



**HAL**  
open science

# STRATEGIES DE REGENERATION DE NEUF ESSENCES COMMERCIALES DE FORET TROPICALE (Mayombe, Zaïre)

Geneviève Pendje

► **To cite this version:**

Geneviève Pendje. STRATEGIES DE REGENERATION DE NEUF ESSENCES COMMERCIALES DE FORET TROPICALE (Mayombe, Zaïre). Biologie végétale. Université Pierre et Marie Curie (Paris 6), 1994. Français. NNT: 1994PA066422 . tel-01918472

**HAL Id: tel-01918472**

**<https://theses.hal.science/tel-01918472>**

Submitted on 11 Nov 2018

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

THESE DE DOCTORAT  
DE L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE, PARIS VI  
U. F. R. SCIENCES DE LA VIE, SPECIALITE : ECOLOGIE TROPICALE

---

**STRATEGIES DE REGENERATION  
DE NEUF ESSENCES COMMERCIALES  
DE FORET TROPICALE (Mayombe, Zaïre)**

*Geneviève PENDJE*

---

Soutenu le 13/12/1994  
devant la commission d'examen composée de :

Monsieur F. FEER,	Rapporteur
Monsieur H. - F. MAITRE,	Rapporteur
Monsieur G. CUSSET,	Examineur
Monsieur F. MALAISSE,	Examineur
Monsieur P. MORAT,	Examineur
Madame M. - F. PASSINI,	Examineur
Monsieur H. PUIG,	Examineur

## R E S U M E

Cette étude, autoécologique et chorologique, menée sur 9 essences de valeur en forêt du Mayombe au Zaïre, analyse successivement la phénologie de la fructification, la production des diaspores (chapitre III) et leur dissémination (chapitre IV), la survie des graines et des stades de croissance (chapitre V). Ces variables déterminent les caractéristiques de la régénération naturelle et permettent d'expliquer la répartition des formes juvéniles et des adultes et donc la dynamique des populations étudiées.

Le rôle déterminant de quelques disséminateurs efficaces est mis en relief pour les cinq espèces zoochores étudiées alors que, pour les trois espèces anémochores et l'espèce autochore, ce sont les facteurs environnementaux qui sont soulignés.

La diversité des réponses écologiques aux pressions du milieu répartit les taxons selon un gradient pour chaque paramètre d'étude. La thèse du continuum est ainsi confirmée. Il résulte de la combinaison des modalités reproductives et des modalités d'établissement et de croissance autant de stratégies de régénération que d'espèces étudiées.

On distingue cependant quatre groupes d'arbres selon la structure spatiale et la structure démographique de leur régénération. Les espèces héliophiles à dispersion efficace (stratégie de type *r*) caractérisent la phase de restauration. Les espèces tolérantes à dispersion agrégative et efficace ainsi que les espèces tolérantes à dispersion aléatoire, participent à la phase de maturation. Enfin, les espèces à faible dispersion - sciaphiles ou tolérantes - (stratégie de type *K*), caractérisent la phase homéostatique du cycle sylvigénétique.

Mots-clés: Forêt dense humide (Zaïre) - Essences de valeur - Phénologie de la fructification - Production des diaspores - Modes de dissémination - Germination - Stratégies démographiques - Régénération naturelle

### Espèces concernées:

1. *Autranella congolensis* A. Chev. (Mukulungu) (Sapotaceae)
2. *Chlorophora excelsa* Benth. et Hook (Iroko, Kambala) (Moraceae)
3. *Gilbertiodendron dewevrei* Léonard (Limballi) (Caesalpiniaceae)
4. *Gossweilerodendron balsamiferum* Harms (Tola) (Caesalpiniaceae)
5. *Piptadeniastrum africanum* Brenan (Dabema) (Mimosaceae)
6. *Pycnanthus angolensis* Warb. (Ilomba) (Myristicaceae)
7. *Staudtia stipitata* Warb. (Niové) (Myristicaceae)
8. *Terminalia superba* Engl. et Diels (Fraké, Limba) (Combretaceae)
9. *Turraeanthus africanus* Pellegr. (Avodiré) (Meliaceae)

Je remercie

Mr le Professeur Henri Puig (Toulouse 3), d'avoir suggéré cette recherche et de l'avoir suivie avec patience durant plus de quatre ans,  
Mrs les Professeurs Gérard Cusset (Paris 6), François Malaisse (Faculté d'Agronomie, Gembloux) et Philippe Morat (Museum d'Histoire Naturelle, Paris), pour l'intérêt qu'ils manifestent à ce travail en acceptant d'être membres du jury,  
Mr Henri-Félix Maître, Directeur du Programme Forêt au CIRAD, d'avoir accepté d'être rapporteur et de m'avoir accordé avec une chaleureuse sollicitude une part de son temps,  
Mr François Feer, Chargé de Recherche au Laboratoire d'Ecologie Générale de Brunoy, de m'avoir fait profiter de ses compétences et d'avoir accepté d'être rapporteur,  
Mme Marie-Françoise Passini, Maître de Conférence (Paris 6), et membre du jury, pour les conseils prodigués,  
Mr le Professeur Lorougnon Guede, Directeur du Laboratoire de Botanique de l'Université d'Abidjan,  
Mr Ake Assi Laurent, Directeur du Centre de Floristique d'Abidjan  
Mr Bernard Dupuy, Ingénieur forestier au CIRAD-Abidjan,  
pour leur disponibilité permanente,  
Mme Josette Duredon, maintes fois sollicitée.

Je suis reconnaissante

aux Autorités administratives des Ministères de l'Environnement et de l'Agriculture du Zaïre,  
à Mr Mankoto ma Baelele, Président Délégué Général de l'Institut Zairois de la Conservation de la Nature,  
à Mr Ipalaka, Directeur du Service Permanent d'Inventaire et d'Aménagement Forestiers,  
aux Directeurs et Chefs de Projet du MAB/INERA/Luki, et particulièrement à Mr Lemena Ndombele, "mémoire" de Luki,  
à Mr Nsakala, Chef du Chantier de Reboisement du "Km 28", au Chef de la Collectivité de Patu, à Mr Mukono à Moenge, de m'avoir facilité l'accès à la forêt du Bas-Zaïre ainsi qu'aux données la concernant,  
à Mr Panzu Mavungu, guide forestier infatigable, pour sa patience et son dévouement,  
aux agents de la station de Luki, et tout particulièrement Mrs Mbambi et Nlandu, pour leur aide précieuse en forêt,  
aux étudiants finalistes de l'Institut Pédagogique National de Kinshasa qui ont contribué au travail de terrain, pour les heures harrassantes et inoubliables passées ensemble,  
à tous ceux qui ont contribué à l'aboutissement de ce travail.

*"Il ne faut pas compter sur la nature seule pour régénérer  
la forêt, si par ailleurs l'homme l'a trop perturbée"*

Catinot, 1965.

# S O M M A I R E

## INTRODUCTION

### I. PROBLEMATIQUE ET METHODES

1. La problématique .....16
2. Les méthodes .....43

### II. LE CADRE ECOLOGIQUE ET LES ESPECES D'ARBRES ETUDIEES.....

1. Le cadre écologique .....80
2. Les espèces d'arbres étudiées .....109

### III. LES STRATEGIES REPRODUCTIVES : PHENOLOGIE DE LA ..... FRUCTIFICATION ET PRODUCTION DES DIASPORES

1. Les cinq espèces zoochores.....134
2. Les trois espèces anémochores ..... 160
3. Une espèce autochore ..... 178
4. Synthèse des résultats et discussion ..... 181

### IV. LES STRATEGIES DE DISSEMINATION : L'ACTION DES AGENTS DE.... DISPERSION DANS LA MISE EN PLACE DU POTENTIEL SEMINAL.....

1. Les exemples zoochores ..... 201
2. L'exemple autochore..... 239
3. Les exemples anémochores ..... 244
4. Synthèse des résultats et discussion..... 261

### V. STRATEGIES D'ETABLISSEMENT ET STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES : L'IMPORTANCE DES FACTEURS ECOLOGIQUES

1. Les stratégies d'établissement ..... 293
2. Stratégies de croissance et stratégies démographiques .. 345
3. Synthèse des résultats et discussion..... 364

## CONCLUSIONS ..... 385

Liste des espèces végétales citées ..... 410

Liste des planches de photographies ..... 414

Liste des figures ..... 415

Liste des tableaux ..... 417

Bibliographie ..... 419

Table des matières ..... 440

Annexes

## PRINCIPALES ABREVIATIONS ET SYMBOLES UTILISES

d	Densité
g	Gramme
my	Moyen
G°	Germination
Gr	Graine
Fig.	Figure
J.ad	Jeune adulte
Parc.	Parcelle
PL.	Planche (photos)
Tabl.	Tableau
D	Distance
H	Hauteur
ER	Eclairement relatif
PS	Poids sec
PF	Poids frais
DHP	Diamètre à hauteur de poitrine

<i>A.c</i>	<i>Austranella congolensis</i>
<i>C.e</i>	<i>Chlorophora excelsa</i>
<i>Gi.d</i>	<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>
<i>Go.b</i>	<i>Gossweilerodendron balsamiferum</i>
<i>Py.a</i>	<i>Pycnanthus angolensis</i>
<i>Pi.a</i>	<i>Piptadeniastrum africanum</i>
<i>S.s</i>	<i>Staudtia stipitata</i>
<i>T.s</i>	<i>Terminalia superba</i>
<i>Tu.a</i>	<i>Turraeanthus africanus</i>

•	Pl	H < 25 cm
*	Juv(1)	25 < H < 50 cm
○	Juv(2)	50 < H < 150 cm
⊗	Gaule(1)	150 < H < 250 cm
●	Gaule(2)	H > 250 cm, DHP < 5 cm
△	Perche	5 < DHP < 10 cm
▲	Baliveau	10 < DHP < 20 cm
□	Adultes	20 < DHP < 30 cm
⊠	Adultes	30 < DHP < 50 cm
■	Adultes	DHP > 50 cm

## INTRODUCTION

Le Zaïre possède 48% de la forêt dense africaine. Celle-ci couvre plus de la moitié de son territoire. Sur les 709 essences forestières répertoriées au Zaïre, 408 sont présentes en forêt du Mayombe, dans le Bas-Zaïre (SPIAF, 1988).

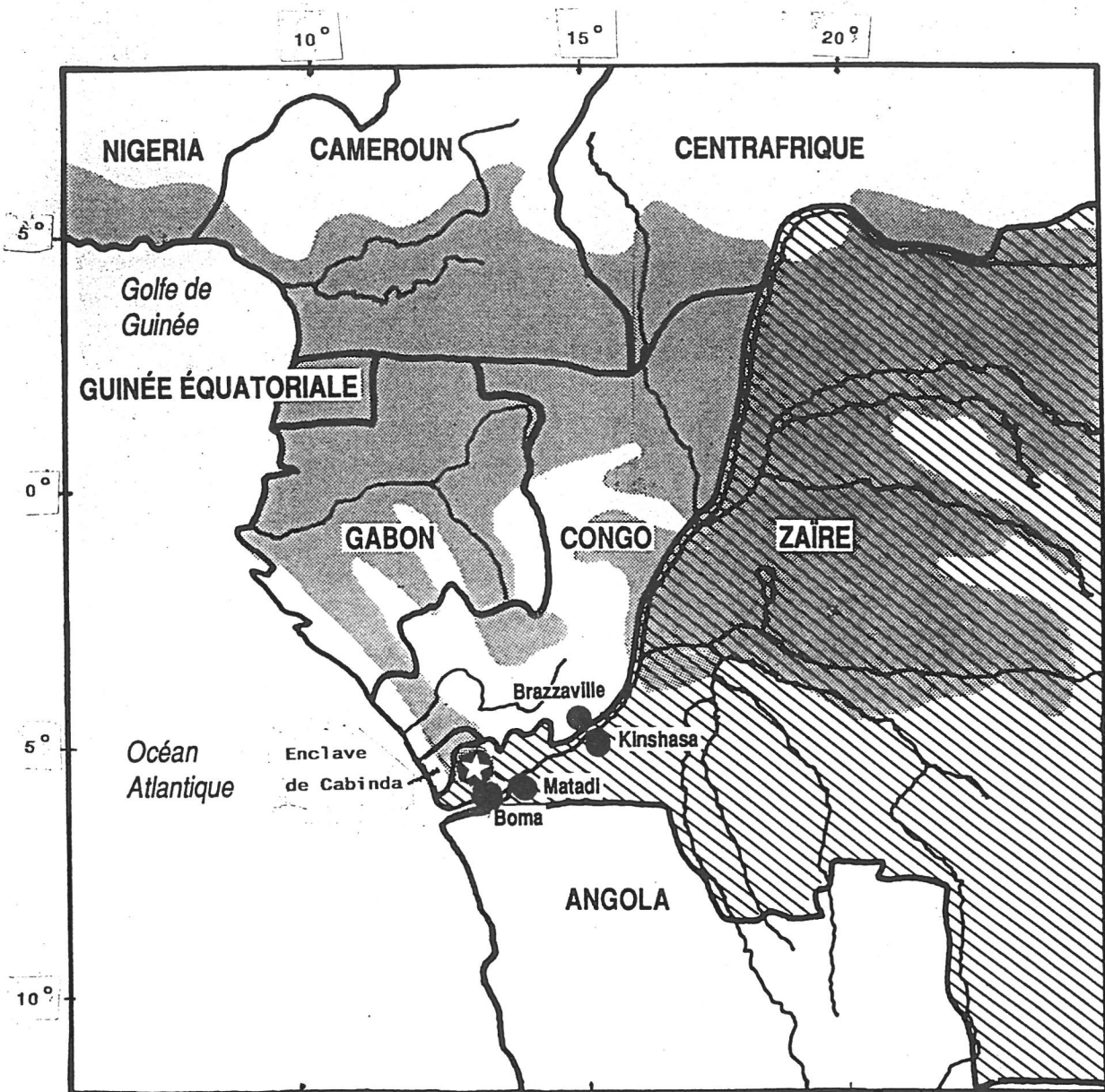
"Mayombe", pluriel de "Kiyombe", signifie "les forêts". Les forêts du Mayombe se situent à la pointe extrême-sud du massif forestier guinéo-congolais dont le site de Luki constitue la limite méridionale (WILTEN, 1955). Avec 14310 km<sup>2</sup> - soit 0,6 % du territoire national - le Mayombe représentait en 1969 seulement 1,4 % de la surface forestière totale du Zaïre mais 70 % du volume national de l'exploitation forestière ! Ceci s'explique par une situation privilégiée à quelques dizaines de kilomètres seulement du port de Boma (Fig.1). L'écrémage de la forêt se traduisant par une baisse de cubage des essences recherchées, quelques chiffres suffisent pour exprimer l'épuisement de ces forêts: Le volume du Limba (*Terminalia superba*), l'espèce la plus exploitée, est passé de 153000 m<sup>3</sup> en 1966 à 35000 m<sup>3</sup> en 1980 (VANGU *et al.*, 1985). La production des 9 autres essences principales de classe I (Annexe I) a également subi une forte diminution alors que celle des essences secondaires de classe II (Annexe I) est restée stationnaire et que celle des essences complémentaires des classes III et IV a augmenté. Durant la même période, le nombre des entreprises d'exploitation forestière est passé de plus de 40 à 17 (VANGU *et al.*, 1982).

De 1961 à 1990, la population du Bas-Fleuve a globalement triplé. Aux alentours de la réserve, la population rurale a doublé ou

---

SPIAF: Service Permanent d'Inventaire et d'Aménagement Forestiers





**LEGENDE**





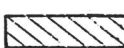
	Forêt guinéo-congolaise
	Forêt du Mayombe-Zaïre
	Centre urbain
	Limite d'Etat
	Zaïre

FIGURE 1. LOCALISATION DE LA FORET DU MAYOMBE AU ZAIRE A LA POINTE EXTREME MERIDIONALE DU MASSIF FORESTIER GUINEO-CONGOLAIS  
D'après PENDJE et BAYA, 1992.

triplé (celle du groupement de Kungu-Yalala, par exemple, est passée de 2208 à 4431 habitants, celle de Sumba-Kituti, de 1092 à 3001. Dans le même intervalle, la population des centres ruraux a plus que triplé. Le record est battu par Kinzau-Mvuete qui a vu sa population multipliée par 15 ! (1961: 700 habitants, 1990: 11500) (PENDJE et BAYA, 1992). L'agriculture restant l'activité principale, cet accroissement de population entraîne l'intensification des pressions exercées sur la forêt, pressions liées aux besoins en terres agricoles, bois de chauffe et charbon de bois.

La réserve de Luki, site principal de notre étude, couvre près de 33000 ha. Elle fut créée en 1935, au sud du bloc forestier du Mayombe, par l'INEAC (1) - actuellement INERA (2) - Un programme de recherches y donna lieu dès 1941 à des expériences sylvicoles et agro-sylvicoles (HUMBLET, 1946; DONIS, 1948; MAUDOUX, 1954). L' "Uniformisation par le Haut" visait à enrichir la forêt naturelle en essences précieuses (Annexe II) en favorisant ces dernières par des opérations de délianage et en supprimant les arbres jugés inutiles par diverses techniques d'empoisonnement. L' "Uniformisation par le Bas" consistait à pratiquer une régénération artificielle de la forêt en y plantant, après une coupe à blanc préservant les bois précieux, des bananiers en intercalaire avec des bois précieux. Des reboisements en essences précieuses furent également réalisés dans quatre petites réserves forestières dont celle du Km 28 toutes situées dans la partie sud du bloc forestier du Mayombe-Zaïre (Fig.2). Au total, 15000 ha de peuplements artificiels ont ainsi remplacé la forêt préexistante. Ces divers programmes incluaient des recherches sur la phénologie et la germination mais ils furent interrompus lors de l'accession du pays à l'indépendance en 1960. Une mauvaise gestion des archives rend difficile l'exploitation des résultats.

---

(1) INEAC : Institut National d'Etudes Agronomiques du Congo.

(2) INERA : Institut National d'Etudes et de Recherches Agronomiques.

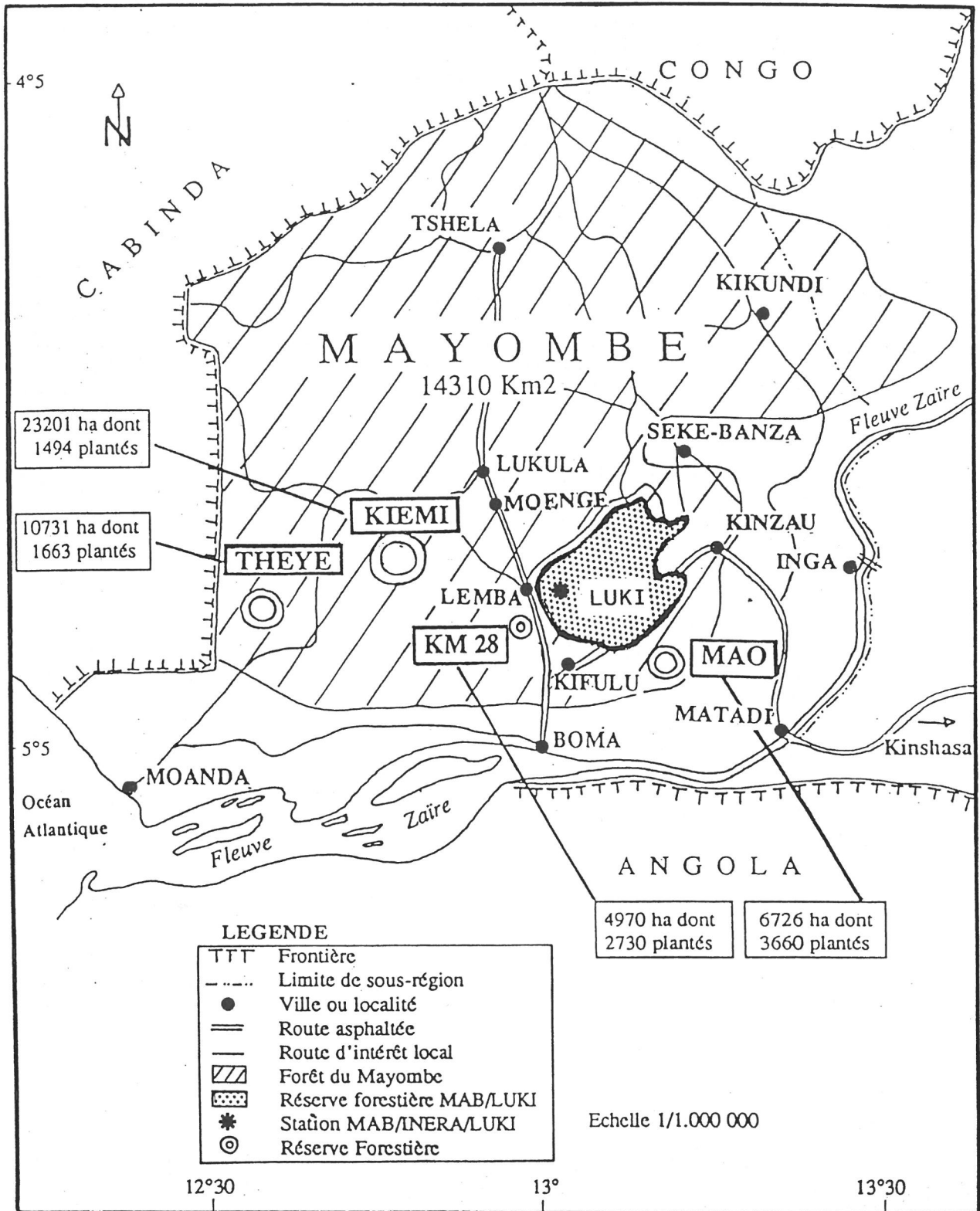


FIGURE 2. EXTENSION SPATIALE DE LA FORET DU MAYOMBE ET LOCALISATION DES RESERVES FORESTIERES  
 Source: *Le Zaire économique*, août 1983, complété par les données chiffrées du Département de l'Environnement et de la Conservation de la Nature, 1987. D'après PENDJE, 1989.

