae	H	S	Anémochorie	S
655	<i>Vigna filiculis</i> Heppers var. <i>filiculis</i>	Fabaceae	Th	GC-S	Anémochorie	S
656	<i>Vigna reticulata</i> Hook. f.	Fabaceae	Th	AT	Anémochorie	S
657	<i>Vismia guineensis</i> (L.) Choisy	Clusiaceae (ex Hypericaceae)	mph	GC	Endozoochorie	S
658	<i>Vitex doniana</i> Sweet	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	mph	AT	Barochorie	FP
659	<i>Vitex rivularis</i> Gürke	Lamiaceae (ex Verbenaceae)	mph	GC	Barochorie	FP-Fs
660	<i>Voacanga africana</i> Stapf	Apocynaceae	mph	PA	Anémochorie	Fs
661	<i>Warneckea cinnamomoides</i> (G. Don) Jac.-Fél.	Melastomataceae	Nph	GC	Anémochorie	FP-Fs
662	<i>Wissadula amplissima</i> (L.) R. E. Fries var. <i>rostrata</i> R. E. Fries	Malvaceae	Nph	GC-S	Anémochorie	Fs-S
663	<i>Ximena americana</i> L.	Oleaceae	mph	Pal	Endozoochorie	Fs-S
664	<i>Xylopia acutiflora</i> (Dun.) A. Rich.	Annonaceae	Lmph	GC	Endozoochorie	S
665	<i>Xylopia parviflora</i> (A. Rich.) Benth.	Annonaceae	mph	GC-S	Endozoochorie	S
666	<i>Zanthoxylum chevalieri</i> Waterman	Rutaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
667	<i>Zanthoxylum lepreurii</i> Guill. & Perr.	Rutaceae	mph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
668	<i>Zanthoxylum zanthoxyloides</i> (Lam.) Zepernick & Timber	Rutaceae	mph	AT	Endozoochorie	FP-Fs-S
669	<i>Zehneria gillettii</i> (De Wild.) Jeffrey	Cucurbitaceae	LNph	GC	Endozoochorie	FP-Fs
670	<i>Zehneria scabra</i> (L. f.) Sonder	Cucurbitaceae	LNph	GC	Anémochorie	FP

## Annexe 2

### Compléments aux tableaux phytosociologiques : localisation des relevés et espèces accidentelles

#### Synusies sous-arbustives (strate S<sub>3</sub>)

##### Tableau 4.2: Le *Solano rugosi* - *Paullinietum pinnatae* Accidentelles

2 : *Acridocarpus alternifolius* i ; *Zanthoxylum chevalieri* j i. 3 : *Artabotrys insignis* j i ; *Ehretia trachyphylla* j i ; *Erythroxylum emarginatum* j i ; *Marantochloa leucantha* i. 6 : *Albizia ferruginea* j i ; *Amorphophallus johnsonii* j i ; *Cissus aralioides* j 1 ; *Coffea ebracteolata* i. 10 : *Oxyanthus formosus* i. 11 : *Cola gigantea* j i ; *Flagellaria guineensis* j i. 12 : *Aphania senegalensis* j i ; *Oxyanthus racemosus* i ; *Pergularia daemia* j i. 14 : *Elaeis guineensis* j i. 17 : *Garcinia afzelii* j i ; *Landolphia heudelotii* j i ; *Ricinodendron heudelotii* j i. 18 : *Eugenia salacioides* i ; *Hunteria umbellata* j i ; *Setaria megaphylla* i. 19 : *Ficus sur* j i. 20 : *Anchomanes difformis* i ; *Combretum grandiflorum* j i ; *Cuerva macrophylla* j i ; *Dracaena arborea* j ; *Erythrococca anomala* i ; *Euadenia eminens* j i ; *Olyra latifolia* i ; *Ruellia praetermissa* j i ; *Strophanthus barteri* i.