Après une longue période d'inertie un regain d'intérêt vit le jour avec un double souci de protection et de production. La réserve de Luki appartient depuis 1979 au réseau des réserves de biosphère du programme MAB(1) de l'UNESCO. Cependant elle n'a fait l'objet que de rares publications (LUBINI, 1984; MUTAMBWE, 1984, 1991). Quelques travaux de fin d'études universitaires ont été réalisés sur le limba (KANU-MBIZI, 1972; MUSANGU, 1973; NGOMA, 1978; VANGU, 1978). Un inventaire forestier du Bas-Zaïre a été effectué (VANGU *et al.*, 1982). En 1984 eut lieu à Kinshasa un premier symposium national sur la forêt. Un fond de reconstitution du capital forestier a également été créé. Le plan d'aménagement forestier du Bas-Fleuve (VANGU *et al.*, 1985) prévoyait de réhabiliter 73000 ha de réserves et 400000 ha de forêt de production. Il préconisait un plan quinquennal de reboisement à raison de 1000 ha par an dont 800 ha en Limba et 200 ha en autres essences de classe 1. Il recommandait également l'acquisition de connaissances sur cette forêt en vue de la révision de ce plan.

C'est dans ce contexte général que nous avons entrepris nos recherches. Elles se sont concrétisées par un mémoire de DEA (PENDJE, 1989) dans lequel sont étudiées deux plantations de bois d'oeuvre, le limba: *Terminalia superba* Engl. et Diels et le bilinga: *Nauclea diderrichii* (De Wild.) Merrill.

Ce travail a fait apparaître un certain nombre de problèmes relatifs aux reboisements en forêt du Mayombe, parmi lesquels: le coût du reboisement et le choix des essences. S'il est vrai que la substitution d'un écosystème artificiel à la forêt naturelle augmente considérablement la productivité de celle-ci, elle nécessite cependant des investissements lourds pour un pays pauvre. A ce problème économique s'ajoute la question du choix des essences de reboisement. En effet, des lacunes subsistent

---

(1) MAB: Man and Biosphere

concernant la biologie et le tempérament des arbres à bois d'oeuvre ainsi que leur comportement par rapport aux conditions du milieu.

En sylviculture, "on n'est pas encore capable d'assurer une bonne régénération naturelle après les coupes. Il faudrait pour cela connaître la phénologie de la floraison et de la fructification, les processus et conditions de germination et d'implantation des semis ainsi que les modalités de croissance des espèces intéressantes" (FOURNIER ET SASSON, 1983). D'autre part le rôle des agents de dispersion est encore peu connu à ce jour, les études zoologiques permettant rarement de connaître le devenir des graines déplacées par les animaux et les études démographiques des populations végétales permettant rarement de savoir quel est l'animal responsable de l'efficacité de la dispersion des graines. C'est ainsi que, HOWE et EASTABROOK (1977) soulignent la nécessité d'études détaillées intégrant les données démographiques de la plante dans le cadre des études écologiques des consommateurs-disperseurs. Il est en effet indispensable de connaître la dynamique interne des forêts.

Il nous a donc semblé intéressant de mener, dans le cadre de cette thèse, une étude intégrée devant permettre de préciser les stratégies de régénération de quelques espèces d'arbres à valeur commerciale du Mayombe au Zaïre ainsi que les processus biologiques et pressions écologiques qui régissent la production et la dissémination de leurs diaspores et l'établissement, la survie et la croissance de leurs plantules et jeunes stades, tout en captant le plus possible l'hétérogénéité de la forêt.

Cette recherche vise à atteindre le triple but d'apporter, d'abord, des données utiles à la régénération artificielle de cette forêt de production, aujourd'hui menacée, d'aider, ensuite, à favoriser sa reconstitution naturelle - moins onéreuse - et, enfin, de contribuer à la sauvegarde de sa biodiversité.

Ce travail de recherche semblait pouvoir s'insérer dans un projet plus vaste de mise en valeur de la forêt du Mayombe et de renforcement de la protection de la réserve de Luki, projet suspendu suite aux perturbations politiques survenues au Zaïre en 1991.

Travail réalisé dans l'isolement et dans des conditions difficiles, pour essayer de "dégrossir" la question.

Travail dans une forêt de plus en plus sollicitée par les hommes et donc secondarisée, mais vierge de toute étude et donc de toute publication scientifique récente.

Travail incomplet, appelant des études complémentaires pour mieux cerner de plus complètes données de terrain relatives à la dynamique forestière du Mayombe et aux stratégies de régénération de ses arbres, permettant de jeter les bases nécessaires à la gestion et à l'aménagement de cette forêt.

Devant l'ampleur de la tâche des choix - forcément restrictifs - s'imposaient: restrictions numériques et restrictions spatiales.

#### Restrictions numériques

Face à la richesse floristique de la forêt du Mayombe et face à l'absence de recherches s'y reportant, comment nous résoudre à restreindre notre choix à une ou deux espèces seulement pour cerner les stratégies utilisées par les arbres pour leur régénération ? Un tel choix présenterait l'avantage du grand nombre d'individus étudiés au sein de l'espèce retenue, elle-même étudiée à grande échelle, et permettrait sans doute la quantification des données et l'établissement de relations mathématiques, voire la modélisation. Mais ce choix aurait l'inconvénient - majeur à nos yeux - de n'illustrer qu'un aspect des diverses adaptations biologiques des arbres.

C'est pourquoi nous avons privilégié l'étude d'un plus grand nombre d'espèces (neuf), quitte à devoir limiter le nombre d'individus étudiés par espèce, et opté pour une recherche qui se veut plus qualitative que quantitative.

Les espèces retenues présentent toutes un même type biologique puisqu'il s'agit de grands arbres de la voûte forestière ou d'émergents. Tous bois d'oeuvre, ils sont choisis de façon à présenter différents types morphologiques de fruits pour permettre de comprendre divers modes de dissémination et processus de régénération.

### Restrictions spatiales

Au Mayombe l'accès des terres nécessite l'autorisation préalable des chefs coutumiers. De plus, la pression agricole y est très forte si bien qu'une parcelle de forêt en début d'étude peut être transformée en champ l'année suivante, les étiquettes ou trappes sont arrachées etc. Si ces difficultés n'ont pu être totalement supprimées en choisissant pour site principal d'étude une réserve du moins ont-elles été grandement diminuées.

La réserve de Luki s'inscrit dans un carré de 30 km de côté; les chemins forestiers y sont souvent pentus, glissants, encombrés de chablis, les ponts impraticables. C'est pourquoi dans un souci d'accessibilité des parcelles d'étude en 2 ou 3 heures de marche nous avons dû restreindre notre champ d'action à un rayon de 15 km de la station MAB/INERA/Luki ce qui écarte en grande partie l'aire centrale de la réserve, en principe la mieux préservée.

Pour recueillir les compléments d'information relatifs à l'étude de trois espèces d'arbres, il s'est avéré nécessaire de prospecter également dans la réserve forestière du "Km 28" ainsi que sur les terres de Moenge situées à plus de trente kilomètres mais accessibles en voiture.

### Restrictions involontaires d'ordre temporel

La planification initiale de notre programme de recherche prévoyait la collecte des données de terrain en 2 ans et demi, soit d'octobre 1989 à mars 1992. En fait, ce programme a dû être modifié puisque, à la suite des événements politiques survenus en septembre 1991, il ne nous a pas été possible de nous rendre sur le terrain entre septembre 1991 et mars 1992. Toutefois une dernière récolte de données a pu être effectuée en mars 1992. Cette perturbation nous a fait manquer une saison de production de diaspores et a pour principale conséquence la sous-exploitation du dispositif mis en place. Bien qu'incomplètes les données recueillies sont cependant suffisantes pour conduire à des conclusions qualitatives.

### Elargissement du sujet

Certains arbres étant à dissémination zoochore, il s'est avéré nécessaire d'acquérir un minimum de connaissances sur la faune frugivore de la réserve. Nous avons ainsi élargi le champ de nos investigations de façon à disposer d'un aperçu sur les mammifères et les grands oiseaux frugivores ainsi que sur les principaux arbres zoochores de la réserve.



## CHAPITRE I

### PROBLEMATIQUE ET METHODES

## **1. LA PROBLEMATIQUE**

La dynamique forestière repose essentiellement sur la régénération naturelle qui assure le renouvellement des individus et la pérennité des espèces au sein de l'écosystème. La régénération naturelle est définie par ROLLET (1969) comme étant l'ensemble des processus par lesquels la forêt se reproduit naturellement. Elle dépend de la production des fruits, de la dissémination des graines ainsi que du devenir de celles-ci: établissement des plantules, survie et croissance des jeunes stades.

### **1.1. La production des fruits**

Le fruit est le gynécée mature. Il comprend l'ovaire mûr incluant l'embryon, les réserves nutritives (albumen) et souvent d'autres tissus parentaux. Aux caractères du gynécée s'ajoutent les caractères acquis au cours de la maturation (phase de développement du fruit) comme l'induration des téguments, la xérochasia, la déhiscence, les appendices, la pulpe et sa coloration ... On appellera le parenchyme succulent "pulpe" s'il présente des cellules désunies et "tissu charnu" s'il présente des cellules non dissociées. La couleur sera "vive" si elle tranche avec le milieu et "terne" si elle se confond avec lui.

La production des fruits ou des organes de dissémination est appelée fructification par GATIN (1924) cité par HECKETSWEILER (1992). Ce dernier récapitule les différents sens (restreints ou larges) donnés à ce mot:

- stade correspondant à la mise à fruits ou nouaison
- ensemble de fruits ayant effectivement atteint leur maturité
- période allant de la nouaison à la maturité du dernier fruit
- période correspondant à la maturation des fruits
- période allant du premier au dernier fruit mûr observé.

Dans la plupart des études phénologiques, le terme fructification signifie production de fruits mûrs. Le pic de fructification d'une espèce signifie alors le moment où le plus grand nombre d'individus se trouve en fruits mûrs.

La maturité du fruit se définit comme étant le stade ultime de son évolution morphologique et physiologique. L'état de maturité des fruits est jugé à la capacité des graines d'être disséminées (FOSTER, 1973; HILTY, 1980; SABATIER, 1983) ainsi qu'à leur pouvoir germinatif (SABATIER, 1983). Mais, pour HECKETSWEILER (1992), la capacité de germination des graines comme repère du stade mature n'est pas un critère fiable car elle peut varier avec l'établissement ou la levée d'une dormance (COME, 1970; NG, 1980). Nous considérerons avec cet auteur qu'un fruit est généralement mûr lorsqu'il y a dissémination - pour les espèces anémochores et autochores - ou consommation - pour les espèces zoochores - Cependant il existe des exceptions à ce cas général. C'est ainsi que, par exemple, les samares mûres de *Terminalia superba* restent sur l'arbre durant plusieurs semaines sans être disséminées. La fructification, très étalée, montre que d'autres facteurs peuvent intervenir tels que le degré hydrométrique de l'air, l'exposition des samares au vent, la présence de vents forts favorisant l'abscission des samares etc. L'état de maturité se traduit souvent par un changement de couleur ce qui constitue un critère pratique sur le terrain.

L'avortement des fleurs nouées, puis des fruits immatures, limite les productions. STEPHENSON (1984) cité par HEICKETSWEILER (1992) montre que l'avortement est un système intégré au processus de la reproduction et qu'il assure la régulation de la quantité de fruits produits ainsi que la qualité génétique des diaspores.

### ***La phénologie de la fructification***

La phénologie est l'étude de la périodicité des principaux événements biologiques de l'espèce. Le cycle végétatif est caractérisé par les phénophases feuillée et défeuillée, la feuillaison ou foliaison étant la mise en place de nouvelles feuilles. La foliation désigne plus précisément le débourrement et la défoliation, l'effeuillaison (HECKETSWEILER, 1992).

Le cycle reproducteur débute par la floraison et s'achève par la production de fruits mûrs ou fructification. La durée des fructifications est en moyenne plus longue que celle des floraisons (SABATIER, 1983). La maturation différentielle des fruits d'une même production et la variabilité des délais de maturation - en fonction du type de fruit, de la quantité de fruits produits et du mode de dissémination - seraient responsables de l'étalement des fructifications (HECKETSWEILER, 1992).

Les études phénologiques montrent qu'il existe une grande difficulté à distinguer entre les réponses phénologiques induites par la plante elle-même et celles induites par son environnement. En effet, le comportement phénologique est subordonné à des facteurs climatiques (FRANKIE *et al.* 1974; NG, 1979; HILTY, 1980; TROCHAIN, 1980; PUIG, 1981; SABATIER et PUIG, 1983) mais la réponse à ces stimuli exogènes semble dépendre d'un rythme interne (horloge interne) (MEDWAY, 1972; QUEIROZ, 1981). Les rythmes endogènes eux-mêmes pourraient être régulés par des éléments extérieurs à l'organisme. C'est ainsi que LOUBRY (com. pers.) émet l'hypothèse d'un rythme endogène photosensible régulé par un signal photopériodique. Par ailleurs, une forte perturbation du site forestier semble pouvoir modifier le rythme de floraison-fructification en faveur d'une périodicité annuelle (JANZEN, 1978; VAN SHAIK (1986) dans HECKETSWEILER, 1992).

Le rythme des phénophases peut être individuel comme c'est le cas par exemple pour la défoliation de *Peltophorum pterocarpum* (NG, 1980) ou la floraison-fructification de *Couma guyanensis* et de *Parkia nitida* (LOUBRY, com. pers.). Il peut, au contraire, être collectif (floraison-fructification de *Vouacapoua americana* et de *Dicorynia guyanensis*) (LOUBRY, com. pers.); tous les individus d'une même espèce ont alors une périodicité comparable. En ce qui concerne la floraison-fructification, la prédominance d'un rythme propre à l'espèce a été citée par de nombreux auteurs dont MC CLURE (1966), HLADIK et HLADIK (1969), CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), MILTON *et al.* (1982).

Les comportements individuels au sein de l'espèce peuvent être synchrones (SMYTHE, 1970; FOSTER, 1973; MILTON *et al.*, 1982; SABATIER, 1983). Mais on trouve aussi de nombreux cas de fructification asynchrone pour une même espèce (VANDERMEER, 1974; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; GAUTIER-HION *et al.* 1985 b).

Plusieurs modèles phénologiques ont été proposés:

CORNER (1951) sépare les espèces à floraison-fructification continue des espèces à floraison-fructification discontinue. CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) distinguent les espèces à cycles réguliers (annuels), cycles irréguliers, fructification étalée ou cycles asynchrones individuels. SABATIER et PUIG (1983) classent les espèces selon le rythme des floraison-fructification qui peuvent être continues, discontinues annuelles régulières, semestrielles régulières, biennales régulières ou encore discontinues irrégulières. HECKETSWEILER (1992), en forêt gabonaise, note trois comportements de floraison: apériodique (floraison continue), épisodique (pouvant se produire ou non à une période donnée) ou périodique (rythme régulier). LOUBRY (com. pers.), en forêt guyanaise, distingue également trois catégories en ce qui concerne la périodicité de floraison:

- une période de floraison à tout moment de l'année
- une période de floraison inférieure à l'année (exemple *Virola*)
- une période de floraison inférieure à trois mois; c'est le cas le plus fréquent en Guyane.

La diversité des comportements à l'échelle intra- et interspécifique implique l'existence d'un continuum phénologique (NEWSTROM *et al.* cités par HECKETSWEILER, 1992).

### ***La saisonnalité de la fructification***

La saisonnalité est un concept complémentaire à celui de la phénologie car il se situe à l'échelle d'une population. Il y a saisonnalité au sein d'une biocénose quand la fréquence d'un

événement biologique présente à une période du cycle annuel (saison) des valeurs significativement différentes de celles du reste de l'année. La notion de saisonnalité de la fructification n'implique pas nécessairement que cette dernière ait lieu chaque année d'une façon constante à une époque précise. Le caractère saisonnier ou non de la phénologie, ainsi que la répartition temporelle des productions, ont fait l'objet de recherches.

#### Saisonnalité et climat

La plupart des travaux confirment, même sous climats constants, l'existence de rythmes saisonniers. Floraisons et fructifications se produisent à des moments privilégiés de l'année et atteignent des maxima, soit en saison sèche, soit en saison des pluies.

Il ressort des études de SMYTHE (1970) et de FOSTER (1977 a) que les espèces anémochores fructifient en saison sèche. Il en est également ainsi pour FRANKIE, BAKER et OPLER (1974, 1980) au Costa Rica, pour HLADIK et HLADIK (1969) au Panama, pour CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) en Guyane, pour JACKSON (1981) au Brésil. Les espèces zoochores au contraire produisent les fruits pendant les mois les plus humides de l'année dans ces mêmes sites (FRANKIE, BAKER et OPLER, 1974; HILTY, 1980). Pour SABATIER (1983, 1985) la saisonnalité de la fructification de l'ensemble des espèces observées présente un synchronisme avec les phases climatiques: à des saisons bien tranchées correspond un pic de fructification en saison sèche, à des saisons peu marquées correspondent des fructifications plus équitablement réparties avec un maximum en saison pluvieuse. Sous climat intermédiaire les fructifications sont plus ou moins saisonnières. Les grands arbres ont une saisonnalité marquée (SABATIER, 1983) alors que les arbustes ont une fructification étalée (FRANKIE, BAKER et OPLER, 1974; GENTRY, 1982, 1983; HILTY, 1980; JACKSON, 1981).

En forêt sèche, la fructification des arbres se traduit par des courbes variées: bimodales, en pic ou irrégulières (HOWE et VANDE KERKHOVE, 1979) alors qu'en forêt humide elle se traduit le plus souvent par une courbe en cloche (SABATIER, 1983).

### Saisonnalité et dispersion des diaspores

Selon l'hypothèse de STEPHENSON (1980) les arbres tropicaux régleraient leur production de fruits de façon à maximiser la dispersion. La répartition des productions dans le temps et dans l'espace limiterait la quantité disponible et pourrait ainsi rendre inaccessible, pour des consommateurs ayant de gros besoins énergétiques, certaines productions trop étalées ou dispersées.

Selon l'hypothèse de SMYTHE (1970) les pressions sélectives d'origine biotique s'exerceraient différemment sur les espèces à petites ou grosses graines ce qui conduirait à des comportements saisonniers différents. La saisonnalité serait plus marquée pour les espèces à grosses graines (SMYTHE, 1970; FOSTER, 1973; HILTY, 1980). Mais ceci est sujet à controverse (ALEXANDRE, 1980; HILTY, 1980). JANZEN (1969) et SNOW (1965) pensent que les espèces à grosses graines, plus sensibles à l'action des prédateurs, tendent vers un comportement de satiation c'est-à-dire vers une synchronisation de leurs productions alors que chez les espèces à petites graines, moins sensibles à l'action des prédateurs et zoochores pour la plupart, une pression sélective s'exercerait en faveur d'une continuité des ressources alimentaires des frugivores. Il y aura tendance à l'étalement des productions au niveau plurispécifique.

De fait plusieurs auteurs ont montré que les productions intéressant une catégorie de disséminateurs sont souvent échelonnées sur un cycle annuel avec un minimum de chevauchements ou de lacunes. Ce comportement de relais est signalé par SNOW (1966) et HILTY (1980) chez les Melastomaceae, par THERY (1990) pour les Melastomaceae et le genre *Psychotria* en Guyane et par SABATIER (1983) chez les Chrysobalanaceae de Guyane. CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) observent de tels relais entre espèces de taxons différents mais dont les fruits ont des caractéristiques communes: relais des productions à fruits sucrés et relais des productions à fruits gras.

A l'inverse d'autres auteurs insistent sur l'aspect synchrone des productions de plusieurs espèces. JANZEN (1974) appelle "mast fruiting" la production en masse observée chez les Dipterocarpaceae asiatiques. Celle-ci saturerait la capacité de destruction par les prédateurs et permettrait un taux de survie optimum. CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) montrent pour *Inga* que les rares productions désynchronisées sont entièrement détruites par les rongeurs alors que les productions des individus synchrones ont beaucoup moins à souffrir. Un isolement dans l'espace fournit aussi une certaine protection contre les prédateurs (VANDERMEER, 1974). Il existerait donc des comportements spécifiques en fonction de la densité des individus en fruits. Pour SABATIER (1983) c'est la catégorie "abondance moyenne" (des individus en fruits) qui est la plus saisonnière. Il explique cela par un processus évolutif en fonction des pressions sélectives exercées par les espèces prédatrices généralistes induisant plus ou moins intensément un regroupement des productions plurispécifiques. Ce phénomène minimise la pression exercée par les prédateurs.

Il apparaît donc que les facteurs de la saisonnalité sont multiples, d'ordre climatique et d'ordre biotique comme l'ont montré DAUBENMIRE (1972), PREVOST et PUIG (1981) en ce qui concerne les phénomènes végétatifs et SABATIER (1983, 1985) en ce qui concerne la floraison-fructification.

### ***Quantité et qualité des fruits produits***

Pour STEBBINS (1971) la probabilité pour une semence de trouver un milieu favorable est en partie fonction du nombre de semences produites. HUBBELL (1980) montre que ce nombre joue un rôle primordial dans l'allure de la courbe de recrutement. Selon SABATIER (1983) la fonction biologique des fruits est double et consiste en la protection et en la dissémination des unités de régénération. La dimension du fruit dépend de celle des graines mais aussi de ce que la plante investit en structure de



protection (épaisseur ou induration des enveloppes, substances toxiques ou irritantes) ou de dissémination (pulpe, appendices). STEBBINS (1971) conclut à un antagonisme entre la grande taille et le nombre de diaspores produites, la limite étant la capacité de production de la plante. A ce sujet JANZEN (1967) parle de compromis. Il s'avère donc important de connaître la capacité de production d'une espèce pour une bonne compréhension de la stratégie qu'elle utilise afin de maintenir son équilibre démographique.

D'autre part il semble exister une dichotomie entre les fruits riches en lipides et en protides, consommés seulement par quelques frugivores spécialistes, et les fruits sucrés consommés par un grand nombre d'oiseaux et de mammifères (HOWE et SMALLWOOD, 1982). Une dispersion efficace serait corrélée à la qualité des fruits. Quantité et qualité des fruits sont toutes deux influencées par des différences génétiques PAUL (1978) dans HOWE et SMALLWOOD (1982) et sont par conséquent sujettes à la sélection naturelle. La sélection agirait sur des différences quant à la qualité nutritive de la pulpe et quant à la proportion pulpe consommable / graine non consommable (HOWE et SMALLWOOD, 1982). HERRERA (1982) fait remarquer que les tendances évolutives des plantes ont favorisé la protection des graines et la survie des plantules. CORNER (1949) et VAN DER PIJL (1972) admettent pour point de départ de l'évolution des fruits la coadaptation entre plantes et animaux frugivores disséminateurs de graines.

#### Les stratégies adaptatives proposées

Les travaux des divers auteurs portent surtout sur les arbres avichores (dispersion assurée par les oiseaux) et cheiroptérochores (dispersion assurée par les chauve-souris).