##### Tableau 4.3: Le *Erythrococca anomala* - *Clausenetum anisatae* Accidentelles

1 : *Combretum hispidum* j + ; *Dalbergia hostilis* j + ; *Zanthoxyum xanthoxyloides* j i. 2 : *Gouania longipetala* j + ; *Prionostemma unguilata* j +. 3 : *Gongronema angolense* j +. 4 : *Grewia carpinifolia* j +. 5 : *Thaumatococcus daniellii* 2. 6 : *Ampelocissus leonensis* j i ; *Dracaena mannii* i. 7 : *Zanthoxylum lepreurii* j 2. 8 : *Distemonanthus benthamianus* j i ; *Terminalia ivorensis* j +. 9 : *Euadenia trifoliolata* i ; *Setaria megaphylla* i. 10 : *Mussaenda elegans* j +. 11 : *Margaritaria discoidea* j 1. 13 : *Deinbolia grandiflora* j i. 16 : *Hugonia planchonii* 1 ; *Okoubaka aubrevillei* j +. 17 : *Dracaena arborea* j i ; *Flueggea virosa* j i. 19 : *Cola nitida* j +. 20 : *Aidia genipiflora* j + ; *Antiaris africana* j + ; *Argomuelleria macrophylla* i ; *Bridelia atroviridis* i ; *Cardiospermum grandiflorum* i ; *Manotes expansa* j 1 ; *Rinorea kibbiensis* 1.

##### Tableau 4.4 : Le *Clerodendro volubilis* - *Penianthetum palutinervis* Accidentelles

1 : *Ampelocissus leonensis* j i ; *Strychnos afzelii* i ; *Strychnos camptoneura* j + ; *Ventilago africana* j i. 2 : *Synedrella nodiflora* 1. 5 : *Terminalia ivorensis* j i. 9 : *Pueraria phaseoloides* +. 10 : *Lannea welwitschii* j +. 11 : *Calopogonium mucunoides* j i ; *Excoecaria guineensis* i ; *Rytigynia canthioides* j i ; *Thaumatococcus daniellii* +. 12 : *Vangueriella spinosa* j +.

##### Tableau 4.7: Le *Dictyandro arborescentis* - *Diospyretum monbuttensis* Accidentelles

1 : *Bridelia atroviridis* i ; *Deinbolia grandiflora* j i ; *Strophanthus sarmentosus* j i. 2 : *Apodostigma pallens* j i ; *Hexalobus crisiflorus* j + ; *Terminalia superba* j +. 4 : *Anthocleista djalonensis* j i ; *Culcasia liberica* + ; *Keetia leucantha* j + ; *Platysepalum hirsutum* + ; *Psilanthus mannii* j + ; *Synedrella nodiflora* i. 5 : *Margaritaria discoidea* j i ; *Oxyanthus formosus* + ; *Pauridiantha afzelii* i ; *Phyllanthus muellerianus* j i. 6 : *Cnestis corniculata* j i ; *Lannea nigritana* j +. 7 : *Lasiodiscus mildbraedii* j +. 8 : *Eriosema griseum* var. *togoense* i ; *Robinsia glabra* j +. 9 : *Adenia lobata* j i ; *Croton hirtus* +. 10 : *Paullinia pinata* j i ; *Tabernaemontana crassa* j i. 11 : *Deinbolia pinnata* j + ; *Smilax anceps* j i. 12 : *Cardiospermum grandiflorum* 1 ; *Chlorophytum orchidastrum* i ; *Cuviera nigrescens* j i ; *Dalbergia afzeliana* j i ; *Didymosalpinx abbeokutae* i ; *Ficus exasperata* j i ; *Holoptelea grandis* + ; *Loeseneriella rowlandii* j 2 ; *Majidea fosteri* j i ; *Momordica calabrei* j i ; *Newbouldia laevis* j i ; *Ximenia americana* j i.

##### Tableau 4.8: Le *Chaetacmo aristatae* - *Dracaenetum surculosae* Accidentelles

1 : *Aidia genipiflora* j 1 ; *Cissus aralioides* j + ; *Euadenia trifoliolata* i ; *Excoecaria guineensis* i ; *Olax gambecola* + ; *Pericopsis laxiflora* + ; *Platysepalum hirsutum* + ; *Strychnos afzelii* j i ; *Uvaria ovata* j 1. 2 : *Garcinia afzelii* j + ; *Ruellia praetermissa* j i ; *Zanthoxylum lepreurii* j i ; *Zehneria gillettii* i. 3 : *Clausena aniseta* + ; *Croton gratissimus* i ; *Dalbergia afzeliana* j i ; *Ficus ottoniifolia* j i ; *Gongronema angolense* j + ; *Majidea fosteri* j i ; *Periploca nigrescens* i ; *Ritchiea capparioides* i ; *Salacia elegans* j i ; *Solanum rugosum* i ; *Terminalia ivorensis* j +. 4 : *Cola nitida* j 1 ; *Erythrococca anomala* ; *Hugonia planchonii* + ; *Momordica cabrae* j i ; *Oxyanthus formosus* i ; *Triclisia subcordata* j + ; *Trilepisium madagascariense* j i. 5 : *Calopogonium mucunoides* j i ; *Celtis mildbraedii* j + ; *Combretum hispidum* j + ; *Diospyros soubreana* 1 ; *Ficus vogeliana* j i ; *Ochthocosmus africanus* j + ; *Scotellia klaineana* j + ; *Strychnos usambariensis* i ;

*Zanthoxyum zanthoxyloides* j +. 6 : *Distemonanthus benthamianus* j i ; *Neuropeltis velutina* j i ; *Rinorea welwitschii* j i ; *Urera oblongifolia* +.

#### Synusies arbustives basses (strate S<sub>2</sub>)

##### Tableau 4.10 : Le *Voacanga africanae* - *Rauwolfietum vomitoriae*

Accidentelles

1 : *Blighia unijugata* j i ; *Blighia welwitschii* j i ; *Vangueriella spinosa* j +. 6 : *Gouania longipetala* j i. 8 : *Spathodea campanulata* j +. 9 : *Elaeophorbia grandifolia* j i. 13 : *Strophanthus sarmentosus* j i. 16 : *Manotes expansa* j i ; *Napoleonaea vogelii* j i ; *Salacia baumanii* j i. 21 : *Clerodendrum capitatum* i. 26 : *Holarrhena floribunda* +. 29 : *Dioscorea smilacifolia* j i. 31 : *Detarium senegalense* j i. 33 : *Cordia senegalensis* j 1 ; *Monodora tenuifolia* + ; *Schrebera arborea* +. 45 : *Chasmanthera dependens* j +.

##### Tableau 4.11 : Le *Combreto hispidi* - *Bridelietum atroviridis*

Accidentelles

4 : *Manotes expansa* j 1. 5 : *Dioscorea smilacifolia* j i ; *Calopogonium mucunoides* j +. 8 : *Calycobolus africanus* j i ; *Combretum zenkeri* j i ; *Majidea fosteri* + ; *Margaritaria discodea* j + ; *Morinda morindoides* j + ; *Rourea coccinea* j i ; *Salacia chlorantha* j i ; *Salacia owabiensis* j + ; *Sterculia tragacantha* j 1 ; *Uvaria ovata* j + ; *Vangueriella spinosa* j i ; *Voacanga africana* 1.

##### Tableau 4.13: Le *Rinoreo welwitschii* - *Aidietum genipiflorae*

Accidentelles

1 : *Blighia unijugata* j i ; *Blighia welwitschii* j + ; *Calopogonium mucunoides* j i ; *Dalbergia afzeliana* i ; *Ficus polita* j i ; *Holoptelea grandis* j + ; *Ruthalicia eglandulosa* j i. 3 : *Flagellaria guineensis* j + ; *Uvaria ovata* j +. 4 : *Baissea baillonii* +. 7 : *Adenia cissampeloides* j i ; *Afzelia africana* j i ; *Cissus aralioides* j 1 ; *Cynometra megalophylla* j 3 ; *Detarium senegalense* j i ; *Ficus sagittifolia* j + ; *Lonchocarpus cyanescens* j i ; *Prionostemma unguiculata* j i ; *Sarcocephalus latifolius* + ; *Zanthoxylum lepreurii* j 1. 8 : *Anthocleista djalonenensis* j i. 11 : *Gouania longipetala* j i.