Selon SNOW (1971) les stratégies adaptatives interspécifiques concernant la morphologie et la valeur nutritive des fruits seraient destinées à attirer le plus grand nombre et la plus grande variété de disperseurs possibles et traduiraient la compétition des espèces.

MC KEY (1975) définit deux stratégies concurrentes:

- "The low investment model" : la plante investit peu dans les graines et les fruits mais se sert de grosses productions pour attirer une variété d'oiseaux opportunistes utilisant une nourriture superabondante mais peu nutritive.
- "The high investment model" : L'arbre limite la production des fruits à grosses graines et à pulpe riche et limite ainsi la dispersion à des frugivores spécialistes utilisant une nourriture peu abondante mais exceptionnellement riche.

Au sens de MC KEY (1975) l'espèce frugivore "spécialiste" ne dépend que des fruits pour ses besoins alimentaires en protéines et en lipides. HOWE et ESTABROOK (1977) étendent cette notion aux espèces dont l'ensemble de l'alimentation dépend des fruits et qui n'endommagent pas les graines. MC KEY (1975) et HOWE (1977) définissent les "opportunistes" comme des espèces ne dépendant pas uniquement des fruits et qui parfois endommagent les graines qu'elles disséminent. HOWE et ESTABROOK (1977) ajoutent que les arbres à bas investissement produisent une grande abondance de fruits en pic pour attirer le plus grand nombre et la plus grande variété de visiteurs opportunistes possibles (stratégie opportuniste) alors que les arbres à haut investissement étalent leur saison de production pour éviter la satiété d'un petit nombre de spécialistes (stratégie spécialiste).

#### Un concept équivoque: l'importance de la production détermine l'efficacité de la dispersion

Si le nombre de graines consommées est directement relié à l'importance de la production pour quelques espèces tropicales et tempérées (HOWE, 1977, 1981; HOWE et DE STEVEN, 1979; HOWE et VANDE KERKHOVE, 1981; STAPANIAN, 1982) et si la richesse du cortège de consommateurs augmente effectivement avec la taille de la récolte chez *Casearia corymbosa* muni d'un arille oléagineux, il n'en est pas de même pour tous les arbres.

En effet, une telle corrélation n'existe pas par exemple pour les fruits oléagineux de *Virola surinamensis* et de *Virola sebifera* (HOWE et VANDE KERKHOVE, 1981; HOWE 1981). Il existe d'autres exemples de relations de mutualisme qui n'entrent pas dans le cadre défini par MC KEY (MC DIARMID et al., 1977; GREENBERG, 1981). Les modèles de MC KEY (1975) et de HOWE (1977) tiennent essentiellement compte de l'énergie investie par le végétal au niveau de chaque unité de dissémination, mais il faudrait tenir compte également de l'accessibilité aux pulpes ou graines (HOWE 1979) et de la taille des unités de dissémination qui conditionnera le disséminateur efficace (CHARLE-DOMINIQUE et al. 1981). SABATIER (1983) présente 4 cas possibles (Fig.3) : accessibilité faible, investissement élevé (1) (cas de *Virola* sp); accessibilité aisée, investissement limité (cas de *Cecropia*) entraînant des adaptations particulières des frugivores avec un cas extrême (2): accessibilité très aisée et investissement très faible. Quand accessibilité et investissement sont tous deux élevés (3) alors le cortège de consommateurs est important et aucune adaptation particulière n'est requise (cas de *Dipteryx panamensis*) (MC DIARMID et al., 1977). Enfin, lorsque accessibilité et investissement sont faibles (4) la frugivorie n'est pas possible.

Pour GIVNISH (1980) et BAWA (1980), le concept selon lequel l'importance de la production influence le succès de la dispersion est pour le moins équivoque.

Des comparaisons interspécifiques montrent en effet que l'importance de la consommation est indépendante de la production pour les arbres à haut investissement et qu'une plus grande fraction de fruits est prise sur des productions de taille intermédiaire que sur de petites productions difficiles à localiser ou sur de grandes productions qui apportent la satiété aux consommateurs (HOWE et SMALLWOOD, 1982). Les arbres à bas investissement ne montrent pas une telle relation. C'est le cas de *Guarea glabra* par exemple (HOWE et DE STEVEN, 1979).

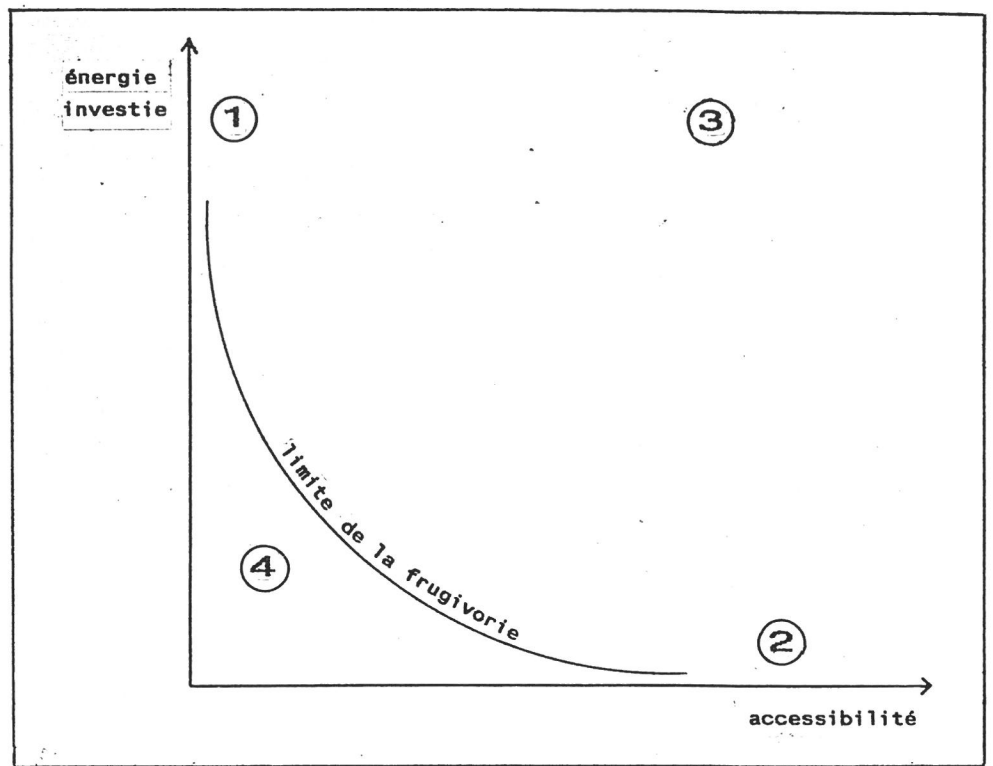


FIGURE 3.

GRAPHE THEORIQUE CORRESPONDANT AUX DIVERSES SITUATIONS POUVANT ETRE RENCONTREES DANS LES RELATIONS DE MUTUALISME EN FONCTION DE L'ACCESSIBILITE ET DE L'ENERGIE INVESTIE DANS LE FRUIT D'après SABATIER, 1983.

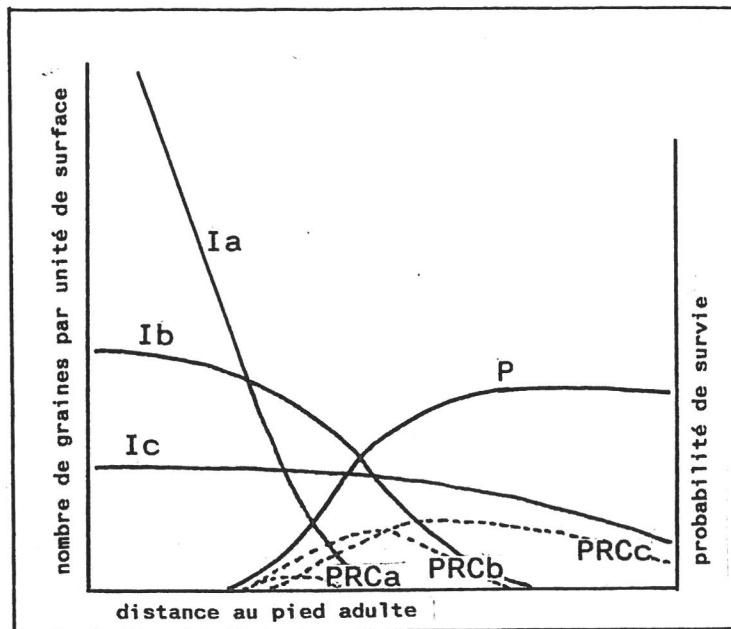


FIGURE 4.

EFFET DE L'EFFICACITE DE LA DISSEMINATION SUR LA COURBE DE RECRUTEMENT D'après JANZEN, 1970.

I : densité des graines au sol  
P : probabilité de survie  
PRC : probabilité de recrutement  
a, b, c : agents de dissémination

Pour *Tetragastris panamensis* on note une faible tendance des arbres de taille moyenne à disperser une plus grande proportion de graines que d'autres (HOWE, 1980). Il existe également des variations intraspécifiques: les arilles de différents arbres de la même espèce varient en poids et contenu énergétique (SNOW, 1962; WHITE, 1974) et la proportion arille /graine varie de 0,32 à 0,60 (HOWE et SMALLWOOD, 1982), mais elles sont sans relation avec la capacité de dispersion.

## **1.2. La dissémination des diaspores**

La dissémination est le départ des diaspores depuis l'arbre parental. La diaspore est l'unité de dissémination: fruit ou graine c'est-à-dire la plus petite partie se séparant de l'arbre et contenant une ou plusieurs unités de régénération (SABATIER, 1983), l'unité de régénération étant la plus petite partie capable de donner un nouvel individu. Pour HARPER (1955) la probabilité pour une diaspore de trouver un milieu favorable est d'autant plus élevée que la dissémination est efficace.

### *Les syndromes de dispersion*

Les diaspores présentent des adaptations à différents modes de dispersion. C'est ainsi que le syndrome d'hydrochorie se traduit par un tégument imperméable, une faible densité de la graine, un système de flottaison, le syndrome d'autochorie par une déhiscence explosive du fruit, le syndrome d'anémochorie par la taille réduite des graines, un rapport élevé surface/poids et/ou des structures ailées ou plumeuses. Enfin le syndrome de zoochorie (transport par les vertébrés ou par les fourmis) se traduit par diverses modifications telles que: arille, pulpe, tissu charnu, dispositif d'accrochage, attractivité chimique.

En ce qui concerne la distribution géographique des syndromes de dispersion la prédominance de la zoochorie est reconnue en

forêt tropicale humide : FRANKIE *et al.* (1974) en Amérique centrale, CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) et SABATIER (1983) en Guyane, HILTY (1980) en Colombie, MC CLURE (1966) et MEDWAY (1972) en Malaisie. ALEXANDRE (1980) cite pour la forêt de Taï, en Côte d'Ivoire, 76% d'espèces zoochores, GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) 68 % pour la forêt de Makokou, au Gabon, et LUBINI (1990) estime à 59,4% les espèces zoochores de la forêt de la Tshuapa au Zaïre et à 53,4% celles de la forêt de Luki, notre site d'étude. Les arbres produisant des fruits pulpeux adaptés à la consommation par les oiseaux et les mammifères constituent donc de 50 à plus de 75% des espèces ligneuses en forêt tropicale. Les espèces anémochores sont communes dans les habitats secs et les espèces zoochores sont fréquentes dans les habitats humides (HOWE et SMALLWOOD, 1982; DAUBENMIRE, 1972; GENTRY, 1982). FRANKIE *et al.* (1974) au Costa Rica enregistrent 8,5% d'arbres anémochores en forêt humide contre 30 % en forêt sèche; ALEXANDRE (1980) dénombre 18% d'arbres anémochores en forêt humide de Côte d'Ivoire, LUBINI (1990) 25,7% en forêt du Mayombe au Zaïre; KEAY (1957) dans une forêt perturbée au Nigeria relève 56,25% d'arbres anémochores. En milieu forestier le mode de dissémination anémochore est pratiquement limité aux espèces de la voûte (KEAY, 1957; SABATIER, 1983).

Les arbres zoochores présentent des différences interspécifiques notables quant aux mécanismes de la dispersion de leurs diaspores (JANZEN, 1976; BAKER *et al.*, 1983). Il est généralement reconnu que les différences en nombre, taille, morphologie et qualité nutritive des fruits influencent le choix des frugivores (HOWE et SMALLWOOD, 1982). Ces caractéristiques sont considérées comme des adaptations des plantes à la dissémination de leurs diaspores, les caractères des fruits évoluant suite aux pressions sélectives exercées par le choix des frugivores. Ainsi, les espèces pionnières sont principalement dispersées par les oiseaux et les chauve-souris (PREVOST, 1983; de FORESTA *et al.*, 1984; CHARLES-DOMINIQUE, 1986) alors que les espèces de forêt primaire, dont les graines sont de taille supérieure, dépendent plus des

grands mammifères frugivores (FOSTER et JANSON, 1983). Les fruits difficiles à ouvrir ne sont accessibles qu'aux plus gros frugivores (HLADIK et HLADIK, 1969; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; GAUTIER-HION *et al.*, 1985 a). Les oiseaux n'accèdent qu'aux pulpes extériorisées des fruits à unité de dissémination petite ou moyenne ou aux pulpes molles et fragiles des gros fruits (SABATIER, 1983). Des relations étroites de mutualisme existent entre animaux et végétaux et il semblerait qu'il y ait "coadaptation" entre l'espèce productrice et les animaux consommateurs-disséminateurs (SNOW, 1971; MC KEY, 1975; HOWE et EASTABROOK, 1977; HOWE, 1984 a).

Certains auteurs plus nuancés font état d'une "coévolution diffuse" entre groupes d'espèces animales consommant des fruits voisins et groupes d'espèces végétales produisant des fruits du même type. Ces plantes attireraient sélectivement certains groupes de frugivores spécialistes, développant des adaptations particulières (détection des fruits mûrs, grande ouverture buccale, capacités digestives ...) et assurant une dissémination efficace des graines, comparativement aux frugivores généralistes ou destructeurs de graines (JANZEN, 1980; WHEELRIGHT et ORIANI, 1982; HERRERA, 1982, 1985; HOWE, 1984 b). GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) ajoutent que "plus le nombre d'espèces considérées est grand, plus les patterns spécifiques de fructification se diversifient et moins il devient évident de trouver des hypothèses explicatives convaincantes, relevant de la coadaptation".

Le syndrome correspondant à la consommation par les chiroptères a été défini par VAN DER PIJL (1957), celui correspondant à l'éléphant par ALEXANDRE (1977). GAUTIER-HION *et al.* (1985 a) opposent le syndrome éléphants-ruminants-rongeurs (fruit pulpeux, peu aqueux, de couleur terne, à une ou plusieurs graines bien protégées) au syndrome gros oiseaux-singes (fruit succulent, vivement coloré, aux graines peu ou pas protégées). JANSON (1983) montre que la couleur jaune ou verte est particulièrement répandue chez les fruits à enveloppe externe indurée et que

ceux-ci sont le plus souvent consommés par les primates. Selon les travaux de JULLIOT (1992), les préférences du singe hurleur (*Alouatta senilicus*) vont aux fruits à pulpe juteuse, de taille moyenne et de couleur jaune (30,8%) ou verte (24,2%). Enfin, un consommateur peut-être prédateur de graines et détruire ces dernières ou bien disséminateur de graines ou encore les deux à la fois (GAUTIER-HION *et al.*, 1985 a).

### ***Les hypothèses générales proposées***

Des travaux récents montrent les avantages de la dispersion pour les plantes. Plusieurs hypothèses générales ont été proposées mais il existe assez peu de faits empiriques pour les confirmer.

#### **"The Escape Hypothesis"**

On accepte généralement cette hypothèse selon laquelle les diaspores cherchent à échapper à la mortalité sévissant sous l'arbre parental. Elle a été proposée par JANZEN (1970) qui explique les équilibres des populations des espèces de forêt tropicale mature par la prédation des graines en fonction de la distance au pied producteur et par CONNELL (1971) qui aboutit aux mêmes conclusions en étudiant la survie des plantules. JANZEN observe une prédation de graines plus élevée près de l'arbre parental pour *Dioclea megacarpa* (1971 a) et pour *Cassia grandis* (1971 b); CONNELL (1971) une survie des plantules de *Planchonella sp* meilleure sous les arbres autres que conspécifiques.

Dans le modèle de JANZEN-CONNELL (Fig.4, p.26) la probabilité de survie augmente avec la distance au pied-porteur (courbe P). La densité des graines au sol (courbe I) diminue en fonction de cette distance, plus ou moins rapidement selon l'agent disséminateur (a, b ou c). La courbe de recrutement résulte de ces 2 courbes. La distance et l'intensité optimale de recrutement dépendent de l'efficacité de la dissémination (courbes PRCa, PRCb, PRCc).



Cette hypothèse a été renforcée par la suite par divers exemples, de pays tempérés ou tropicaux. Ainsi LEMEN (1981) constate, pour les plantules d'*Ulmus parvifolia*, une mortalité 580 fois plus élevée sous l'arbre parental que quelques mètres plus loin. HOWE et PRIMACK (1975) trouvent que les plantules de *Casearia corymbosa* au Costa Rica, 8 semaines après la dispersion des graines, survivent 3 fois plus nombreuses à 10-30 m du bord de la couronne que sous l'arbre-mère; ils attribuent cela à une herbivorie par les rongeurs plus grande sous l'arbre-mère. JANZEN et al. (1976) constatent des attaques pathogènes beaucoup plus élevées pour les graines d'*Andira inermis* perdues par la chauve-souris *Artibeus jamaicensis* sous l'arbre parental (60%) que sous le gîte de nourrissage (30%) ou que pour les graines déféquées par cette chauve-souris (10%). HARPER (1977) souligne également une compétition plus grande sous l'arbre parental. Plusieurs auteurs s'accordent ainsi pour dire que la dispersion des graines diminue la prédation qui s'exerce sur elle (STAPANIAN et SMITH, 1978; SALMONSON, 1978; CLARK et CLARK, 1981).

"The Colonization Hypothesis", selon HOWE et SMALLWOOD (1982), implique, d'une part, que les habitats changent avec le temps et, d'autre part, que les arbres parentaux ne peuvent assurer leur remplacement dans leur site. La dispersion donne à leurs semences la chance d'occuper un site favorable ou d'attendre dans le sol l'arrivée d'une perturbation propice à l'établissement et à la croissance des plantules (feu, chablis, glissement de terrain). RIDLEY (1930) observe que certaines diaspores sont plus aptes que d'autres à coloniser de nouveaux sites. Ces potentialités de colonisation sont-elles associées à des graines de petite taille adaptées à la dispersion alors qu'une grande taille correspondrait à une mobilité réduite et à une bonne compétitivité dans un habitat saturé ? C'est ce que soutiennent SALISBURY (1942) et WERNER (1976). HUBBELL (1979) ajoute que les grosses graines faiblement dispersées conduisent à un degré d'agrégation élevé des stades juvéniles et adultes. Cela semble être le cas pour *Eperua grandiflora* en Guyane (FORGET, 1988).

VAN STEENIS (1956) propose le modèle du nomadisme pour les espèces dites "pionnières" et oppose "nomad" à "dryad". Les espèces nomades ou temporaires sont liées à la présence de trouées dans la forêt. Elles assurent un couvert qui permet le développement des espèces dryades ou stationnaires. MANGENOT (1956) les dénomme "cicatricielles" et distingue entre les cicatricielles "éphémères" et "durables", ces dernières restant incluses dans la forêt régénérée sans pouvoir se régénérer elles-mêmes. HUTCHINSON (1951), quant à lui, appelle "fugitives" les espèces qui occupent des habitats temporaires, se reproduisent rapidement et sont ensuite surcimées par des espèces plus compétitives. BAKER (1974) et WILLIAMS (1975) dans HOWE et SMALLWOOD (1982) discutent le syndrome correspondant aux fugitives: vie courte, reproduction végétative vigoureuse, dormance des graines, germinations par intermittence, capacité d'autofécondation, graines adaptées à la dispersion. WEST, SHUGART et BOTKIN (1981) montrent que cette hypothèse s'applique également aux successions des communautés dans leur progression vers le climax. PLATT (1975, 1976) situe 7 espèces anémochores et 2 espèces dispersées par les écureuils le long d'un continuum de taille de graines et de durée de vie.

#### "The Directed Dispersal Hypothesis"

Elle s'applique à certaines espèces présentant des exigences particulières pour un milieu édaphique donné. La dispersion place les diaspores dans le microhabitat souhaitable. C'est le cas de certaines espèces myrmécophiles (DAVIDSON et MORTON, 1981).

Ces hypothèses ont principalement été élaborées à partir d'exemples zoochores. Pour ce qui est des espèces anémochores, BURROWS (1975), GREEN (1980), NORBERG (1973), AUGSPURGER et FRANSON (1987) ont montré comment le poids et les propriétés aérodynamiques déterminent la dispersion des diaspores. Les tests expérimentaux révèlent la prépondérance de la morphologie sur le poids (PLATT, 1977). Une diaspore anémochore est d'autant plus efficace que sa vitesse de chute est faible et qu'elle peut ainsi

se maintenir dans une masse d'air en mouvement. L'épifrondicarpie peut favoriser l'anémochorie (cas de *Dicorynia guianensis*, Caesalpinaceae) mais elle n'est pas obligatoire (cas de *Piptadenia suaveolens*, Mimosaceae); par contre la xérochasia est de règle chez les anémochores à fruits déhiscents (SABATIER, 1983).

### **1.3. Etablissement, survie et croissance des plantules**

Alors que la dissémination détermine le lieu d'implantation des plantules, l'établissement est le processus par lequel la graine en germination s'installe et mène une vie autonome en tant que plantule. La répartition spatiale des individus d'une espèce végétale selon le modèle de JANZEN (1970) et de CONNELL (1971) dépendrait essentiellement des facteurs liés à la densité de la population parentale alors que d'après le modèle de VAN STEENIS (1956) ce seraient les facteurs climatiques qui domineraient.

La répartition des individus pourrait donc dépendre de multiples facteurs: la densité des graines disséminées, leur probabilité de survie liée à la prédation, leur germination, la vigueur des plantules et leur survie et croissance ultérieures. De plus, les facteurs climatiques et microclimatiques peuvent intervenir à différents niveaux.