#### Synusies arbustives hautes (strate S<sub>1</sub>)

##### Tableau 4.15: Le *Newbouldio laevis* - *Millettietum zechianae*

Accidentelles

1 : *Celtis mildbraedii* j 1. 7 : *Adenia cissampeloides* i. 13 : *Landolphia heudelotii* i. 15 : *Smilax anceps* +. 16 : *Casearia barteri* j +. 17 : *Spathodea campanulata* i. 19 : *Elaeophorbia grandifolia* +. 22 : *Bombax buonopozense* j + ; *Celtis zenkeri* j + ; *Strychnos afzelii* j i. 25 : *Cynometra megalophylla* j +. 26 : *Bombax costatum* j +.

##### Tableau 4.16: Le *Corynantho pachyceri* - *Entadetum rheedei*

Accidentelles

1 : *Landolphia incerta* j 1. 6 : *Mansonia altissima* j +. 11 : *Prionostema uniguiculata* j +. 16 : *Gouania longipetala* 2. 18 : *Cola nitida* i. 19 : *Bombax buonopozense* j 1. 21 : *Periploca nigrescens* j i ; *Teclea verdoorniana* 2 ; *Trichilia priureana* 1.

##### Tableau 4.18 : Le *Dichapetalo madagascariensis* - *Trichilietum priureanae*

Accidentelles

2 : *Cordia senegalensis* j +. 4 : *Entada rheedei* +. 6 : *Chasmanthera dependens* + ; *Neuropeltis acuminata* j 1. 7 : *Casearia barteri* j 1. 8 : *Acridocarpus smeathmannii* j 2 ; *Funtumia elastica* j +. 9 : *Spondias mombin* +. 16 : *Hexalobus crispiflorus* 1.

#### Synusies arborescentes dominées (strate A<sub>2</sub>)

##### Tableau 4.19 : L'*Afzelio africanae* - *Albizietum zygiae*

Accidentelles

13 : *Landolphia hirsuta* j i. 17 : *Cola gigantea* +.

##### Tableau 4.20 : Le *Combreto grandiflori* - *Zanthoxyletum lepreuri*

Accidentelles

7 : *Blighia unijugata* 1. 11 : *Dioscorea dumetorum* i. 15 : *Adenia lobata* i. 24 : *Periploca nigrescens* i.

**Synusies arborescentes hautes (strate A<sub>1</sub>)**

**Tableau 4.21 Le *Pterygoto macrocarpae* - *Albizietum adianthifoliae***

Accidentelles

7 : *Chasmanthera dependens* i. 8 : *Calycobolus africanus* i.

**Tableau 4.22: L' *Anthocaryo micrasteri* - *Ricinodendretum heudeloti***

Accidentelles

7: *Bligha sapida* +.

**Synusies herbacées (strate H)**

**Tableau 4. 24: L' *Acrocero zizanoidis* - *Aneilemetum beniniensis***

Accidentelles

3 : *Commelina benghalensis* i. 12 : *Dracaena phrynioides* i. 27 : *Chlorophytum inormatum* +. 34 : *Scadoxus longifolius* 2.

**Tableau 4.25: Le *Ctenitido protensae* - *Sansevieretum libericae***

Accidentelles

7 : *Cyathula prostrata* 1. 9 : *Momordica calbrei* +. 12 : *Anielema setiferum* i.



## Localisation des relevés

Relevés	Latitude	Longitude	Relevés	Latitude	Longitude
1	6°3481	4°2839	41	6°3559	4°2746
2	6°3478	4°2826	42	6°3559	4°2749
3	6°3479	4°2828	43	6°3564	4°2748
4	6°3485	4°2819	44	6°3567	4°2745
5	6°3473	4°2831	45	6°3564	4°2743
6	6°3485	4°2830	46	6°3773	4°3230
7	6°3497	4°2818	47	6°3771	4°3204
8	6°3528	4°2818	48	6°3769	4°3219
9	6°3532	4°2804	49	6°3778	4°3217
10	6°3525	4°2820	50	6°3717	4°3370
11	6°3517	4°2822	51	6°3611	4°3212
12	6°3507	4°2826	52	6°3610	4°3225
13	6°3520	4°2829	53	6°3636	4°3206
14	6°3541	4°2822	54	6°3608	4°3180
15	6°3543	4°2829	55	6°3622	4°3157
16	6°3550	4°2835	56	6°3654	4°3157
17	6°3556	4°2830	57	6°3657	4°3227
18	6°3571	4°2820	58	6°3743	4°3173
19	6°3478	4°2926	59	6°3739	4°2872
20	6°3583	4°29	60	6°3742	4°2875
21	6°3558	4°2897	61	6°3668	4°3150
22	6°3557	4°2899	62	6°3658	4°3234
23	6°3773	4°2897	63	6°3750	4°3124
24	6°3562	4°2898	64	6°3623	4°3196
25	6°3564	4°2889	65	6°3672	4°2878
26	6°3590	4°2892	66	6°3750	4°2845
27	6°3570	4°2873	67	6°3747	4°2826
28	6°3574	4°2887	68	6°3741	4°2843
29	6°3570	4°2870	69	6°3742	4°2821
30	6°3569	4°2866	70	6°3620	4°3144
31	6°3588	4°2856	71	6°3742	4°2916
32	6°3602	4°2888	72	6°3704	4°2940
33	6°3690	4°2892	73	6°3661	4°2986
34	6°3603	4°2879	74	6°3605	4°3026
35	6°3613	4°2887	75	6°3671	4°2688
36	6°3620	4°3289	76	6°3637	4°2858
37	6°3628	4°2896	77	6°3595	4°2904
38	6°3635	4°2978	78	6°3573	4°2914
39	6°3629	4°2914	79	6°3717	4°2775
40	6°3647	4°2913	80	6°3735	4°2858

### Annexe 3

#### Synoptique des groupements végétaux, associations végétales synusiales et coenoassociations décrits dans le chapitre 4 avec les espèces ayant servi à les nommer

##### Synusies sous-arbustives (strate S<sub>3</sub>)

*Solano rugosi-Paullinietum pinnatae* ass. nov.

- *Solanum rugosum*
- *Paullinia pinnata*

*Erythrococco anomalae-Clausenetum anisatae* ass. nov.

- *Erythrococca anomala*
- *Clausena anisata*

*Clerodendro volubilis-Penianthetum palutinervis* ass. nov.

- *Clerodendrum volubile*
- *Penianthus patulinervis*

Groupement à *Gloriosa superba*

Groupement à *Bertiera racemosa* et *Coffea ebracteolata*

- *Bertiera racemosa* var. *racemosa*
- *Coffea ebracteolata*

*Dictyandro arborescentis-Diospyretum monbuttensis* ass. nov.

- *Dictyandra arborescens*
- *Diospyros monbuttensis*

*Chaetacmo aristatae-Dracaenetum surculosae* ass. nov.

- *Chaetacme aristata*
- *Dracaena surculosa*

*Crotogyne chevalierii - Gardenietum nitidae* ass. nov. prov.

- *Crotonogyne chevalieri*
- *Gardenia nitida*

##### Synusies arbustives basses (strate S<sub>2</sub>)

*Voacango africanae-Rauvolfietum vomitoriae* ass. nov.

- *Voacanga africana*
- *Rauvolfia vomitoria*

*Combreto hispidi-Bridelietum atroviridis* ass. nov.

- *Combretum hispidum*
- *Bridelia atroviridis*

Groupement à *Lecaniodiscus cupanioides* et *Millettia sanagana*

*Rinorea welwitschi - Aidiatum genipiflorae* ass. nov.

- *Rinorea welwitschii*
- *Aidia genipiflora*
  - aganopetosum lucidae* subass. nov.
  - *Aganope lucida*

*Premno quadrifoliae - Drypetetum floribundae* ass. nov. prov.

- *Premna quadrifolia*
- *Drypetes floribunda*

#### **Synusies arbustives hautes (strate S<sub>1</sub>)**

*Newbouldia laevis*-*Millettietum zechiana* ass. nov.

- *Newbouldia laevis*
- *Millettia zechiana*
  - secamonetosum afzelii* subass. nov.
  - *Secamone afzelii*

*Corynantho pachyceri* - *Entadetum rheedei* ass. nov.

- *Corynanthe pachyceras*
- *Entada rheedei*

Groupement à *Combretum paniculatum* et *Tricalysia macrophylla*

*Dichapetalo madagascariensis* - *Trichilietum priureanae* ass. nov.