#### ***Mortalité des graines.***

##### Prédation, parasitisme et attaques pathogènes

D'un point de vue écologique, il est quelquefois difficile de distinguer entre prédation et parasitisme. JANZEN (1971) écrit à ce sujet: "Squirrels gather food to feed their young, bruchids put their young on the food". Nous pouvons considérer avec cet auteur que la larve de Bruchidae consommant une graine est un prédateur de graine et utiliser ce terme au sens large d'animal

consommateur de graines. La prédation inclut ainsi le parasitisme. JANZEN recense les prédateurs de graines; ce sont les insectes (Curculionidae, Bruchidae, Scolytidae, Formicidae, Pyralidae..), les oiseaux (8 familles) et les mammifères (rongeurs, Bovidae, Cervidae, Dasyproctidae, Suidae, Tayasuidae, nombreux primates).

Par ailleurs, il faut ajouter à l'action destructrice des prédateurs-consommateurs de graines, l'action synergique des agents pathogènes fongiques, responsables de la mortalité d'un grand nombre de graines et de plantules (AUGSPURGER, 1979, 1983, 1984; AUGSPURGER et KELLY, 1984).

JANZEN (1971) distingue entre deux types de prédation: "pre-dispersal and postdispersal seed predation". AUGSPURGER (1990), étudiant la mortalité due aux maladies fongiques, établit cinq catégories : "pre-dispersal, post-dispersal, pre-germination, pre-emergent and post-emergent mortality" et laisse entrevoir les conséquences sur la distribution spatiale des espèces.

#### Facteurs écologiques de la mortalité des graines

Les effets de regroupement des productions, nous l'avons vu, peuvent préserver celles-ci de l'action des prédateurs.

L'impact d'un prédateur sur une production sera d'autant plus important que l'accessibilité aux graines sera plus aisée et le temps d'exposition plus long.

Pour SABATIER (1983) cette accessibilité est diminuée par l'induration des enveloppes, l'accumulation de substances toxiques, la présence d'épines ou de poils irritants. SCHUPP (1990), dans le cas de *Faramea occidentalis*, n'établit pas une relation directe entre la quantité de graines produites et la prédation des graines avant la germination, mais entre la quantité de graines produites et la prédation des plantules au cours de la première année; cette dernière, en effet, est bien plus élevée lorsque les graines produites sont peu abondantes.

Par ailleurs, les plantes pourraient développer des protections chimiques contre la prédation. CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), par exemple, observent que les graines de *Virola* spp, riches en alcaloïdes, subissent une prédation très faible.

JANZEN (1971) distingue deux catégories de prédateurs: ceux dont l'activité diminue lorsque la distance à l'arbre parental augmente ("distance-responsive predators") et ceux dont l'activité diminue lorsque la densité des graines diminue, et ceci indépendamment de la distance à l'arbre parental ("density-responsive predators"). BECKER et WONG (1985) illustre ce premier type de prédateurs par l'exemple des rongeurs dont l'activité destructrice sur *Aglaia* (Meliaceae) est plus grande près de l'arbre parental. AUGSPURGER (1983) observe chez *Platypodium elegans* âgé de 3 mois, une résistance aux maladies fongiques positivement corrélée à la distance par rapport à l'arbre parental. Enfin, AUGSPURGER et KELLY (1984), étudiant 18 espèces anémochores, mettent en évidence une corrélation positive, d'une part, entre l'activité pathogène et la densité des plantules, et d'autre part, entre l'activité pathogène et les conditions de faible éclaircissement du sous-bois forestier.

### *Germination et types de plantules*

#### Germination

D'après LIEBERMAN *et al.* (1979), NOBLE (1975) et RICK et BOWMAN (1961) certaines graines ne lèvent pas leur dormance si elles ne sont pas disséminées par les animaux. Au contraire HOWE (1977, 1980), HOWE et DE STEVEN (1979) et HOWE et VANDE KERKHOVE (1979) montrent que la plupart des graines germent sans traitement préalable. ALEXANDRE (1978) note une germination plus rapide pour certaines espèces suite au passage dans le tractus intestinal des éléphants, HLADIK et HLADIK (1969) et LIEBERMAN *et al.* (1979) observent une nette augmentation de la vitesse de germination pour les graines déféquées par les primates par rapport aux

graines fraîches. JULLIOT (1992) constate que le nombre de germinations de cinq espèces pionnières exploitées par les singes hurleurs en Guyane, est significativement supérieur pour les échantillons de sol prélevés sur les parcelles d'orties comparativement à ceux des parcelles témoins.

NG (1983) relève que 50 % des espèces de forêt primaire ont un délai de germination inférieur à 6 semaines. Pour SABATIER (1983) également, la majorité des espèces ont une germination rapide ( $t < 2$  mois). Il existe des fructifications à germinations rapides tout au long de l'année, mais elles sont plus nombreuses en début de saison des pluies. Les fructifications à germination lente sont plus nombreuses en fin de saison des pluies. Il semble qu'en Guyane, comme en Côte d'Ivoire, la germination présente un caractère adaptatif lié à l'époque de production des diaspores.

#### Types de plantules

ROUSTEAU (1983, 1986 a) classe les plantules en 9 types d'après leurs cotylédons et leur phyllotaxie. MIQUEL (1987) se basant uniquement sur les cotylédons distingue 5 types de plantules (Fig. 5). HLADIK et MIQUEL (1990) précisent leurs stratégies de régénération et opposent principalement la stratégie du type 1 à celle des types 2-3. Le type 1, plus répandu, est obligatoire pour les graines de taille  $< 0,5$  cm. Largement dispersé par les différents groupes de vertébrés, il s'établit avec succès hors de la forêt. Les types 2 et 3 correspondent à des graines de taille  $> 0,5$  cm dispersées par un petit nombre d'animaux. Ils appartiennent souvent aux espèces autochones et s'établissent pour une longue période dans le sous-bois forestier. Le type 4 correspond à de grosses graines et comprend, entre autres, les lianes typiquement dispersées par les singes alors que le type 5 ou "type Durian" est rare et ne compte que 9 espèces connues en forêt de Makokou (parmi lesquelles *Ongokea gore*). HOWE (1990) oppose également deux stratégies: celle des semis s'établissant dans les trouées et répondant au "scatter syndrome" et celle des semis s'installant dans le sous-bois ("clump syndrome").

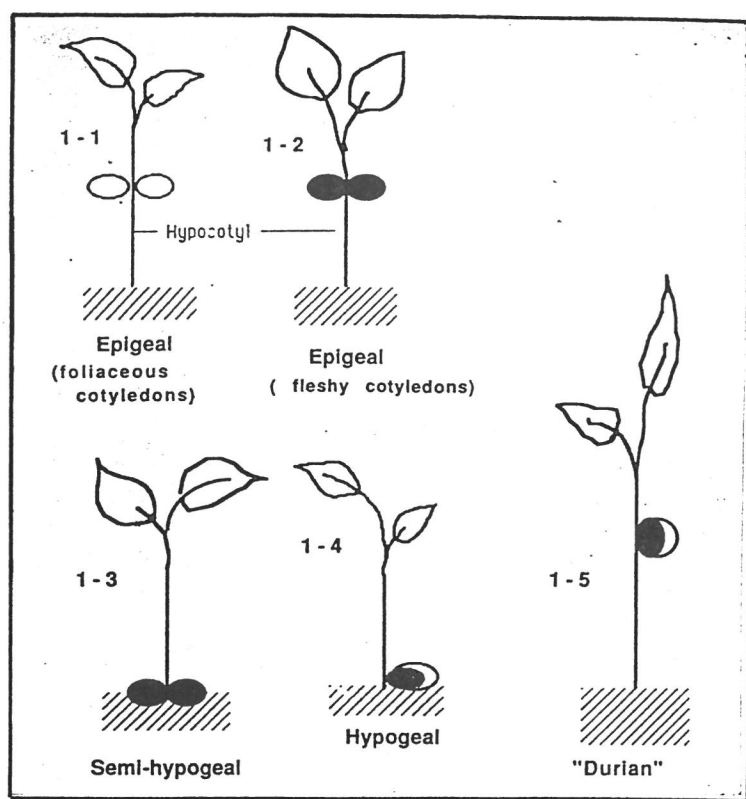


FIGURE 5. LES CINQ TYPES DE PLANTULES  
D'après MIQUEL (1987) dans HLADIK et MIQUEL (1990).

- Type 1: phanérocotyle, épigé, à cotylédons foliacés
- Type 2: phanérocotyle, épigé, à cotylédons charnus
- Type 3: phanérocotyle, hypogé
- Type 4: cryptocotyle, hypogé
- Type 5: cryptocotyle, épigé

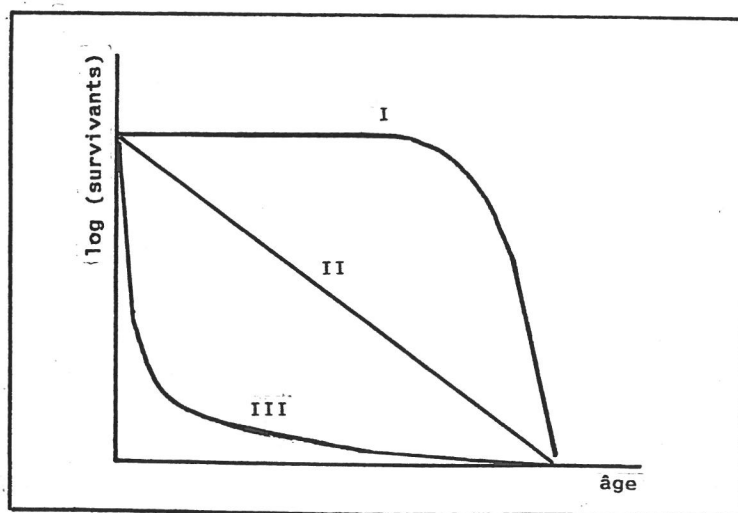


FIGURE 6. LES TROIS TYPES DE SURVIE  
D'après BARBAULT (1981).  
I : Stratégie K  
II : Courbe de survie linéaire  
III: Stratégie r

ROUSTEAU (1990) examine le type plantulaire en fonction de la phase sylvigénétique: les cotylédons foliacés (type CF) interviennent massivement dans la restauration du couvert arboré alors que les cotylédons succulents - épigés (type CSE) et hypogés (CSH) - caractérisent la maturation des peuplements.

### *Survie et croissance des jeunes stades*

La dimension d'une graine, essentiellement liée à la quantité de réserves qu'elle possède, joue un rôle primordial dans la vigueur des plantules (GRIME et JEFFREY, 1965; HARPER, 1977; HOWE et RICHTER, 1982) et dans la longévité des jeunes stades (HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON, 1978). Elle est un facteur important pour l'établissement et le maintien de l'espèce. Les causes de la mortalité donnent un aperçu sur les forces sélectives s'exerçant sur la reproduction des plantes (HOWE et SMALLWOOD, 1982). Dans le modèle de VAN STEENIS (1956), les jeunes stades sont héliophiles et ne peuvent se développer dans l'environnement créé par les individus parentaux.

DOUMENGE (1990) distingue trois types de populations selon que l'aire de répartition des jeunes coïncide avec celle des arbres parentaux (population grégaire-plurienne), la chevauche (population régulière-plurienne) ou en est distincte et dépendante des chablis (population éparpillée ou grégaire-équienne).

La forêt tropicale offre l'apparence trompeuse d'être statique alors qu'en réalité elle est en constante modification. Les chablis sont le "moteur de la sylvigénèse" (OLDEMAN, 1979). Leur importance dans la dynamique forestière a été soulignée par AUBREVILLE (1938), LEBRUN et GILBERT (1954), RICHARDS (1952). De nombreux auteurs ont discuté la taille et la fréquence des ouvertures ainsi que leur rôle dans la sylvigénèse. Parmi eux: ALEXANDRE (1980, 1989), FLORENCE (1981), HARTSHORN (1978), MUTOJI (1977), OLDEMAN (1974, 1978), WHITMORE (1978, 1991). RIERA (1983)



attribue une surface de 100 m<sup>2</sup> aux volis, 100 à 400 m<sup>2</sup> aux chablis simples et plus de 400 m<sup>2</sup> aux chablis multiples (ou complexes). Le chablis provoque l'activation des trois potentiels définis par ALEXANDRE (1980), à savoir le potentiel végétatif (qui survit à la perturbation), le potentiel séminal édaphique (stock de graines présentes dans le sol au moment de la perturbation) et le potentiel advectif (arrivant après la perturbation).

Les sylviculteurs distinguent de longue date héliophiles ou "light demanding", sciaphiles ou "shade-tolerant" et hémisciaphiles ou "half-tolerant".

Des nuances supplémentaires ont été apportées à la sciaphilie. Ainsi les arbres dits "shade-tolerant" s'établissent dans le sous-bois mais nécessitent une trouée pour croître (SCHULZ, 1960; HARTSHORN, 1978; HLADIK et BLANC, 1987; SIST et PUIG, 1987) alors que d'autres sont strictement inféodés aux sous-bois aussi bien pour leur croissance que pour leur reproduction et sont appelés "understory specialists" par DENSLow (1980).

KAHN (1982), LESCURE (1986), et OLDEMAN (1990) dans GOMEZ-POMPA *et al.* (1991), apportent également une nuance à l'héliophilie avec les "late-tolerant" qui s'établissent et croissent dans les trouées mais survivent longtemps à l'ombre des arbres qui les surciment. Dans le même ordre d'idée DENSLow (1980) distingue les "small-gap specialists" (s'établissant dans les petites trouées et correspondant en fait aux "shade-tolerant") des "large-gap specialists" (se développant dans les grandes trouées et comprenant les "light demanding" et les "late tolerant"). Pour les espèces nécessitant une trouée pour croître, BECKER *et al.* (1984) montrent que la probabilité pour qu'un adulte puisse se développer dans une trouée, à partir de  $k$  plantules, est:  $1 - q^k$ , où  $q$  est la probabilité de mortalité de la plantule. OLDEMAN et VAN DIJK (1991) définissent 2 stratégies extrêmes avec les "hard struggler" et les "hard gambler" et 4 stratégies intermédiaires.

### *Répercussions démographiques*

Une population végétale est constituée par l'ensemble des stades ontogéniques qui se succèdent dans le temps: graines, plantules, stades juvéniles, adultes (RABOTNOV, 1969; HARPER et WHITE, 1974; WERNER, 1976). La structure démographique de la population répartie en classes d'âge est généralement exprimée par des courbes de survie (HARTSHORN, 1975; BULLOCK, 1980).

BARBAULT (1981) distingue 3 courbes de survie possibles (Fig.6):

- La courbe I traduit la stratégie *K* (ou "struggler strategy" selon BAZZAZ et PICKETT, 1980) : faible taux de mortalité des stades juvéniles, longue immaturité sexuelle, niche écologique étroite et spécialisée.
- La courbe II correspond à une survie linéaire : le taux de mortalité est constant au cours du développement; la prédation représente le facteur dominant dans le contrôle des effectifs.
- La courbe III traduit la stratégie *r* (ou "gambler strategy" selon BAZZAZ et PICKETT, 1980) : gros effort de reproduction et mortalité élevée des jeunes stades.

Les controverses ne manquent pas au sujet de la dichotomie entre la stratégie *r* des espèces dites pionnières ou cicatricielles ou encore secondaires et la stratégie *K* des espèces appelées persistantes ou forestières ou encore climaciques (WILBUR, TINKLE et COLLINS, 1974; WHITMORE, 1978). Plusieurs auteurs proposent l'existence d'un continuum de réponses écophysiologicals aux divers milieux rencontrés par les espèces forestières (AUGSPURGER, 1984; BAZZAZ et PICKETT, 1980; FORGET, 1988; HARTSHORN, 1980; MC KEY, 1975; MEDINA *et al.*, 1984; SCHULZ, 1960; WHITMORE, 1978).

SCHULZ (1960), au Surinam, propose un continuum depuis les espèces, de forêt primaire, les plus tolérantes à l'ombre (*Sclerolobium melinonii*, Caesalpinaceae) jusqu'aux espèces strictement intolérantes à l'ombre (*Cecropia spp*, Moraceae;

*Vismia* spp, Clusiaceae; *Trema micrantha*, Ulmaceae) en passant par les pionnières à longue durée de vie (*Goupia glabra*, Celastraceae; *Laetia* spp, Flacourtiaceae; *Pourouma* spp, Moraceae; *Simarouba amara*, Simaroubiaceae).

FORGET (1988), en Guyane, étend ce continuum aux espèces tolérantes au sous-bois. Au pôle proximal se situe *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae), très tolérante au sous-bois, disséminée à de faibles distances et montrant une répartition dense, et, au pôle distal, *Virola* spp (Myristicaceae), moins tolérante à l'ombre, disséminée à de grandes distances et présentant une large répartition. Entre ces extrêmes, se situent deux groupes intermédiaires de Caesalpiniaceae: le groupe *Eperua grandiflora-Vouacapoua americana* et le groupe *Dicorynia guianensis-Swartzia* spp.

Les études effectuées sur la phénologie, la dispersion et la germination des graines, la régénération du recrû, ont conduit à l'élaboration de différents modèles permettant d'expliquer les équilibres naturels des populations végétales. Cependant, il existe peu d'espèces pour lesquelles on comprenne les facteurs intervenant dans la répartition spatiale des stades de croissance et dont on connaisse la stratégie de régénération utilisée, surtout en forêt africaine. C'est pourquoi nous avons entrepris d'étudier l'écologie de la dispersion et d'esquisser les stratégies de régénération de quelques espèces d'arbres de la voûte forestière du Mayombe au Zaïre. En testant ainsi, par une méthode empirique, les hypothèses générales avancées par divers auteurs, nous espérons contribuer à une meilleure compréhension des processus qui régissent la reconstitution naturelle de cette forêt et les différentes phases de son cycle sylvigénétique.

Quel est le rythme de la fructification et quelle est la capacité de production de chaque espèce d'arbre étudiée ? Existe-t-il des variations inter- et/ou intraspécifiques à ce sujet ?

Quelles sont les stratégies de dissémination utilisées ?  
Confirment-elles ou infirment-elles l'une ou l'autre des hypothèses proposées ? La taille des graines et le type de plantule déterminent-ils la répartition des stades juvéniles en forêt ? la capacité de coloniser de nouveaux habitats ? la place de l'espèce dans la succession vers un climax ?

Quelles sont les stratégies démographiques en présence ? La mortalité des plantules est-elle liée à des facteurs biotiques ou à des facteurs climatiques ? Les besoins en lumière durant la croissance sont ils égaux ou bien modulables dans le temps ?

Quelle est la stratégie de régénération utilisée par chaque espèce d'arbre étudiée ? Les espèces se situent-elles le long d'un continuum selon leurs réponses aux conditions du milieu ?

Autant de questions auxquelles nous tentons de répondre.

## **2. LES METHODES**

Le site d'étude étant peu connu, nous avons jugé utile d'acquérir d'abord une connaissance globale des contraintes - abiotiques et biotiques - du milieu.

Nous avons mené ensuite, pour chaque espèce d'arbre retenue, une étude expérimentale détaillée, en conditions naturelles, complétée par des expériences, en conditions contrôlées. Les divers paramètres de base intervenant dans les processus de production et de dissémination des graines, d'établissement, et enfin de survie et de croissance des jeunes plants, ont été étudiés séparément. L'analyse de ces processus a permis de connaître la structure démographique et la répartition spatiale des stades de régénération ainsi que les stratégies utilisées par chaque arbre pour son maintien.

Compte tenu de la multiplicité des paramètres à appréhender et du temps limité imparti à leur étude, nous avons opté pour un dispositif expérimental permettant, sur une surface restreinte, une analyse fine des espèces choisies. A cet effet, nous avons retenu une méthodologie simple (observations directes, mesures, dénombrements, cartographies) susceptible d'être répétée dans l'espace et dans le temps, et permettant une réalisation homogène des observations.

### **2.1. Les facteurs du milieu**

Les facteurs du milieu sont déterminants pour la germination des graines, la survie et la croissance des jeunes stades et, par voie de conséquence, la structure démographique des espèces végétales considérées.

## *Les facteurs abiotiques*

Les données climatologiques ont été enregistrées à la station météorologique de Luki (5°37 latitude sud, 13°06 longitude est, 350 m d'altitude). Elles permettent la mise en évidence de corrélations éventuelles, d'une part, entre la saisonnalité des fructifications et la pluviométrie, d'autre part, entre la dispersion des diaspores anémochores et la vitesse et/ou la direction du vent, et enfin, entre la survie et la croissance des plantules et diverses conditions d'éclairement.

La pluviométrie : Nous avons relevé les moyennes pluviométriques mensuelles et annuelles, enregistrées depuis 1948, ainsi que, pour la période d'étude, la première et la dernière pluie de chaque saison.

La température : Les températures moyennes mensuelles ont été calculées à partir des températures moyennes journalières, définies comme étant la demi-somme du maximum et du minimum quotidiens.

Le vent : Les données disponibles à la station de Luki sont celles de l'anémomètre totalisateur (relevées à 6h, 12h et 18h) et celles de la girouette (relevées toutes les 3 heures).

Les données de l'anémomètre indiquent le parcours du vent ( $V_0$ ) durant un intervalle de 6 h. Elles permettent de calculer la vitesse horaire moyenne corrigée ( $V_c$ ) du vent si on tient compte du facteur d'étalonnage propre à l'instrument (BERNARD, 1958). Ainsi, pour l'anémomètre N.Z. 2780 utilisé, on aura :

- pour un intervalle de 6 h :  $V_c = 0,141 V_0 + 0,94$
- pour un intervalle de 24 h :  $V_c = 0,035 V_0 + 0,94$ .

Les vents sont habituellement très faibles en forêt du Mayombe. Mais, à certaines périodes de l'année, se produisent de fortes rafales, ce qui augmente alors considérablement le parcours du vent pour les demi-journées concernées.

Aussi, avons-nous relevé, pour la période d'étude, tous les intervalles de temps pendant lesquels se sont produits des "vents forts" ( $V_0 > 15$  km, soit  $V_c > 3$  km/h), afin d'établir des corrélations éventuelles entre la vitesse du vent et la chute des diaspores.

Les données de la girouette permettent de calculer la direction moyenne du vent pour ces mêmes intervalles. Pour un intervalle de 6 h donné, on dispose de 3 lectures en clair (N, NE, NNE ...) Nous avons converti ces directions en chiffres de code selon la table de conversion (Tableau 1), leur moyenne correspondant à la direction moyenne du vent durant l'intervalle de temps considéré.

TABLEAU 1. TABLE DE CONVERSION DES DIRECTIONS DE LA ROSE DES VENTS en chiffres du code international 1989.  
Source: Station météorologique de Luki.

Calme	00	S	18
NNE	02	SSW	20
NE	05	SW	23
ENE	07	WSW	25
E	09	W	27
ESE	11	WNW	29
SE	14	NW	32
SSE	16	NNW	34
		N	36

Nous avons également calculé les moyennes mensuelles des intervalles à "vents forts", pour connaître la provenance des vents dominants.

#### L'intensité du rayonnement solaire

La lumière est d'une importance majeure puisque indispensable à la photosynthèse.

Nous avons réalisé une série de mesures d'intensité lumineuse avec 3 solarimètres (2 LCP et 1 Solar 118), à sonde pyranométrique, permettant une lecture de la valeur instantanée et une lecture retardée de la valeur accumulée dans le temps.

La sensibilité des appareils est de 1 impulsion par 360 J/m<sup>2</sup> et

leur précision (en bout d'échelle) de 5%. La bande spectrale va de 350 à 1100 nm et la réponse géométrique suit la loi du cosinus. Au cours d'une journée, les plantules reçoivent une quantité d'énergie lumineuse variant selon l'obliquité des rayons solaires, le mouvement du feuillage ou la nébulosité. La lumière est plus ou moins directe ou diffuse selon les passages nuageux et les valeurs instantanées enregistrées varient sans cesse. C'est pourquoi nous avons effectué, dans chaque parcelle, plusieurs mesures instantanées dans différents placeaux (sous la cime de l'arbre étudié, dans une tache de lumière, un volis etc.) afin de connaître l'amplitude de ces variations.

Nous avons également effectué une lecture retardée dans ces mêmes placeaux. Le pyranomètre sphérique de Bellani de la station météorologique de Luki a servi d'appareil de référence. Installé en plein découvert, il convertit le rayonnement sphérique en rayonnement global (SCHUEPP, 1960) et exprime l'intensité du rayonnement solaire, horaire ou journalier. La sensibilité de cet appareil variant au cours de la journée, les mesures les plus fiables sont faites au lever du jour et avant le coucher du soleil. Nous avons donc étalonné les solarimètres pendant une journée (entre 6 h et 17h). Les sondes ont été mises en place à 50 cm du sol, à 10h du matin, dans des placeaux différents pour mesurer, sous la forme d'éclairements relatifs, l'intensité du rayonnement solaire reçu par les plantules et les stades juvéniles dans divers microhabitats. Les valeurs enregistrées ont été relevées à 15h. Les mesures effectuées au solarimètre étant exprimées en  $W/m^2$  et celles du pyranomètre de Bellani en  $cal/cm^2$ , une conversion est nécessaire ( $1 kW/m^2 = 86,12 cal/cm^2$ ). Etant donné que la lumière transmise est enrichie en rayons infra-rouge et que les sondes solaires sont sensibles à une bande spectrale incluant partiellement ceux-ci, il convient d'utiliser les résultats avec prudence, selon les recommandations faites par plusieurs auteurs dont ALEXANDRE (1982) et FORGET (1988). Nous avons, en définitive, sérié en cinq catégories d'intensité d'éclairement les microhabitats des jeunes stades de régénération (Tableau 10, p.88).



### Les données édaphiques

Des prélèvements de sol (30 x 30 x 15 cm) ont été effectués, à une profondeur de 5 à 20 cm, dans l'horizon A<sub>1</sub> de neuf parcelles d'étude afin d'intercepter des sols bien drainés de versants ainsi que des sols illuviaux de bas-fonds. Le pH des échantillons et leur texture ont été déterminés. Les analyses ont été effectuées au laboratoire géotechnique de Kinshasa.

### *Les facteurs biotiques*

La flore et la faune assurent toutes deux la stabilité et le maintien de l'écosystème forestier par de multiples interactions, dont la frugivorie et la zoochorie. C'est pourquoi il nous a semblé utile d'avoir un aperçu de la flore ligneuse zoochore et de la faune frugivore de la réserve de Luki afin de faciliter nos recherches et de les situer dans leur contexte.

Des relevés floristiques des strates arborescentes ont été effectués dans les 5 parcelles de forêt primaire peu perturbée et dans les 5 parcelles de forêt secondaire de notre dispositif d'étude. Les espèces présentes dans 2 relevés sur 5 au moins ont été retenues pour dresser la liste de quelques espèces appartenant à ces 2 types de forêt.

Les espèces arborescentes zoochores ont été répertoriées (de façon non exhaustive) à partir de nos observations de terrain, complétées par des recherches en herbier, à la station INERA/Luki. Nous avons ainsi dressé une liste de familles importantes quant à leur richesse en espèces d'arbres zoochores.

### La faune frugivore

Nous avons effectué un inventaire de faune - non exhaustif - afin d'établir la liste des frugivores potentiels. A cette fin, tous les mammifères et gros oiseaux frugivores observés, en forêt

comme chez les autochtones, ont été répertoriés, y compris les animaux présents dans les douze points de vente de gibier situés aux abords immédiats de la réserve (Fig.7), au cours de huit "journées-inventaire", échelonnées entre avril et juillet 1991. Nous avons exclu de notre inventaire l'avifaune de petite taille qui consomme surtout les fruits des arbustes et arbres dominés et rarement ceux des grands arbres de la voûte forestière (BROSSET et ERARD, 1986).

La détermination des mammifères a été faite principalement à l'aide de l'Encyclopédie du Congo belge et de DORST et DANDELLOT (1970); celle de l'avifaune frugivore à l'aide de BROSSET et FRY (1988) et de KEMPF (1988).

### L'action anthropique

L'explication de la dynamique actuelle de la végétation est à rechercher dans la dynamique passée. Aussi la dimension historique doit être prise en compte pour aboutir à la compréhension de la dynamique forestière (OLDEMAN, 1979). Or, la forêt du Mayombe est soumise, de longue date, à de fortes pressions anthropiques s'ajoutant aux perturbations naturelles. Les effets sont synergiques et vont dans le sens d'une secondarisation de la végétation. Nous avons donc recueilli, au cours de nos recherches, toutes informations relatives à l'histoire des parcelles étudiées, aux interventions sylvicoles ou culturelles pratiquées, aux activités cynégétiques (PENDJE et BAYA, 1992). Ceci devrait augmenter, d'une part, notre capacité à définir et à interpréter l'éventail actuel des situations de terrain et, d'autre part, nos possibilités de prévoir la réaction de la forêt aux perturbations.

## **2.2. Le dispositif d'étude**

Le dispositif d'étude a été mis en place selon la méthode à choix raisonné (DESABIE, 1966) qui consiste à sélectionner les unités en fonction de critères préétablis choisis par l'expérimentateur.

## *Le choix des espèces d'arbres étudiées*

L'hétérogénéité de la forêt tropicale n'est plus à démontrer. Dans le souci d'intercepter une grande part d'hétérogénéité et de sélectionner des espèces représentatives de la voûte forestière, dont la régénération est importante pour la valeur économique de cette forêt, nous avons opté pour l'étude de 1/5 des 46 espèces d'arbres commercialisées dans le Bas-Zaïre (ANNEXE 1). A cet effet, nous avons retenu les critères de choix suivants:

- Le type morphologique du fruit: Huit types de fruits ont été retenus afin de permettre l'étude de diverses stratégies de régénération. Deux espèces de Myristicaceae (*Staudtia stipitata* et *Pycnanthus angolensis*), présentant des fruits similaires, ont été choisies afin d'essayer de répondre à la question de savoir si elles ont, de ce fait, la même stratégie de régénération.

- Le type de dissémination: Les 3 types de dissémination sont représentés et leur proportion en forêt du Mayombe respectée: zoochores: plus de 50%, anémochores: plus de 25% (LUBINI, 1990).

- Le type de distribution de l'espèce: Certaines espèces sont abondantes dans les forêts secondarisées du Mayombe, d'autres, au contraire, sont rares. Les unes présentent des individus éparpillés, les autres forment des peuplements. C'est pourquoi, nous avons choisi d'illustrer les 4 catégories définies ci-après:

- \* espèce abondante, individus éparpillés
- \* espèce abondante, individus en peuplement
- \* espèce rare, individus éparpillés
- \* espèce rare, individus en peuplement

Le dépouillement de résultats d'inventaires, effectués par le SPIAF en 1981 dans la forêt étudiée, nous a permis d'évaluer l'abondance des espèces retenues.

- Les opportunités de terrain: La présence, pour une espèce donnée, de plusieurs individus dans le dispositif d'étude et des stades de régénération distribués dans plusieurs parcelles.

En définitive, 9 espèces d'arbres appartenant à 7 familles ont été retenues (Tableau 2). *Nauclea diderrichii*, qui, avec *Terminalia superba*, avait fait l'objet d'une étude préalable (PENDJE, 1989) n'a pas été retenu suite à l'absence d'individus adultes dans le secteur d'étude.

TABLEAU 2. LES ESPECES D'ARBRES ETUDIEES ET LEURS CARACTERISTIQUES

(Abréviations: D°, dissémination; Distr., distribution dans la réserve de Luki; Z, zoochore; An, anémochore; Au, autochore; fr, fruit; gr, graine; R, rare; E, éparpillé; A, abondant; P, peuplement dense).

Nom	Famille	D°	Fruit	Distr.
<i>Autranella congolensis</i>	Sapotaceae	Z	grosse baie terne 1 très grosse gr	R, E
<i>Chlorophora excelsa</i>	Moraceae	Z	syncarpe terne nb ses petites gr	A, E
<i>Staudtia stipitata</i>	Myristicaceae	Z	fr. capsulaire 1 grosse gr arillée	R, E
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	Z	fr. capsulaire 1 grosse gr arillée	A, -
<i>Turraeanthus africanus</i>	Meliaceae	Z	fr. charnu coloré qqes grosses gr	R, -
<i>Piptadeniastrum africanum</i>	Mimosaceae	An	gousse déhiscente qqes gr ailées	A, -
<i>Terminalia superba</i>	Combretaceae	An	samare (1 gr.)	A, P
<i>Gossweilerodendron balsamiferum</i>	Caesalpinaceae	An	gousse samaroïde (1 gr)	A, P
<i>Gilbertiodendron dewevrei</i>	Caesalpinaceae	Au	gousse ligneuse qqes grosses gr	R, P

### Le choix des parcelles d'étude

L'hétérogénéité de la forêt tropicale est encore accentuée, en forêt du Mayombe, par le relief vallonné et la fréquence des perturbations de nature anthropique.

L'analyse d'un phénomène hétérogène étant menée avec d'autant plus d'acuité que le dispositif d'étude permet d'intercepter plus d'hétérogénéité, nous avons choisi un ensemble de 35 petites parcelles, susceptibles de traduire la multiplicité des biotopes.

### Localisation des parcelles

26 parcelles sont localisées dans le bassin versant de la Luki, et plus précisément, sur l'axe reliant le rocher Ndiondio (point culminant de la réserve, situé dans l'aire centrale) à la réserve forestière du "Km 28", en passant par la station MAB/INERA/Luki. 9 autres parcelles sont situées sur un axe orthogonal, principalement sur le site de Moenge-Kikiaka, dans le bassin versant du Shiloango (Fig.7).

### Taille des parcelles

Les parcelles sont de taille très variable et couvrent en moyenne 2085 m<sup>2</sup> (N=35). La taille de chaque parcelle tient compte du type de dissémination et de la densité des stades de régénération. Une parcelle de 500 m<sup>2</sup>, correspondant à un petit défrichement cultural, suffit à l'étude des plantules de *Chlorophora excelsa* (qui s'y trouvent par centaines), alors que des parcelles de 2500 à 10000 m<sup>2</sup> sont nécessaires à l'étude de la dispersion zoochore. Les parcelles E, F et G ont été tracées sur un transect de 25 x 600 m de façon à permettre l'étude de la dispersion avichore des Myristicaceae sur une surface de 1,5 ha.

### Critères de choix

Les parcelles ont été choisies, de manière subjective, selon les critères suivants:

- La présence d'un arbre isolé ou, à défaut, de plusieurs arbres et /ou la présence des stades de régénération des espèces

choisies, de façon à ce que le dispositif permette, à la fois, une étude de la production et de la dissémination des diaspores et une étude de la régénération.

- La place dans la toposéquence, de façon à traiter différents biotopes.

La parcelle A est ainsi située sur un plateau, les parcelles C et G sur des hauts de versant, les parcelles B, F et K sur des versants. Les parcelles H et I se trouvent, en bas de versant, de part et d'autre du ruisseau Bamba, alors que les parcelles D et E occupent chacune un bas-fond et sont traversées, en période de fortes pluies, par un ruisseau temporaire. La parcelle D est située au bord de la rivière Luki.

- La mosaïque forestière: La parcelle D (3100 m<sup>2</sup>) est tracée à la limite de deux peuplements, un petit îlot de forêt primaire à *Gilbertiodendron dewevrei* et un peuplement secondaire de 40 ans (résultant d'une coupe à blanc pratiquée, en 1950). Ceci a permis l'étude de la dispersion de *Gilbertiodendron dewevrei* avec un minimum d'interférences avec les arbres conspécifiques voisins ainsi que l'observation de l'interpénétration des stades de régénération des 2 peuplements. La parcelle B (2480 m<sup>2</sup>) est tracée dans une forêt secondaire, âgée de 60 ans environ, dans laquelle est implantée une petite bananeraie de 2-3 ans, peu entretenue (Les bananiers sont occasionnellement dégagés à la machette). Les trois parcelles E, F et G sont situées dans un peuplement à *Terminalia superba*. La parcelle E a été fortement perturbée, 14 ans plus tôt, par un orage, provoquant un chablis multiple alors que la parcelle F est restée intacte. La parcelle G est située en bordure d'un recrû forestier d'une dizaine d'années et a subi l'exploitation de deux grumes de *Terminalia superba*. La parcelle J est un petit transect de 210 x 3 m. Elle est située à l'extrémité d'un chemin forestier, tracé en 1985-1986 et laissé à l'abandon dans sa partie terminale peu accessible (à 15 km environ de la station). Cette parcelle consistait, au début de notre étude, en une jeune parasoleraie de 3-4 ans; elle a permis le suivi de la régénération pendant 2 ans et demi.

# MAYOMBE

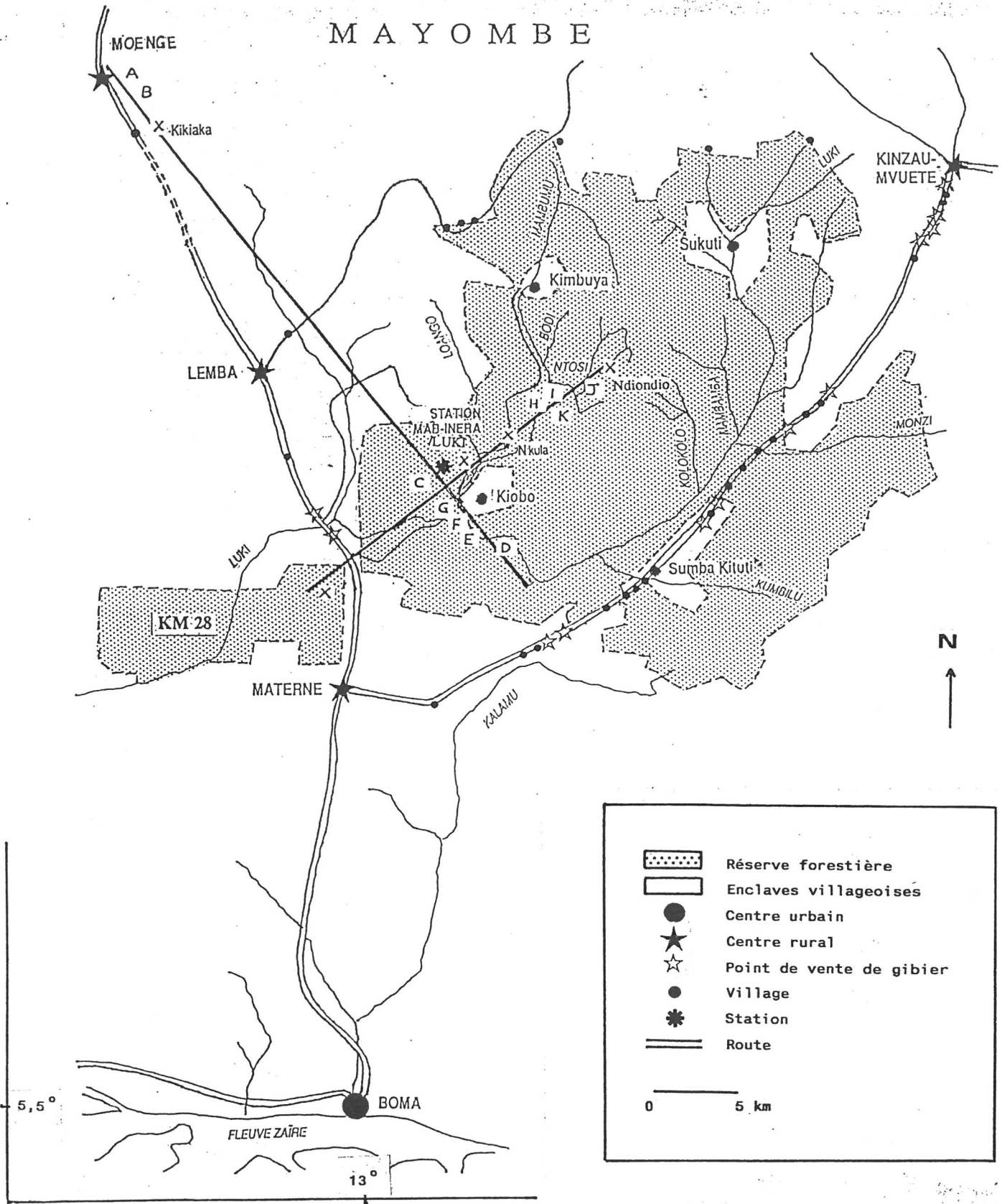


FIGURE 7. LOCALISATION DES PARCELLES D'ETUDE (N=35)  
 Dispositif initial: parcelles A à K  
 Dispositif complémentaire: parcelles X.

*Le dispositif d'étude*

Les tableaux 3 et 4 présentent le dispositif d'étude, soit 35 parcelles couvrant au total 7,3 hectares.

TABLEAU 3. DISPOSITIF INITIAL DE 11 PARCELLES (3,3 ha).

(Certaines parcelles comprennent un plateau complémentaire, nécessaire à l'étude des stades de régénération).

Parcelles	Situation		Surface(m <sup>2</sup> )	Arbres	Nb/Classe de DHP(cm)		
					20-30	30-50	>50
A	Moenge	Plateau	5400+600	<i>C.e.</i>	1	7	25
				<i>T.s.</i>	0	0	3
B	Moenge	Versant	2000+480	<i>C.e.</i>	0	1	2
				<i>Pi.a.</i>	0	1	1
				<i>T.s.</i>	0	0	1
C	INERA	Ht de V.	2500+1250	<i>Go.b.</i>	3	4	2
D	Bloc 8	Bas-fond	2475+625	<i>C.e.</i>	1	0	0
				<i>Gi.d.</i>	1	1	4
				<i>Pi.a.</i>	0	1	1
				<i>Py.a.</i>	0	1	0
				<i>S.s.</i>	0	1	0
				<i>T.s.</i>	0	3	1
E	INERA	Bas-fond	2500+3750	<i>T.s.</i>	9	1	2
				<i>Pi.a.</i>	1	1	0
F	INERA	Versant	1250	<i>T.s.</i>	0	1	2
G	INERA	Ht de V.	1250+250	<i>T.s.</i>	1	2	2
				<i>Py.a.</i>	0	0	1
H	Bloc 49	Bas de V.	1050	<i>Tu.a.</i>	0	2	0
				<i>Go.b.</i>	0	0	1
I	Bloc 49	Bas de V.	3000+1000	<i>A.c.</i>	0	0	1
				<i>Go.b.</i>	0	2	1
J	Parasoleraie		630	-	0	0	0
K	Bloc 53	Versant	3000	<i>Go.b.</i>	6	5	3
Total			33000	9 sp	23	34	53



TABLEAU 4. DISPOSITIF COMPLEMENTAIRE DE 24 PARCELLES (4 ha).  
(Les trois dernières parcelles présentent  
uniquement des stades de régénération).

Parcelles	Surface (m <sup>2</sup> )	Arbres	Nb/Classe de DHP(cm)		
			20-30	30-50	>50
INERA (1)	3200	<i>Pi.a.</i>	0	0	2
Kikiaka 1	1600	<i>Pi.a.</i>	1	0	1
Kikiaka 2	1600	<i>Pi.a.</i>	0	0	2
MAB	10000	<i>Py.a.</i>	3	4	2
Kikiaka G	900	<i>Py.a.</i>	0	1	3
Kikiaka D	1250	<i>Py.a.</i>	1	3	1
Moenge (B)	900	<i>Py.a.</i>	0	0	1
Moenge (C)	400	<i>Py.a.</i>	0	1	0
Ndiondio 1	625	<i>Tu.a.</i>	0	1	0
Ndiondio 2	400	<i>Tu.a.</i>	0	1	0
Nkula (1)	4000	<i>A.c.</i>	0	0	1
Km28.20 (1)	225	<i>A.c.</i>	0	0	1
Km28.20 (2)	1600	<i>A.c.</i>	0	0	1
Km28.30	2500	<i>A.c.</i>	0	0	1
Nkula (2)	3000	<i>S.s.</i>	0	0	1
Bloc 49	625	<i>S.s.</i>	1	0	0
INERA (2)	900	<i>S.s.</i>	0	1	0
INERA (3)	900	<i>S.s.</i>	0	0	1
Pont Luki	900	<i>Gi.d.</i>	1	0	0
Mbadi	1250	<i>Gi.d.</i>	1	1	4
Mangala	400	<i>C.e.</i>	0	0	1
Ch.Manioc/Ba	1500	néant	0	0	0
Ch.Haricot	700	néant	0	0	0
Ch.Taro/Ba	520	néant	0	0	0
<b>Total</b>	<b>39900</b>	<b>-</b>	<b>8</b>	<b>13</b>	<b>23</b>

Les 11 parcelles (3,30 ha) du dispositif initial ont été tracées de novembre 1989 à février 1990. Une extension, sous forme de 24 parcelles (4 ha), a été réalisée de novembre 1990 à février 1991, afin de compléter le nombre d'individus productifs et les stades de régénération manquants. Les parcelles ont été orientées à la boussole et délimitées à la machette.