- *Dichapetalum madagascariense* var. *madagascariense*
- *Trichilia priureana* subsp. *priureana*
  - tapuretosum fischeri* subass. nov.
  - *Tapura fischeri*

Groupement à *Elaeophorbia grandifolia*

#### **Synusies arborescentes dominées (strate A<sub>2</sub>)**

*Azelio africanae*-*Albizietum zygiae* ass. nov.

- *Azelia africana*
- *Albizia zygia*
  - trichilietosum monadelphae* subass. nov.
  - *Trichilia monadelpha*

*Combretum grandiflori* - *Zanthoxyletum leprieurii* ass. nov.

- *Combretum grandiflorum*
- *Zanthoxylum leprieurii*
  - sterculietosum tragacanthae* subass. nov.
  - *Sterculia tragacantha*
  - coletosum cariceaefoliae* subass. nov.
  - *Cola cariceaefolia*

#### **Synusies arborescentes hautes (strate A<sub>1</sub>)**

*Antrocaryo micrasteris* - *Ricinodendretum heudelotii* ass. nov.

- *Antrocaryon micraster*
- *Ricinodendron heudelotii*
  - landolphietosum landolphoidis* subass. nov.
  - *Landolphia landolphioides*

*Cola gigantea* - *Cynometretum megalophyllae* ass. nov. prov.

- *Cola gigantea* var. *glabrescens*
- *Cynometra megalophylla*

*Pterygota macrocarpae*-*Albizietum adianthifoliae* ass. nov.

- *Pterygota macrocarpa*
- *Albizia adianthifolia*
  - ventilaginetosum africanae* subass. nov.
  - *Ventilago africana*

## Synusies herbacées (strate H)

Groupement à *Panicum griffonii*

*Acrocero zizanoidis* - *Aneilemetum beniniensis* ass. nov.

- *Acroceras zizanoides*
- *Aneilema beniniense*

*Ctenitido protensae*-*Sansevieretum libericae* ass. nov.

- *Sansevieria liberica*
- *Ctenitis protensa*
- cyperetosum tenuiculmis* subass. nov.
- *Cyperus tenuiculmis* var. *tenuiculmis*

Groupement à *Pellaea doniana* et *Scadoxus longifolius*

## Phytocoenoses

*Centrosema pubescentis*-*Paulliniocœnetum pinnatae* cœnoass. nov.

- *Centrosema pubescens*
- *Paullinia pinnata*

*Landolphio hirsutae*-*Cordiocœnetum senegalensis* cœnoass. nov.

- *Landolphia hirsuta*
- *Cordia senegalensis*

*Psydraxo parviflorae*-*Ficocœnetum exasperatae* cœnoass. nov.

- *Psydrax parviflora*
- *Ficus exasperata*

*Combretum hispidi*-*Albiziocœnetum adianthifoliae* cœnoass. nov.

- *Combretum hispidum*
- *Albizia adianthifolia*

*Adenopodio scleratae*-*Stereospermocœnetum acuminatissimu* cœnoass. nov.

- *Adenopodia sclerata*
- *Stereospermum acuminatissimum*

*Dictyandro arborescentis*-*Morocœnetum mesozygiae* cœnoass. nov.

- *Dictyandra arborescens*
- *Morus mesozygia*
- chaetacmetosum aristatae* subass.nov.
- Chaetacme aristata*

*Gardenio nitidae*-*Miliciocœnetum excelsae* cœnoass. nov. prov.