Le dispositif comprend 154 arbres, de DHP > 20 cm, appartenant aux espèces retenues: *Austranella congolensis* (N=5), *Gossweilero-rodendron balsamiferum* (N=27), *Gilbertiodendron dewevrei* (N=13), *Piptadeniastrum africanum* (N=12), *Pycnanthus angolensis* (N=22), *Staudtia stipitata* (N=5), *Terminalia superba* (N=28) et *Turraeanthus africanus* (N=4). Leurs abréviations respectives, utilisées dans ce travail, sont: *A.c.*, *C.e.*, *Gi.d.*, *Go.b.*, *Pi.a.*, *Py.a.*, *S.s.*, *T.s.* et *Tu.a.*

### **2.3. La collecte des données**

#### ***Le protocole d'échantillonnage***

Les arbres des espèces choisies, présents dans le dispositif d'étude, constituent la population-cible. Toutefois, nous avons limité le nombre des arbres difficilement accessibles en raison de leur éloignement et écarté ceux présentant des interférences avec les arbres conspécifiques voisins. Le suivi phénologique a ainsi été effectué, pendant plus de deux ans, pour 121 arbres par la méthode d'observation directe (4 à 25 pieds /espèce). D'autre part, 57 fructifications ont été évaluées. A cet effet, 13 arbres ont fait l'objet d'une évaluation quantitative par la méthode directe et 27 arbres par la méthode d'échantillonnage au sol. Le dispositif mis en place n'ayant pu être utilisé durant la saison de fructification 91-92, le nombre de productions mesurées par espèce a été réduit et varie de 3 à 16 (Tableau 5). Ces échantillons sont cependant du même ordre de grandeur que ceux d'autres auteurs tels que THERY (1990) pour l'étude de la fructification des Melastomaceae et des Rubiaceae (5 à 10 pieds /espèce) ou GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) pour l'analyse des modes de fructification (2 à 16 pieds producteurs /espèce). FORGET (1988) a évalué la production et la dissémination d'1 ou de 2 pieds par espèce, SABATIER (1983) de 1 à 7 /espèce. FRANKIE *et al.* (1974) proposent, pour des espèces représentatives de la flore locale, un minimum de 5 individus pour établir la phénologie de l'espèce.

TABLEAU 5. NOMBRE D'ARBRES SUIVIS ET DE FRUCTIFICATIONS MESUREES  
(Entre parenthèses le nombre total des arbres présents  
dans le dispositif d'étude).

Espèce étudiée	Observation directe	Méthode des collecteurs	Comptage direct	Nombre de productions mesurées
<i>A.c.</i>	5 (5)	3	-	6 (dont 3*)
<i>C.e.</i>	25 (38)	3	-	3
<i>Gi.d.</i>	8 (13)	4	1	5
<i>Go.b.</i>	18 (27)	4	-	8
<i>Pi.a.</i>	12 (12)	1	4	5
<i>Py.a.</i>	22 (22)	4	7	16
<i>S.s.</i>	5 (5)	3	1	7
<i>T.s.</i>	22 (28)	3	-	4
<i>Tu.a.</i>	4 (4)	2	-	3
Total	121 (154)	27	13	57

\* Estimation à partir des germinations

### *Méthodes de relevés phénologiques*

Méthode d'observation directe (ou aux jumelles) (KOELMEYER, 1959; LIETH, 1974 dans HECKETSWEILER, 1992). Cette méthode simple consiste à effectuer régulièrement des relevés au cours desquels l'état phénologique de chaque individu est noté. La périodicité de nos relevés étant le plus souvent de 8 semaines, ces observations directes ont été complétées par un dispositif de collecteurs (mis en place pour les évaluations des productions) permettant une analyse de la phénologie entre deux relevés.

Méthode des collecteurs (SMYTHE, 1970; HOWE, 1990): Nous avons d'abord utilisé des collecteurs de 1 m<sup>2</sup> (Planche I:1) que nous avons par la suite remplacés par des carrés au sol, matérialisés par 4 piquets et nettoyés après chaque relevé; ceci, d'une part, parce que la concentration des items récoltés, au centre des collecteurs, provoquait un pourrissement rapide, et, d'autre

part, parce qu'un certain nombre de collecteurs disparaissaient (utilisés par la population locale). La périodicité des relevés était de 2 ou 3 semaines pendant la durée de production, sauf pour le pied T<sub>E1</sub> (un relevé hebdomadaire pendant un an).

### Les descripteurs phénologiques

La présence de différentes variables a permis de noter la répartition dans le temps des phases phénologiques des individus suivis.

TABLEAU 6. LES DESCRIPTEURS PHENOLOGIQUES

Phases phénologiques	Variables
Feuillaison	Jeunes pousses foliaires
Défoliaison	Feuilles mortes au sol, individus défeuillés
Floraison	Boutons floraux, fleurs ouvertes / flétries
Formation (fruit)	Jeunes fruits noués
Développement(fruit)	Fruits immatures
Maturation	Fruits submatures, changement de couleur
Fructification	Fruits matures, graines.

### *Méthodes de quantification de la fructification*

#### Etude morphologique des fruits

##### Observation directe:

Les caractères des fruits ont été observés: taille, dureté, déhiscence, couleur, protection des graines...

##### Mesures des unités de dissémination

Les mesures ont porté sur les deux plus grandes dimensions des fruits et des graines (N=30) afin de permettre la classification des unités de dissémination en catégories de taille.

Les techniques de mesure ont été adaptées à chaque type de fruit.

C'est ainsi que, par exemple, le diamètre des fruits arrondis d'*Autranella congolensis* a été déterminé à partir de leur circonférence, mesurée au mètre-ruban, et que les graines très petites de *Chlorophora excelsa* ont été déposées sur du papier millimétré pour être mesurées.

#### Nombre de graines par fruit

Les fruits de 5 espèces d'arbres étudiées présentent un nombre variable de graines. Nous avons déterminé le nombre de graines par fruit (coefficient c) pour divers lots:

*Chlorophora excelsa*: 2 lots de 10 fruits récoltés à 15 jours d'intervalle sous le même pied-producteur

*Piptadeniastrum africanum*: 3 lots de 10 fruits correspondant à 3 pieds à DHP croissant

*Turraeanthus africanus*: 1 lot de 50 "gros" fruits ( $D_{\text{fruit}} \geq 3$  cm) et 1 lot de 20 "petits fruits" ( $D_{\text{fruit}} < 3$  cm)

*Autranella congolensis* : 1 lot de 90 fruits.

#### Pesées des unités de dissémination

Nous avons déterminé, pour chaque diaspore, le poids frais (PF), après récolte, et le poids sec (PS), après séchage à l'étuve à 60° jusqu'à obtention d'un poids constant.

#### Méthodes d'évaluation quantitative

Plusieurs travaux ont porté sur l'évaluation des capacités de production en fruits des différentes espèces d'arbres en forêt tropicale: HLADIK et HLADIK, 1969; SMYTHE, 1970; HOWE, 1977, 1979, 1980, 1981; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; SABATIER, 1983; FORGET, 1988.

Dans ce travail, nous avons utilisé deux méthodes:

#### La méthode d'évaluation in situ

Elle consiste en un comptage direct, sur l'arbre, des fruits ou infrutescences.

Nous avons mesuré par cette méthode les fructifications de 13 arbres (Tableau 5) dont 7 pieds de *Pycnanthus angolensis*. Nous avons sérié les infrutescences de *P. angolensis* en 5 classes de taille et déterminé pour chacune d'elle le nombre moyen approximatif de fruits (n), après cueillette de 3 infrutescences par classe:

Nombre moyen approximatif de fruits par infrutescence

- très grosse :  $n_1 = 100$
- grosse :  $n_2 = 75$
- moyenne :  $n_3 = 40$
- petite :  $n_4 = 20$
- très petite :  $n_5 = 10$ .

#### La méthode d'évaluation par échantillonnage au sol

(SMYTHE, 1970; SABATIER, 1983; FORGET, 1988; HOWE, 1990).

Les productions à mesurer sont choisies, le plus possible, isolées, afin d'éviter les interférences avec les productions d'arbres conspécifiques voisins. Nous avons mesuré le DHP de chaque arbre retenu et tracé la projection au sol de sa cime. A cet effet, le rayon du houppier a été mesuré dans 4 directions si celui-ci était circulaire, et dans 10 ou 12 directions si celui-ci était irrégulier (Fig. 8).

La technique d'échantillonnage a subi quelques adaptations selon les espèces d'arbres retenues et leur mode de dissémination.

#### **- Espèces à dissémination autochore ou zoochore:**

Nous avons effectué des tests sur *Turraeanthus africanus* et sur *Austranella congolensis* pour comparer les résultats d'un dénombrement exhaustif au sol avec ceux d'un dénombrement par échantillonnage afin de déterminer la surface à échantillonner. A la suite de ces tests, nous avons opté pour un échantillonnage au 1/30ème lorsque la surface était grande ( $R > 6m$ ), et au 1/10ème lorsqu'elle était petite ( $4 < R < 6m$ ), soit, généralement, un nombre de 5 à 12 quadrats par arbre. SABATIER (1983) a utilisé, pour l'étude de *Virola* en Guyane, un échantillonnage au 1/36ème pour les grandes surfaces et 1/16ème pour les petites surfaces.

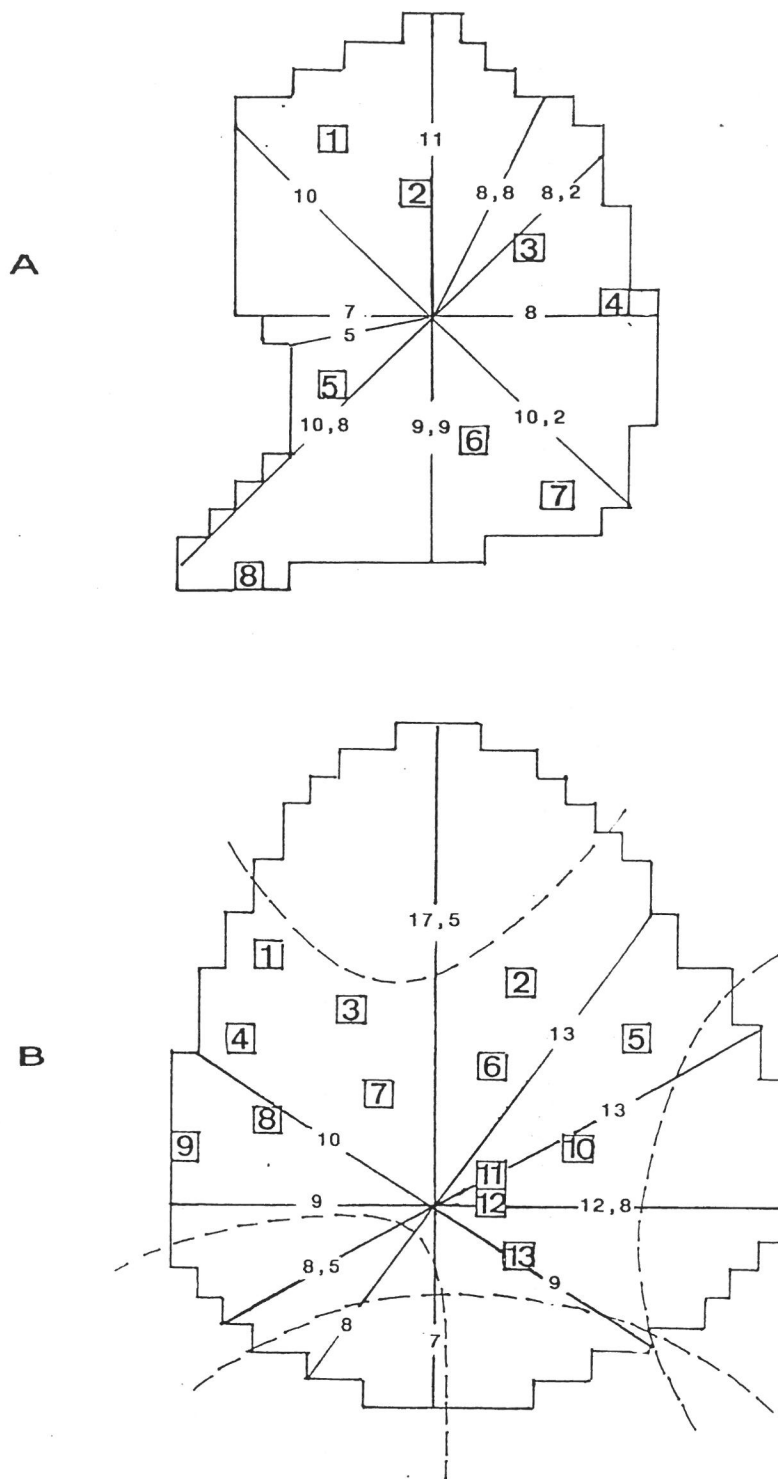


FIGURE 8. METHODE D'EVALUATION PAR ECHANTILLONNAGE AU SOL.

- A. Exemple d'une espèce zoochore: *Autranella congolensis*  
(Pied A<sub>3</sub>, DHP: 97,5 cm, cime: 244 m<sup>2</sup>)
- B. Exemple d'une espèce autochore: *Gilbertiodendron dewevrei*  
(Pied Gi<sub>92</sub>, DHP: 70,0 cm, cime: 399 m<sup>2</sup>)
- × Pied producteur
- Carré-échantillon
- Projection au sol du houppier et distance au pied
- Projection des houppiers conspécifiques voisins

L'emplacement des m<sup>2</sup>-échantillons a été déterminé selon la méthode des nombres. L'emplacement du premier carré détermine la composition de tout l'échantillon. Une représentation graphique, sur papier quadrillé, permet de transposer ensuite la situation des carrés-échantillons sur le terrain (1 carreau = 1 m<sup>2</sup>).

Exemple: Pour un échantillonnage au 1/30ème d'une surface de 244 m<sup>2</sup> (Pied A<sub>3</sub>, Km 28), on a 8 carrés-échantillons. On dispose ensuite chaque carré à 30 carreaux du précédent (Fig.8).

Dans le cas particulier de *Gilbertiodendron dewevrei* formant des peuplements denses, la projection au sol des cimes des arbres se chevauchent. Nous avons alors placé les trappes dans la zone de "non-chevauchement" (Fig.8). il en résulte un échantillonnage à 1/15ème environ sur la demi-surface de projection du houppier.

Le nombre moyen (n) de fruits par m<sup>2</sup>-échantillon est déterminé par comptage. Rapporté à la surface totale à échantillonner, il permet de déterminer le nombre de fruits produits (N). Ce dernier peut également être mesuré à partir des graines (N') et du coefficient c (nombre de graines par fruit):  $N = N' / c$ .

Dans le cas particulier de *A.congolensis*, chez qui la prédation des graines et la mortalité des germinations sont tous deux très faibles, on peut estimer le nombre de graines (N') - et donc aussi le nombre de fruits (N) - à partir du nombre de germinations (G) si l'on a déterminé le taux de germination (T). On aura:  $N' = G / T$  et  $N = G / T \times c$ .

Cette évaluation est légèrement sous-estimée, puisque amputée des graines disparues suite à la prédation. Nous l'avons cependant utilisée pour une évaluation complémentaire de 3 fructifications (Tableau 5).

Choix de l'item à dénombrer, dans le cas des Myristicaceae:

Faut-il évaluer la production par le comptage au sol des graines ou des valves ?



Nos observations ont montré qu'en forêt on dénombrait peu de graines de *Staudtia stipitata* ou de *Pycnanthus angolensis* au sol, la majorité d'entre elles étant prélevées directement à la source par les consommateurs. C'est pourquoi l'item retenu est la valve. Mais l'évaluation à partir de cet item est-elle fiable ?

Pour le savoir nous avons effectué des essais comparatifs sur le pied S<sub>2</sub> (DHP: 39,5 cm; projection de la cime: 32 m<sup>2</sup>), situé à la station MAB/INERA/Luki, parmi les habitations; la prédation par les animaux y est, de ce fait, très faible, voire inexistante.

#### Résultats comparés des deux évaluations:

Comptage des valves :  $n = 65,7$  fruits par m<sup>2</sup>

Comptage des graines:  $n' = 90,6$  graine par m<sup>2</sup>

Les résultats rapportés à la surface totale du houppier donnent une différence de 797 fruits pour une production totale de 2900 fruits. L'évaluation par le comptage des valves conduit donc à une sous-estimation, de l'ordre de 27%, du fait qu'un certain nombre de valves tombent après la chute des graines. Il convient donc, soit d'effectuer le comptage des valves bien après la fin de la fructification, soit d'appliquer un coefficient de correction (e):  $e = n' / n = 1,38$ .

#### Cas particuliers où il ne reste pas de trace du fruit au sol

Sous les cimes de *Chlorophora excelsa*, en forêt, on ne dénombre que très peu de fruits immatures au sol, et rarement des fruits matures. Les faux-fruits charnus sont donc exportés directement à partir de la frondaison. Leur petite taille et leur couleur verte ne permet pas de les distinguer du feuillage pour une évaluation in situ. Comment, dès lors, mesurer leur production? Nous avons choisi d'évaluer la production dans le site de Moenge où cette espèce forme un peuplement dense, sur une surface de 3 à 4 hectares, en milieu habité. Les fruits mûrs au sol y sont très nombreux en période de fructification, contrairement à ce qui se passe pour les productions isolées du milieu forestier. Les productions, mesurées dans la parcelle A tracée dans ce peuplement, pourraient être légèrement sous-estimées puisqu'elles négligent la faible consommation qui pourrait s'y produire.

Chez *Turraeanthus africanus*, les consommateurs font disparaître le fruit, après sa chute au sol, sans laisser de fragments sous la cime. Les fruits appetés échappent donc à l'évaluation au sol. Il convient, par conséquent, d'estimer l'importance de la prédation des fruits et d'en tenir compte lors de l'évaluation.

#### Comparaison des 2 méthodes d'évaluation quantitative et limites

Nous avons effectué des essais comparatifs sur les pieds S<sub>4</sub> (DHP, 28,0 cm; projection du houppier: 42 m<sup>2</sup>) et Py<sub>1</sub> (DHP: 55 cm; projection: 49 m<sup>2</sup>). L'évaluation par comptage direct "in situ" a conduit à une sous-estimation de 55 fruits sur 336 (soit 16% de la production) dans le 1er cas et de 9 fruits (sur 589), soit 1,5%, dans le 2ème cas. Cette méthode a l'avantage d'être rapide. Toutefois, elle ne convient qu'aux arbres à feuillage léger ou étagé permettant une bonne visibilité des fruits ou infrutescences et aux arbres présentant des frondaisons assez dégagées de la végétation environnante, et permettant à l'observateur de prendre du recul. Enfin, la grosse taille des infrutescences (*Pycnanthus angolensis*) et l'épifrondicarpie (*Piptadeniastrum africanum*) facilitent le comptage.

La méthode d'évaluation par échantillonnage au sol, plus longue à réaliser, convient à un grand nombre d'espèces d'arbres, et plus précisément toutes les fois qu'il reste, en fin de production, et après le passage des animaux, une trace de fruit au sol: péricarpe, valve ligneuse... Elle apporte une meilleure évaluation de la production puisqu'elle permet de connaître la part des fruits immatures, avortés ou parasités. Cependant les deux méthodes ont des limites et, pour certaines espèces d'arbres, comme *Chlorophora* et *Turraeanthus*, il est difficile de déterminer la quantité exacte des fruits produits.

#### **- Espèces d'arbres à dissémination anémochore :**

Les surfaces à échantillonner sont plus grandes puisqu'une partie des diaspores tombe en dehors de la projection au sol du houppier.

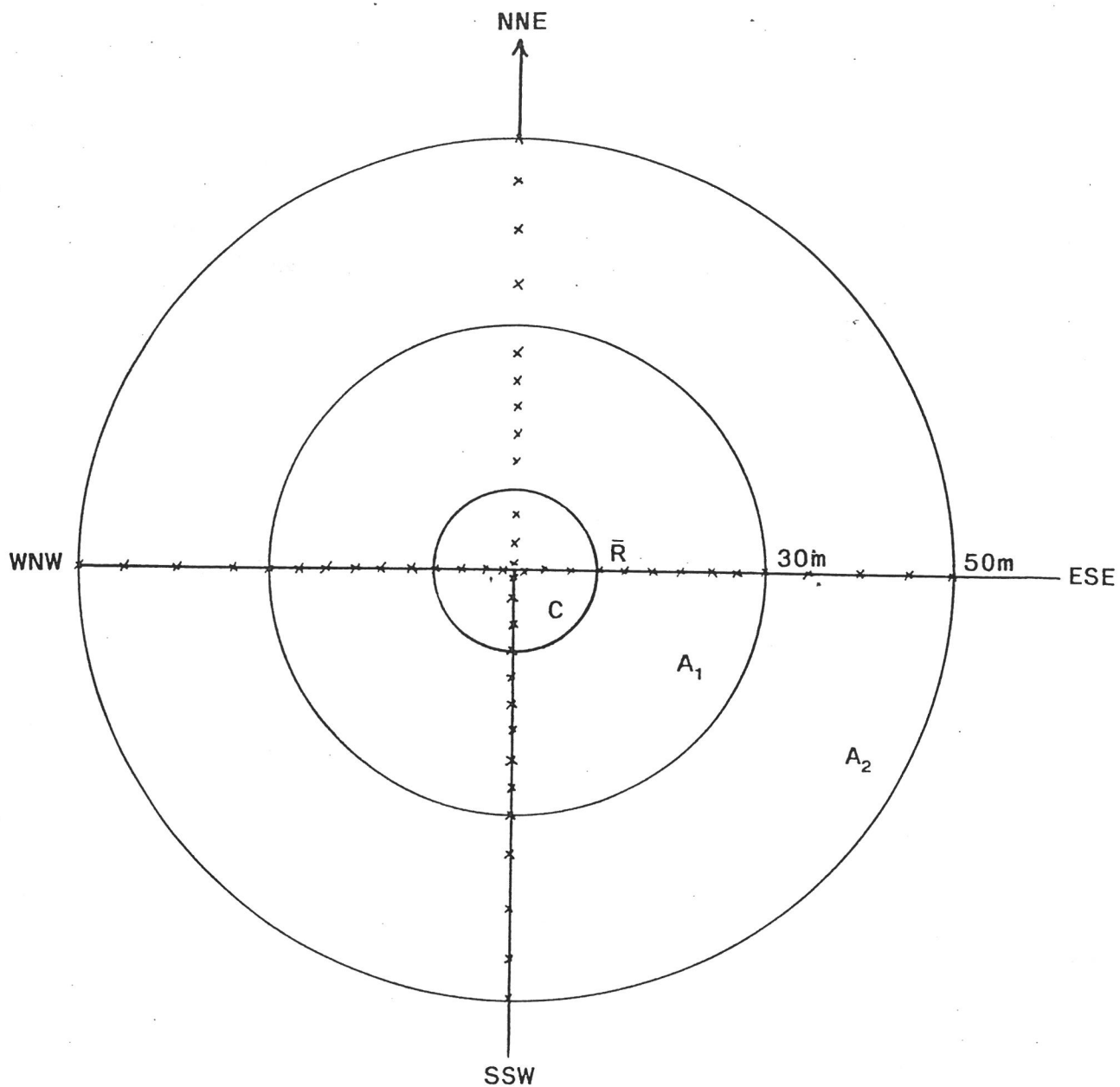


FIGURE 9. DISPOSITIF D'ECHANTILLONNAGE AU SOL MIS EN PLACE POUR L'EVALUATION DES FRUCTIFICATIONS ANEMOCHORES

- C : Projection au sol du houppier
- A<sub>1</sub> : Anneau 1
- A<sub>2</sub> : Anneau 2
- x : Carré-échantillon
- SSW-NNE : Axe des vents dominants

Nous avons tracé 4 transects orthogonaux à partir de la base du pied producteur, l'un des deux axes ainsi tracés étant celui des vents dominants. Les quadrats de 1 m<sup>2</sup> ont été disposés tous les 3 m dans un rayon de 30 m (anneau 1, de surface A<sub>1</sub>) et tous les 5 m jusqu'à la disparition des diaspores dans deux quadrats consécutifs, soit généralement une distance (D) de moins de 50 m (anneau 2, de surface A<sub>2</sub>) (Fig. 9).

Les surfaces à échantillonner sont calculées à partir du rayon moyen R et à partir de D:

$$\text{Surface houppier: } C = \pi R^2$$

$$\text{Surface anneau 1: } A_1 = \pi (30^2 - R^2)$$

$$\text{Surface anneau 2: } A_2 = \pi (50^2 - 30^2), \text{ si } D = 50 \text{ m.}$$

Pour des rayons moyens, égaux à 10 et 6 m, la surface C échantillonnée sera respectivement de 4% (n=12 quadrats) et de 7% (n=8); celle de A<sub>1</sub>, de 1,1% (n=28) et 1,2% (n=32); celle de A<sub>2</sub>, de 0,35% (n=16). Cette méthode ne donne donc qu'un ordre de grandeur pour A<sub>2</sub>. L'impact de cette imprécision sur l'évaluation quantitative de la fructification se révèle, à l'usage, atténuée par les réalités de terrain. Les résultats montrent, en effet, que la grande majorité des diaspores anémochores des espèces étudiées tombent sous le houppier et dans l'anneau 1.

Comme le souligne FORGET (1988), cette méthode présente l'inconvénient d'assimiler l'aire de répartition des diaspores à un disque alors qu'il s'agit en fait d'une ellipse déformée dans le sens des vents dominants. C'est pourquoi nous avons calculé la densité moyenne des graines /m<sup>2</sup> pour chacun des transects. Leur projection sur des axes orthogonaux permet de visualiser la déformation due aux vents.

*Etude du devenir des graines: parasitisme - prédation - dissémination.*

L'observation directe des consommateurs et/ou de leurs comportements alimentaires permet de déterminer les agents consommateurs et les agents disséminateurs ainsi que le mode d'action de ces derniers.

- Observations ponctuelles, sur les lieux de production, des animaux (grands oiseaux frugivores, écureuils, céphalophes, chiroptères frugivores, rongeurs) et des traces laissées par eux: grattage de sabot, traces d'incisives sur péricarpes et graines, arilles écrasés sur souches et bois mort au sol.

- Analyse de contenus digestifs (*Ceratogymna cylindricus*, *Tockus fasciatus*, *Myonycteris torquata* et *Hypsignathus monstrosus*), de contenus de bajoues (*Cercopithecus cephus*), de fèces (*Civettictis civetta*, Pteropodidae, Cephalophinae), de graines accumulées dans les gîtes d'*Atherurus africanus* (N=2 gîtes), de *Cricetomys emini* (N=5), de *Civettictis civetta* (N=4).

- Expériences de prédation: des fruits de *Turraeanthus africanus* (1 lot) et des graines d'*Austranella congolensis* (2 lots) ont été déposés sous la cime des pieds producteurs et leur prédation notée après une semaine.

- Expériences de nourrissage (animalerie, Institut National de Recherches Biologiques, Kinshasa): fruits de *Turraeanthus* proposés à *Heliosciurus rufi*, *Cricetomys emini*, *Civettictis civetta*, *Nandinia binotata*, *Perodicticus potto*, *Cephalophus monticola*, *Cephalophus dorsalis*.

Les dénombrements dans les quadrats des graines attaquées permet d'évaluer l'importance relative du parasitisme.

## Les cartographies

La dispersion des graines est difficile à évaluer. La méthode indirecte de la cartographie permet de connaître la répartition spatiale des plantules et des jeunes stades de régénération, celle-ci résultant de la distribution des graines dispersées.

- Une cartographie systématique des stades de régénération des 9 espèces étudiées a été pratiquée sur 4,5 ha: dans 11 parcelles du dispositif initial et dans 7 parcelles du dispositif complémentaire. Un quadrillage a été mis en place selon une maille de 100 m<sup>2</sup>, à l'aide de piquets placés tous les 10 m sur les bords des parcelles et d'une corde.

En raison de leur abondance, les plantules de *Gilbertiodendron*, *Gossweilerodendron* et *Piptadeniastrum* ont été cartographiées dans des placeaux plus petits.

Les stades ont été mesurés et étiquetés pour permettre leur suivi ultérieur (PL.I: 2, 3 & 4). Leur âge n'étant pas connu, nous avons défini arbitrairement des classes de hauteur et de diamètre en attribuant à chacune d'elles un symbole. Dans ce travail, nous appelons arbres les tiges de DHP  $\geq 20$  cm, baliveaux les tiges de  $10 < \text{DHP} < 20$  cm, perches, celles de  $5 < \text{DHP} < 10$  cm. Nous regroupons sous le terme de gaules (1) et (2) les plants dont le DHP est  $\leq 5$  cm pour une hauteur  $\geq 150$  cm et sous le terme de juvéniles (1) et (2) ceux de hauteur  $\leq 150$  cm (Tableau 7). Les plantules sont les stades autotrophes de l'année. Généralement elles mesurent de 15 à 25 cm de hauteur. Les plantules de 2 espèces font exception et mesurent à 1 an moins de 15 cm (*Piptadeniastrum africanum*) ou  $\approx 1$  m (*Chlorophora excelsa*).

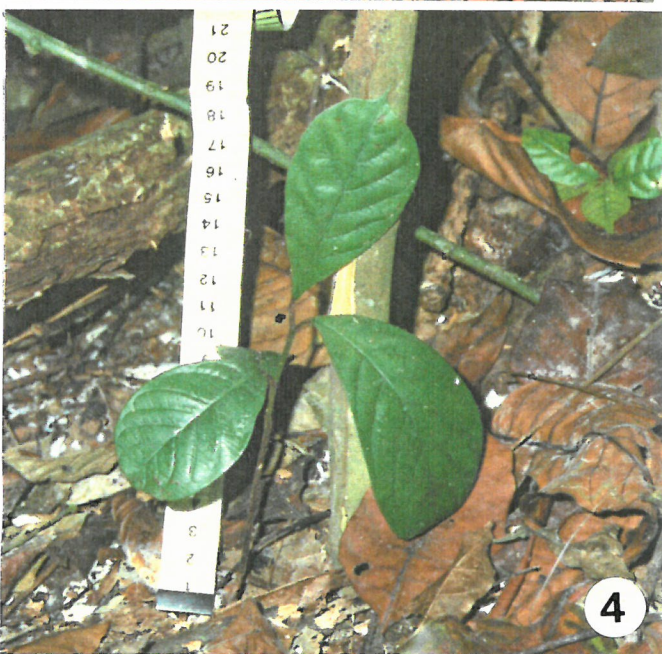
- La cartographie de la projection au sol des houppiers a été effectuée dans les parcelles B, D, E, F et G. Ces arbres ont été déterminés et leur DHP mesuré afin de permettre l'identification des arbres-perchoirs susceptibles d'intervenir dans la dissémination avichore ou cheiroptérochore.



1



2



4



3



5

PLANCHE I : METHODES

1. Dispositif de m<sup>2</sup>-échantillons sur l'axe des vents dominants
- 2, 3 & 4. Suivi de la croissance "in situ":
  - 2: *S.stipitata*, juvénile(1)
  - 3: *S.stipitata*, juvénile(2)
  - 4: *P.angolensis*, plantule.
5. Germination et croissance initiale: *T.africanus*, 15 mois: à l'ombre:(1), à mi-ombre:(2).

TABLEAU 7. CLASSIFICATION DES STADES DE REGENERATION EN CATEGORIES DE HAUTEUR ET DE DIAMETRE.

Symbole de cartographie	Hauteur (cm)	DHP (cm)	Dénomination
•	< 25	-	Plantule * <sup>1</sup>
★	25- 50	-	Juvénile(1) * <sup>2</sup>
○	50-150	-	Juvénile(2)
⊗	150-250	1- 5	Gaule (1)
●	> 250	1- 5	Gaule (2)
△	-	5-10	Perche
▲	-	10-20	Baliyeau
□	-	20-30	Arbré (jeune)
⊠	-	30-50	Arbre (moyen)
■	-	> 50	Arbre (gros)

\*<sup>1</sup> Plantule et juvéniles de 2 et 3 ans chez *Piptadeniastrum africanum*

\*<sup>2</sup> Plantule chez *Chlorophora excelsa*.

### *Techniques d'étude de l'établissement des plantules*

#### La germination : définition

GATIN (1924) dans ROUSTEAU (1983) confère au terme "germination" un sens large, à savoir: une première phase caractérisée par des phénomènes physiologiques, suivie d'une phase de croissance aboutissant à la mise en place de surfaces assimilatrices.

Dans le cadre de ce travail où seule la phase de croissance est perceptible, nous appelons germination le stade hétérotrophe durant lequel l'embryon se développe et plantule le stade autotrophe qui en résulte.



### Germination: étude en conditions naturelles

Nous avons adapté les modalités d'étude aux différentes espèces selon leur mode de dissémination et les effectifs dispersés.

- Des placeaux de suivi de germinations ont été délimités.

Pour les espèces d'arbres à distribution éparpillée, un premier placeau est constitué par la surface de la projection au sol de la couronne (ou d'une portion de couronne) du porte-graines. Le 2ème placeau est situé hors couronne; il s'agit en fait du reste de la parcelle (2000 à 2500 m<sup>2</sup>) dans le cas où les graines au sol sont peu nombreuses: *Autranella congolensis* (parc.I), *Turraeanthus africanus* (parc.H et I), *Staudtia stipitata* (parc.D) et *Pycnanthus angolensis* (parc. G et F), et, lorsqu'elles sont nombreuses, d'une surface restreinte: 40 m<sup>2</sup> pour *Chlorophora excelsa* (placeau B") ou 1256 m<sup>2</sup> pour *Piptadeniastrum africanum* (parc.B). Pour les espèces d'arbres à distribution grégaire, le placeau est situé entre deux pieds producteurs: *Gilbertiodendron dewevrei* (parc.D: 130 m<sup>2</sup>), *Terminalia superba* (parc.F: 430 m<sup>2</sup>) et *Gossweilerodendron balsamiferum* (parc.C: 500 m<sup>2</sup>).

- Des transects de germination d'un mètre de large ont été tracés à partir des pieds porte-graines S<sub>3</sub>, T<sub>E1</sub>, C<sub>A7</sub>, G<sub>Oc</sub> et P<sub>iB</sub> pour l'étude de la distribution dans le temps des germinations et de leur mortalité. La parcelle J consiste en un transect de 210 x 3m.

- Quatre cavités-dépotoirs de *Civettictis civetta* ont également servi à l'étude de la germination (et de la survie) des graines de Myristicaceae dispersées par la civette.

- Les variables étudiées sont:

- \* le type morphologique de la plantule
- \* les effectifs des germinations
- \* la répartition temporelle des germinations
- \* la répartition spatiale des germinations
- \* la présence ou l'absence des germinations en fonction du couvert herbacé (Maranthacées) ou de la litière (litière ou sol nu, litière de feuilles de bambous).

### Germination: étude en conditions expérimentales

Des essais de germinations ont été réalisés pour toutes les espèces sauf pour *Gilbertiodendron dewevrei*. En effet, suite à la fructification biennale de courte durée de cette espèce et à la courte durée de vie de ses graines, nous n'avons pas pu récolter ces dernières.

#### - Protocole expérimental général:

3 lots de 30 graines par espèce ont été placés en conditions contrôlées à une variable: l'intensité lumineuse. Les graines sont déposées dans un jardin, dans les conditions climatiques naturelles avec cependant un arrosage d'appoint en cas d'absence de pluie. Les graines les plus petites sont déposées dans des bacs ou des sachets de polyéthylène (P.L.I: 5), celles de grande taille, sur la terre nue. Le lot (1) est placé sous le couvert continu des arbres, le lot (2) sous un couvert léger, en bordure d'un milieu ouvert, le lot (3) en plein découvert. Les éclaircissements relatifs sont mesurés au solarimètre. Ils correspondent aux catégories xx, xo et o définies au chapitre II (cf. p.88).

#### - Protocole expérimental complémentaire:

*Autranella congolensis* et *Gossweilerodendron balsamiferum*: Un lot de 30 graines, recouvertes de terre, est placé sous couvert léger, le lot(2) du protocole général servant de témoin.

*Terminalia superba*: Des lots de graines sont placés sous couvert continu (xx) dans diverses conditions:

- \* lot témoin: terre de forêt (peuplement à *T.superba*)
- \* terre de forêt + litière de *T.superba*
- \* terre de forêt prélevée sous les Maranthacées géantes
- \* terre de forêt + broyat de rhizomes de Maranthacées

Deux lots de 30 graines, récoltées sous de jeunes producteurs (40 <DHP <45 cm), ont été mis à germer à mi-ombre, le lot (2) du protocole général (DHP voisin de 70 cm) servant de témoin.

*Piptadeniastrum africanum*: Deux lots de graines de provenance différentes (Kikiaka, milieu ouvert et Moenge, milieu forestier) ont été mises à germer dans les conditions d'éclaircissement (xo).

*Chlorophora excelsa*: Des lots de 30 graines ont été placées sur du coton:

- \* lot témoin placé à mi-ombre (xo)
- \* graines scarifiées placées à mi-ombre
- \* graines traitées à l'eau chaude, placées à mi-ombre
- \* graines placées à l'obscurité

- Variables étudiées:

\* L'apparition des germinations: Au sens donné par Côme (1968), une graine a germé lorsque la radicule a percé le tégument. Miquel (1987) préfère le critère "apparition de la tigelle". Notre étude expérimentale met en évidence la difficulté de choisir un critère commun aux différentes plantules; en effet, si chez *Austranella congolensis* la tigelle (hypocotyle) apparaît en premier et s'allonge d'une dizaine de cm avant de former la radicule par géotropisme (PL.XIII:2 & 5), chez *Turraeanthus africanus*, au contraire, la tigelle (épicotyle) n'émerge, d'entre les cotylédons charnus, que plusieurs jours après la sortie de la radicule. Aussi utiliserons nous le critère "percée des téguments de la graine" (par l'hypocotyle chez les germinations épigées, par la radicule chez les germinations hypogées).

\* L'effectif total des graines germées dans les différentes conditions du protocole mis en place.

\* La hauteur des plantules.

**Croissance initiale des plantules**

Nous avons étudié la croissance initiale sur une durée de 1 à 2 ans en conditions naturelles et en conditions expérimentales.

A cet effet nous avons suivi, selon le cas, 4 ou 7(\*) paramètres:

- la hauteur totale
- la longueur de l'hypocotyle (\*)
- la longueur de l'épicotyle (\*)
- la longueur du pivot (pour les plantules "in situ")
- le nombre de feuilles
- la nature des feuilles (simples ou composées)
- la surface foliaire (\*).

Pour l'ensemble des espèces étudiées en conditions expérimentales, excepté pour *Austranella congolensis*, la périodicité des observations a été bi-hebdomadaire ou hebdomadaire pendant la durée d'apparition des germinations:  $t = t_0 + 1-3$  mois, puis bi-mensuelle ou mensuelle jusqu'à  $t = t_0 + 6$  mois, enfin plus espacée jusqu'à:  $t = t_0 + 12$  à 24 mois.

Expérience menée pour *Austranella congolensis* en conditions naturelles: Nous avons transplanté 2 lots similaires de 5 plantules et juvéniles(1), le 1er sous couvert continu, le 2ème, à quelques mètres de distance, dans un chablis.

### ***Techniques d'étude de la croissance et de la survie des stades de régénération***

#### Méthodes de comptage

Un dénombrement exhaustif des baliveaux, perches, gaules et juvéniles (2) cartographiés a été effectué. Toutefois, en raison de leur abondance, les stades juvéniles(2) de *Gossweilerodendron balsamiferum* de la parcelle C et ceux de *Gilbertiodendron dewevrei* de la parcelle D ont été suivis sur des surfaces plus restreintes, respectivement de 500 m<sup>2</sup> et de 130 m<sup>2</sup>. Les plantules et juvéniles(1) de 31 placeaux de taille variable et classés en 5 catégories d'éclaircissement relatif, ont également fait l'objet de dénombrements périodiques.

#### Méthodes de mesures

Des mesures de diamètre ont été pratiquées en début et en fin d'étude sur les perches (N=47) et sur les baliveaux (N=40). Des mesures de croissance en hauteur et en diamètre ont été pratiquées pour les stades étiquetés, à savoir: plantules et juvéniles(1) (N=288), juvéniles (2) (N=147) et gaules (N=123). Tous les stades de moins de 4 m de hauteur ont été mesurés du sol à l'apex. Le diamètre de tous les stades a été mesuré à hauteur de poitrine (DHP), si possible et, sinon, au collet (D<sub>c</sub>).

#### Durée de l'étude et périodicité des comptages et mesures

Le suivi de croissance a duré de 24 à 28 mois dans le dispositif initial et de 12 à 16 mois dans le dispositif complémentaire. Les comptages et les mesures ont été effectués en novembre-décembre 1989, février-mars 1990, avril-mai 1990, juin-juillet 1990, novembre-décembre 1990, juin-juillet 1991 et mars 1992. Dans les conditions optimales (plant cartographié en novembre-décembre 1989), on a donc des résultats aux temps  $t_0$ ,  $t_0 + 3$ ,  $+ 5$ ,  $+ 7$ ,  $+ 12$ ,  $+ 19$  et  $+ 28$  mois; dans les conditions minimales on a 3 résultats:  $t_0$ ,  $t_0 + 12$  et un résultat intermédiaire.

## **2.4. Le traitement des données**

Le traitement des données a permis de cerner les capacités de production de chaque espèce et le devenir des graines produites.

### *Rythmes et capacités de production*

L'analyse graphique des observations phénologiques a permis de visualiser la durée des phénophases (durée de la floraison, délai de maturation et durée de la fructification sensu stricto) ainsi que la répartition temporelle des phénophases et de mettre en relation ces dernières avec la pluviométrie; enfin, de noter les rythmes individuels et spécifiques, les synchronismes ou les déphasages intra- ou interspécifiques.

L'étude morphologique des diaspores a permis de sérier celles-ci en catégories écomorphologiques (DANSEREAU et LEMS, 1957), en catégories logarythmiques de taille (JACKSON, 1981) et de les situer dans les classes établies par SABATIER (1983), et, pour les diaspores à dispersion anémochore, de calculer le rapport surface portante /poids. A partir de la teneur en matière sèche on calcule la biomasse annuelle moyenne (en fruits ou graines) d'un individu. Si l'on connaît le nombre de producteurs /ha et leur rythme de fructification, on peut calculer la biomasse à l'hectare pour une espèce donnée.

L'analyse des données du dispositif d'échantillonnage a permis une approche de la capacité de production individuelle et spécifique par l'étude des paramètres suivants:

- \* plus petit diamètre producteur
- \* proportion de fruits immatures et matures
- \* nombre moyen de fruits et de graines /production
- \* corrélation éventuelle entre quantité de diaspores produites et dimensions de l'individu (DHP).

### *Le devenir des graines*

La part relative de la prédation (sensu lato) ressort de l'analyse des données du dispositif d'échantillonnage au sol.

L'analyse de la dispersion a été réalisée à partir des observations et de l'étude des cartographies.

- Le type de dissémination (diffus ou agrégatif) a été déterminé d'après la loi de Poisson. Les agents de dispersion concernés et leur mode d'action ont été précisés. Rappelons que le transport zoochore peut être volontaire (synzoochore), involontaire après passage dans le tube digestif (endozoochore) ou involontaire externe (épizoochore). L'influence de la vitesse et de la direction du vent sur la dispersion anémochore a été étudiée.
- Les distances de dispersion ont été mesurées.
- L'efficacité de la dispersion est estimée à partir des effectifs dispersés et des distances de dispersion.

Les modalités de la germination ont été étudiées:

- Le délai de germination ou temps mis pour la 1ère germination,
- La vitesse de germination ou temps mis pour obtenir n /2 germinations (si n est l'effectif total des graines germées),
- Le taux de germination:  $T = n / 100$ ,
- Le type de plantule selon HLADIK et MIQUEL (1990).

Les modalités d'établissement et de croissance ont été analysées à partir des mesures et des comptages effectués.

- L'étude de la mortalité a permis de calculer le taux de survie de tous les stades de régénération. Taux de mortalité et de survie sont calculés par rapport à l'effectif initial.
- L'étude de la croissance a permis de faire correspondre l'âge et la hauteur de différents stades de régénération. Le taux d'accroissement moyen en hauteur a été calculé pour les plantules, juvéniles et gaules, et exprimé par rapport à la hauteur initiale des individus survivants à la fin de la période d'étude ( $N_{total} = 558$ ). Les individus qui ont diminué de hauteur suite à des traumatismes ont été inclus dans le calcul de l'accroissement moyen. C'est pourquoi nous avons noté également les accroissements extrêmes observés (minimal et maximal).
- Les taux de survie des germinations et des plantules - en relation avec les variables écoclimatiques - ainsi que les taux d'accroissement des différents stades de régénération - en fonction de l'éclairement relatif reçu - ont permis de préciser, pour chaque espèce, les microclimats obligatoires ou préférentiels et les éventuelles modulations temporelles spécifiques vis à vis du facteur lumière.
- Des profils structuraux de la régénération ont été établis. Ils traduisent les stratégies démographiques.