- *Milicia excelsa*
- *Gardenia nitida*

## Liste des figures

- Figure 1.1 Quatre modèles de successions (a-d) proposés par différents auteurs
- Figure 1.2 Reconstitution de la végétation forestière dans le Sud-ouest ivoirien
- Figure 1.3 Les quatre type de diversité spécifique
- Figure 2.1 Situation géographique et localisation de la forêt classée de Sanaimbo
- Figure 2.2 Carte pédologique de la forêt classée de Sanaimbo
- Figure 2.3 Pluviométrie mensuelle moyenne en forêt classée de Sanaimbo de 1988 à 1997
- Figure 2.4 Dynamique de l'infiltration paysanne de 1972 à 1997
- Figure 2.5 Brûlage sur pied d'un arbre lors de la création d'un champ
- Figure 2.6 Carte de végétation de la forêt classée de Sanaimbo
- Figure 2.7 Jachère de 3 ans en contact avec la forêt « primaire »
- Figure 2.8 Jachère de 16 ans
- Figure 2.9 Champ de bananes avec conservation de rémanents
- Figure 2.10 Champ de cacao avec *Elaeis guineensis*
- Figure 2.11 Dispositif utilisé pour les relevés de végétation
- Figure 2. 12 Organisation générale du flux des analyses de données.
- Figure 3. 1 Spectre des phytochories de la flore de Sanaimbo
- Figure 3.2 Spectre des types biologiques de la flore de Sanaimbo
- Figure 3.3 Spectre des modes de dispersion de diaspores de la flore de Sanaimbo
- Figure 4.1 Évolution du recouvrement total de la végétation au sein des différentes strates le long de la chronoséquence et dans les forêts anciennes
- Figure 4.2 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 80 relevés de la synusie sous-arbustive (S<sub>3</sub>)
- Figure 4.3 Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies sous-arbustives (S<sub>3</sub>)
- Figure 4.4 Jachère de 4 ans presque entièrement couvert par *Chromolaena odorata*
- Figure 4.5 *Chromolaena odorata*
- Figure 4.6 Strate sous-arbustive d'une jachère de 29 ans
- Figure 4.7 Strate sous-arbustive d'une forêt ancienne sur sol ferrallitique
- Figure 4.8 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 72 relevés des synusies arbustives basses (S<sub>2</sub>)
- Figure 4.9 Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arbustives basses (S<sub>2</sub>)
- Figure 4.10 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 66 relevés des synusies arbustives hautes (S<sub>1</sub>)

- Figure 4.11 Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arbustives hautes ( $S_1$ )
- Figure 4.12 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 57 relevés des synusies arborescentes dominées ( $A_2$ )
- Figure 4.13 Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arborescentes dominées ( $A_2$ )
- Figure 4.14 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 26 relevés de la synusie arborescentes dominantes ( $A_1$ )
- Figure 4.15 Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies arborescentes dominantes ( $A_1$ )
- Figure 4.16 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 59 relevés des synusies herbacées (H)
- Figure 4.17 Diagramme de la DCA effectuée sur les relevés de synusies herbacées (H)
- Figure 4.18 Strate herbacée d'une jachère de 30 ans (*Streptogyna crinita*)
- Figure 4.19 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 80 relevés de phytocœnose
- Figure 4.20 Plan factoriel défini par les axes 2 et 3 de la DCA effectuée sur les relevés de phytocœnoses
- Figure 4.21 Modélisation systémique qualitative de la succession forestière post-culturale
- Figure 5.1 Dendrogramme de la classification hiérarchique ascendante des 80 relevés avec les espèces indicatrices de chaque groupe
- Figure 5.2 Projection des 80 relevés dans le diagramme défini par les deux premiers axes de l'ordination non paramétrique (NMS)
- Figure 5.3 Diagramme de régression linéaire des similarités floristiques intra-relevé ( $\beta_1$ ) et inter-relevés ( $\beta_2$ ) en fonction de l'âge des jachères ( $n = 64$ )
- Figure 5.4 Diagrammes des régressions linéaires des attributs structurels en fonction de l'âge des jachères ( $n = 64$ )
- Figure 5.5 Diagrammes des régressions linaires du recouvrement des différentes strates en fonction de l'âge des jachères ( $n = 64$ )
- Figure 5.6 Diagrammes des régressions linéaires de la proportion des différentes phytochorie en fonction de l'âge des jachères ( $n = 64$ )
- Figure 5.7 Diagrammes de régression linéaire du type biologique en fonction de l'âge des jachères ( $n = 64$ )
- Figure 5.8 Diagrammes de régression linéaire du type de dissémination en fonction de l'âge des jachères ( $n = 64$ )

Figure 5.9 Diagrammes de régression linéaire de la morphologie foliaire en fonction de l'âge des jachères (n = 64)

### Liste des tableaux

Tableau 2.1 Données annuelles sur quelques paramètres climatiques autres que les précipitations

Tableau 2.2 Les types de formation végétale

Tableau 2.3 Plan d'échantillonnage

Tableau 2.4 Variables environnementales et historiques utilisées dans les analyses

Tableau 2.5 Traits de vie des espèces utilisés dans les analyses

Tableau 3.1 Familles botaniques représentées en forêt classée de Sanaimbo

Tableau 3.2 Représentation des genres dans la flore de la forêt de Sanaimbo

Tableau 3.3 Diversité spécifique et générique de quelques familles de forêts afrotropicales

Tableau 3.4 Spectre biologique de quelques forêts denses semi-décidues d'Afrique

Tableau 3.5 Les espèces « rares » selon la liste d'ECOSYN (1999) présentes dans la forêt de Sanaimbo

Tableau 4.1 Matrice de similarité floristique entre les différentes strates de végétation

Tableau 4.2 Le *Solano rugosi* - *Paullinietum pinnatae* ass. nov.

Tableau 4.3 L' *Erythrococco anomalae* - *Clausenetum anisati* ass. nov.

Tableau 4.4 Le *Clerodendro volubili* - *Penianthetum palutinervis* ass. nov.

Tableau 4.5 Le groupement à *Gloriosa superba*

Tableau 4.6 Le groupement à *Bertiera racemosa* et *Coffea ebracteolata*

Tableau 4.7 Le *Dictyandro arborescentis* - *Diospyretum monbuttensis* ass. nov.

Tableau 4.8 Le *Chaetacmo aristatae* - *Dracaenetum surculosae* ass. nov.

Tableau 4.9 Le *Crotonogyno chevalierii* - *Gardenietum nitidae* ass. nov. prov.

Tableau 4.10 Le *Voacango africanae* - *Rauvolfietum vomitoriae* ass. nov.

Tableau 4.11 Le *Combretum hispidi* - *Bridelietum atroviridis* ass. nov.

Tableau 4.12 Le groupement à *Lecaniodiscus cupanioides* et *Millettia sanagana*

Tableau 4.13 Le *Rinoreo welwitschii* - *Aidietum genipiflorae* ass. nov.

Tableau 4.14 Le *Premno quadrifoliae* - *Drypetetum floribundae* ass. nov. prov.

Tableau 4.15 Le *Newbouldio laevis* - *Millettietum zechianae* ass. nov.

Tableau 4.16 Le *Corynantho pachyceri* - *Entadetum rheedei* ass. nov.

Tableau 4.17 Le groupement à *Combretum paniculatum* et *Tricalysia macrophylla*

- Tableau 4.18 Le *Dichapetalo madagascariense* - *Trichilietum priureanae* ass. nov.
- Tableau 4.19 L' *Afzelio africanae* – *Albizietum zygiae* ass. nov.
- Tableau 4.20 Le *Combreto grandiflori* - *Zanthoxyletum leprieurii* ass. nov.
- Tableau 4.21 Le *Pterygoto macrocarpae* - *Albizietum adianthifoliae* ass. nov.
- Tableau 4.22 L' *Antrocaryo micrasteris* - *Ricinodendretum heudelotii* ass. nov.
- Tableau 4.23 Le *Colo giganteae* - *Cynometretum megalophyllae* ass. nov. prov.
- Tableau 4.24 L' *Acrocero zizanoidis* - *Aneilemetum beniniensis* ass. nov.
- Tableau 4.25 Le *Ctenito protensae* - *Sansevieretum libericae* ass. nov.
- Tableau 4.26 Le groupement à *Pellaea doniana* et *Scadoxus longifolius*
- Tableau 4.27 Tableau d'intégration des synusies en phytocœnoses
- Tableau 5.1 Comparaison des attributs entre vieilles jachères (n = 5) et forêts anciennes sur sol ferrallitique (n = 7)
- Tableau 6.1 Variables explicatives des caractéristiques des jachères utilisées dans les analyses
- Tableau 6.2 Influence des variables environnementales sur le résultat de la classification hiérarchique des 64 relevés de jachères
- Tableau 6.3 Influence des pratiques culturelles sur la composition spécifique des 3 classes d'âges des jachères, mesurée par une procédure de permutations à réponses multiples par blocs (MRBP)
- Tableau 6.4 Valeurs du F des tests de MANOVA réalisés sur les attributs structurels et les traits de vie pour les différentes classes de variables corrigées par l'âge des jachères
- Tableau 6.5 Relation entre la présence d'une espèce comme rémanent et sa présence comme juvénile régénéré