### *Le traitement statistique des données*

Pour le traitement des données nous avons utilisé les calculs de pourcentages et de taux et estimé les moyennes. Pour limiter les erreurs liées aux pesées, les diaspores inférieures à 1 g ont été pesées regroupées ( $n \geq 50$ ) et le résultat rapporté à l'unité:  $Y_n = Y \cdot E^n / n$ . Les mesures et les pesées (>1 g) ont été effectuées à l'unité ce qui permet de connaître la dispersion (écart-type):  $Y_n = Y_1 + Y_2 + \dots + Y_n / n \pm \sigma$ .

Le test du  $X^2$  (chi-deux) (SCHWARTZ, 1987) a permis de comparer deux moyennes entre elles et de préciser le degré de signification d'un caractère; l'analyse de variance (SCHWARTZ, 1987) de comparer plusieurs moyennes par les tests de F (PEARSON et HARTLEY) et de t (FISHER et YATES) (ANNEXE III).

### *Limites de la méthode utilisée.*

Suite à l'hétérogénéité très grande - aussi bien spatiale que temporelle - des phénomènes observés, un grand nombre d'observations et de mesures sont nécessaires pour dégager nettement les potentialités des différentes espèces. Or les surfaces prospectées dans la présente étude sont limitées. La durée des observations, écourtée d'un cycle annuel, est trop faible pour établir le comportement phénologique définitif des espèces et leur capacité de production. De plus, le petit nombre d'espèces étudié ne permet pas d'avoir une vue globale sur l'ensemble de la forêt étudiée.

Cependant différents modèles phénologiques ont pu être esquissés. La capacité de production et la biomasse de la production moyenne ont été déterminés pour chaque espèce. Les valeurs obtenues sont sous-estimées pour *Turraeanthus africanus* et pour *Chlorophora excelsa*, espèces pour lesquelles il serait nécessaire d'évaluer l'impact de la prédation des fruits. La dispersion, difficile à mesurer à cause des interférences entre les arbres, mais aussi à cause de la dispersion à grande distance (avichore et cheiroptérochore) est le plus souvent largement sous-estimée; en effet l'étude, basée essentiellement sur la cartographie des stades de régénération existant au temps de la recherche, n'intègre pas toujours les données concernant les graines qui n'ont pas germé, ni la mortalité des germinations et jeunes stades. Les principaux processus de germination et de croissance ont cependant été cernés, notamment les exigences spécifiques vis à vis de la lumière. Différentes stratégies de régénération ont été mises en évidence et l'hypothèse du continuum vérifiée.



CHAPITRE II

LE CADRE ECOLOGIQUE

ET

LES ESPECES D'ARBRES ETUDIEES

## 1. LE CADRE ECOLOGIQUE

### 1.1. Les caractéristiques du milieu

#### *Un relief vallonné*

Les forêts du Mayombe s'étendent sur les Monts de Cristal constitués par un ensemble de vieilles chaînes de montagne plissées dès le précambrien. Elles s'étirent du Gabon à l'Angola en passant par le Congo, l'enclave angolaise de Cabinda et le Bas-Zaïre. Les plis, fortement rabotés par l'érosion, ont donné naissance à un ensemble de collines dont les sommets atteignent 540 m au Zaïre et 930 m au Congo (VICAT et GIOAN, 1989). En forêt du Mayombe au Zaïre la direction privilégiée du réseau hydrographique est nord-sud, que ce soit pour les affluents du fleuve Zaïre, dont la Luki, ou pour les rivières du bassin du Shiloango.

#### *Un macroclimat de type tropical humide*

Désigné selon la classification de KOPPEN par la formule AW5, il est soumis au régime des alizés du Sud-Ouest et à l'influence du courant marin froid de Bengwela (HUMBLET, 1946). Le diagramme ombrothermique (Fig.10), établi à partir des moyennes mensuelles de la station de Luki calculées sur une période de 43 ans (1948 à 1992), montre 2 saisons bien tranchées: une saison des pluies de 7 mois (mi-octobre à mi-mai) et une saison sèche de 5 mois (mi-mai à mi-octobre). Les précipitations annuelles moyennes sont voisines de 1200 mm /an. La saison des pluies présente 2 maxima équivalents, voisins de 200 mm, en novembre-décembre et en mars-avril. Elle est caractérisée, entre décembre et février, par un creux pluviométrique, visible sur la figure 11, établie à partir des moyennes mensuelles, pour la période de septembre 1988 à mars 1992. La petite saison sèche dure 3 à 4 semaines, respectivement 27, 23, 26 et 19 jours pour les 4 années climatiques concernées.

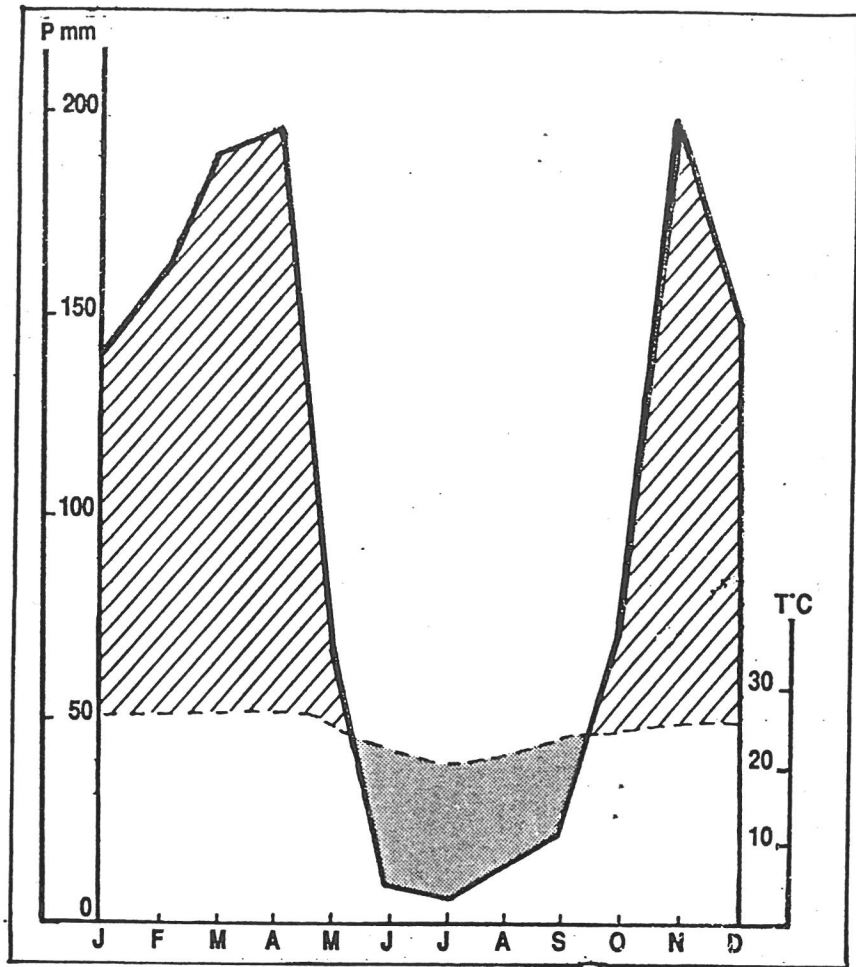


FIGURE 10. DIAGRAMME OMBROTHERMIQUE (STATION DE LUKI)  
Moyennes mensuelles pour la période 1948-1989.

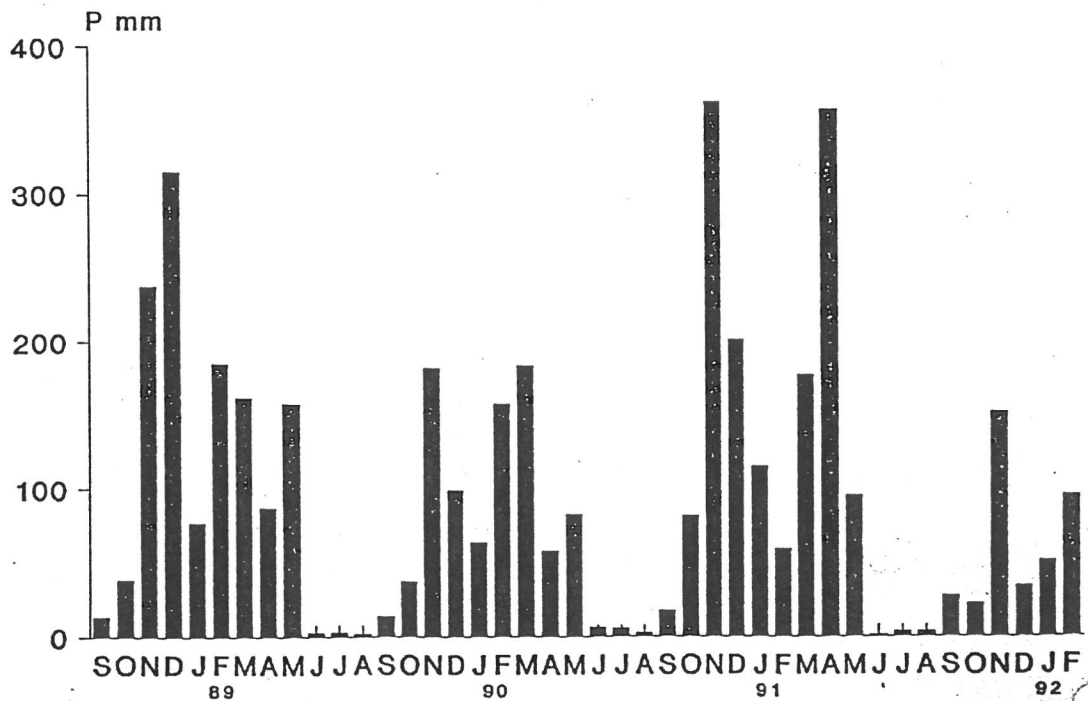


FIGURE 11. DIAGRAMME PLUVIOMETRIQUE (STATION DE LUKI)  
MOYENNES MENSUELLES DE SEPTEMBRE 1988 A MARS 1992.

La grande saison sèche est interrompue par de petites pluies (Tableau 8) et atténuée par une nébulosité élevée et des brouillards très fréquents (171 jours/an en moyenne). Les mois de juin et de juillet sont les plus secs. Ce macroclimat subit d'importantes variations locales et donne naissance à 2 mésoclimats principaux selon la position topographique: climat très humide à brouillards fréquents et vents faibles dans les vallées, et climat plus sec, à vents violents, sur les crêtes. DONIS (1954) soulignait déjà l'importance des climats locaux dans cette région

### *Une pluviométrie irrégulière*

La variabilité interannuelle des pluies est très forte pour la période 1948-1992 (Fig.12). L'année civile la plus pluvieuse est 1950, avec 1853 mm, et la moins pluvieuse 1953, avec 654 mm. Les hauteurs de pluie des 3 années calendaires de la période d'étude sont: 1006.6 mm (1989), 1220.3 (1990) et 1041.3 (1991). Si le 1er maximum pluviométrique a lieu chaque année en novembre-décembre, le deuxième est variable et peut même avoir lieu en février (1959) Il arrive aussi qu'il n'y ait qu'un seul maximum (1956-1957).

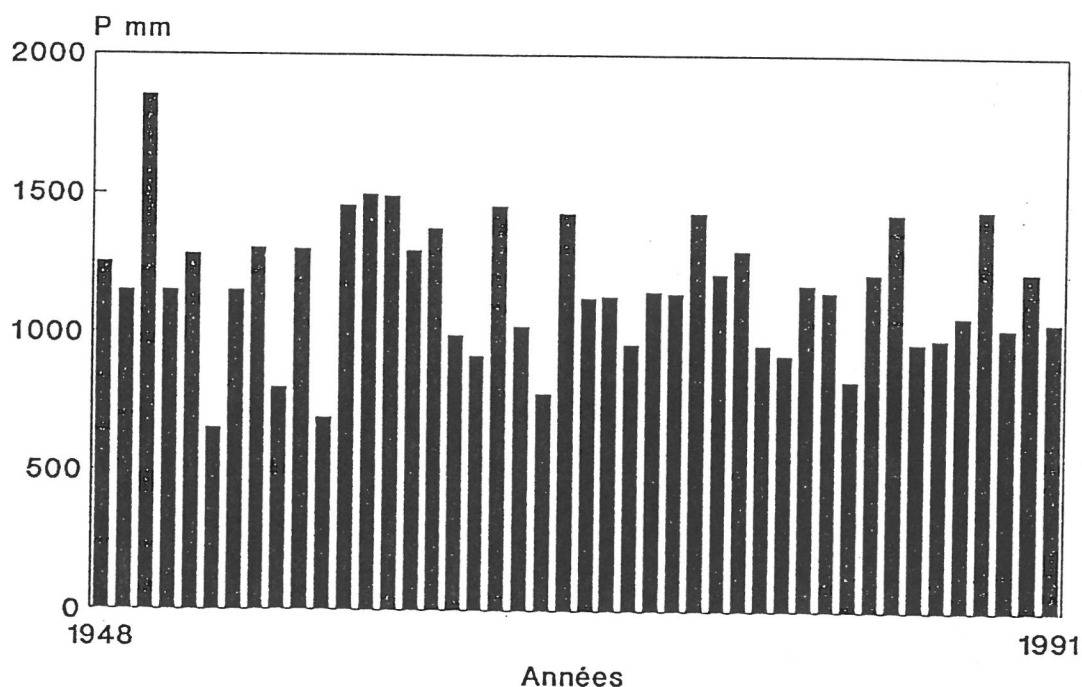


FIGURE 12. VARIABILITE INTERANNUELLE DE LA PLUVIOMETRIE (Station de Luki, 1948-1992)



### *Une température moyenne et une humidité relative de l'air élevées*

Les températures moyennes mensuelles varient peu durant la saison des pluies et tournent autour de 25 à 26°C; elles s'abaissent en saison sèche jusqu'à environ 20°C en juillet. L'amplitude thermique moyenne annuelle est donc de l'ordre de 6°C.

Les températures maximales journalières varient, en moyennes mensuelles, dans une fourchette de 29 à 32°C d'octobre à avril; la fourchette s'abaisse de 25 à 28°C de juin à septembre. Les températures minimales journalières, quant à elles, restent remarquablement égales de novembre à avril (entre 20 et 21°C); elles varient de 15 à 18°C de juin à septembre. Les nuits de la saison sèche sont donc fraîches et la température peut exceptionnellement s'abaisser jusqu'à près de 12°C. La température moyenne annuelle est de 24,5°C, la moyenne des maxima étant proche de 30°C et la moyenne des minima de 19°C (Tableau 8).

L'humidité relative de l'air est élevée durant toute l'année et la moyenne annuelle se situe entre 81 et 82%. Les variations suivent un rythme quotidien: très forte en fin de nuit (96%) l'humidité relative est minimale aux heures les plus chaudes (71% à 15 h) (Tableau 8).

La haute humidité relative, créée par le voisinage de la mer, ainsi que l'abaissement de la température pendant les mois de saison sèche concourent à atténuer la rigueur de ce régime tropical en maintenant un déficit de saturation relativement bas pendant la saison sèche (voisin de 8 mb).

### *Des vents forts périodiques*

Les vents sont habituellement très faibles en forêt du Mayombe, de vitesse horaire moyenne comprise entre 1 et 2 km/h. Cependant des rafales se produisent à certaines périodes.

L'analyse des données enregistrées à l'anémomètre totalisateur, de septembre 1988 à septembre 1991, montre, d'une part, que les intervalles à vents forts (pour lesquels le parcours  $V_0 > 15$  km, soit une vitesse horaire moyenne  $V_c > 3$  km /h), sont fréquents durant les mois d'octobre-novembre et de février-mars (Fig.13), et que, d'autre part, ils correspondent, dans plus de 90% des cas, aux après-midis. En effet, en forêt du Mayombe, les averses de fin d'après-midi sont fréquentes et sont souvent précédées de bourrasques. Enfin, on peut constater une variabilité inter-annuelle importante puisque le nombre de demi-journées à vents forts décroît de 1988 à 1991. On en compte, en effet, 34 pour le 2ème semestre 1988 contre 37 pour les 2 semestres de l'année 1989, 26 pour l'année 1990 et 3 seulement pour le 1er semestre 1991. La vitesse du vent décroît de même de 1988 à 1991. En effet, le parcours maximum du vent, lu à l'anémomètre, atteint respectivement 26,6 km en 1988 (soit  $V_c = 4,7$  km /h), 25,2 en 1989, 22,1 en 1990 et 18,3 en février 1991.

La vitesse et la direction des courants agitant les couches d'air voisines du sol ont inmanquablement des effets sur la dispersion des unités de dissémination anémochores. C'est pourquoi nous avons relevé les directions du vent indiquées par la girouette pendant les demi-journées à vents forts. Ces directions variant sans cesse, nous avons calculé les directions moyennes mensuelles (Tableau 9). Les vents forts soufflent en majorité du SSW en direction du NNE (51% des cas); cependant, ils balayent également un large secteur et proviennent des directions S (24%), WSW (10%), SW et SE (5%), et même ESE et SSE (2,5%).

### *Un ensoleillement faible*

La nébulosité est très élevée en forêt du Mayombe. Les moyennes, établies pour la période allant de 1958 à 1976, donnent un ensoleillement moyen de 3,3 h /jour. Les paramètres "rayonnement global" et "durée d'insolation" ont une saisonnalité très marquée avec des valeurs minimales en juillet, août et septembre.

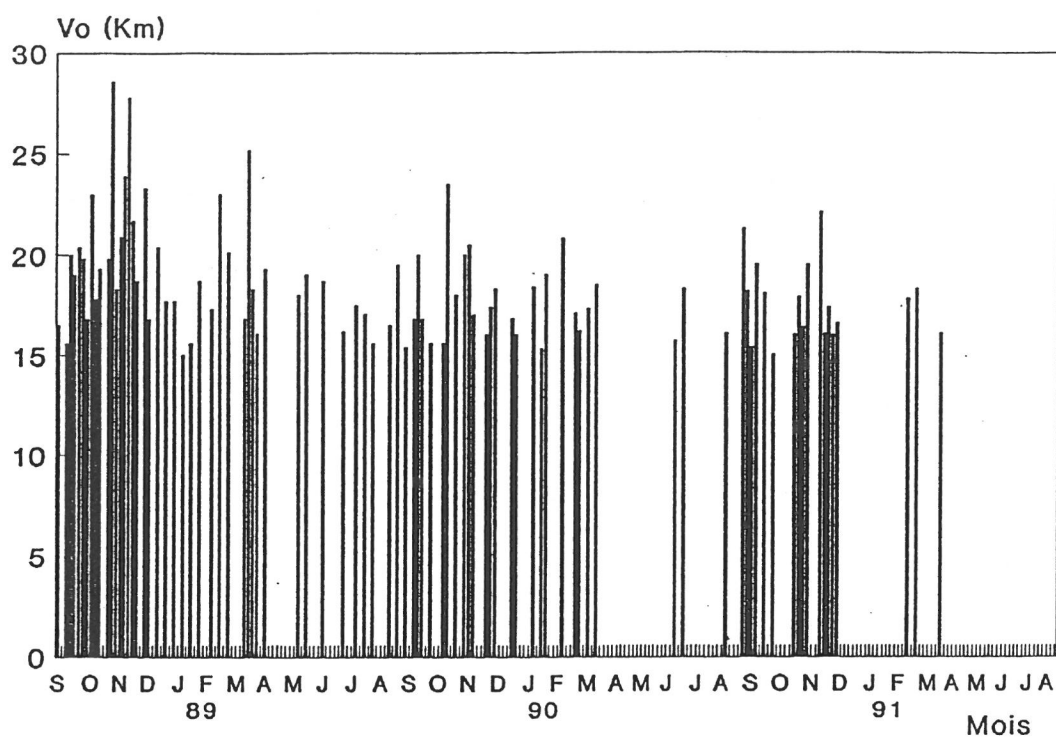


FIGURE 13. RELEVÉ DES PÉRIODES DE 6 HEURES À VENTS FORTS ENREGISTRÉES À L'ANÉMOMÈTRE TOTALISATEUR (Septembre 1988 à septembre 1991,  $V_o > 15$  km /6h)

TABLEAU 9. DIRECTIONS MOYENNES MENSUELLES DES VENTS FORTS calculées à partir des chiffres de code correspondants aux directions indiquées par la girouette (Station de Luki, forêt du Mayombe, 1988-1991).

	1988	1989	1990	1991
Juin	SSW	WSW	SSW	SSW
Juillet	SW	S	S	SW
Août	SSW	SSW	SSW	WSW
Septembre	SSW	S	SSW	SSW
Octobre	SSW	SSW	SSW	SSW
Novembre	SSW	SSW	S	-
Décembre	SSW	S	WSW	-
Janvier	S	S	SE	-
Février	SSW	SSE	WSW	-
Mars	S	SSW	SSW	-
Avril	S	SSW	ESE	-
Mai	S	SSW	SE	-



La radiation globale mensuelle oscille entre 400 cal/cm<sup>2</sup> au mois de mars et 190 cal/cm<sup>2</sup> en août-septembre. La moyenne annuelle du rayonnement global reçu par jour à la station de Luki (au sud du Mayombe) est de 296,7 cal /cm<sup>2</sup> soit 3,37 kWh /m<sup>2</sup>. Cette valeur est proche de celle de la station de Tshela (au nord du Mayombe) à savoir 3,14 kWh /m<sup>2</sup>. Ce sont les plus faibles valeurs moyennes journalières enregistrées pour les stations météorologiques du Zaïre (Moyenne: 4,58 kWh /m<sup>2</sup>, N = 35 stations) (Annexe IV).

Le rayonnement global reçu par une population végétale donnée est fonction de l'habitat et du microhabitat occupés. Les hauts de versant sont plus ensoleillés que les fonds de vallée et présentent une nébulosité minimale car les brouillards locaux ne les entourent en général que pendant la courte période pendant laquelle ils s'élèvent. La partie centrale d'un chablis multiple recevra une intensité de rayonnement solaire maximale alors que le sous-bois forestier sous couvert dense présentera des conditions d'ensoleillement minimales. Entre ces deux extrêmes, il existe un gradient de flux lumineux reçu. Ce dernier est fonction de la taille des trouées, de la fréquence des taches de lumière et des passages nuageux. L'éclairement est direct ou diffus.

Nous avons effectué des lectures au solarimètre dans différents placeaux (Tabl.10) et sérié en cinq catégories d'éclairement les microhabitats des jeunes stades de régénération.

### *Un sol hétérogène*

Les données géologiques et pédologiques des études de BAYENS (1938) et de VAN DAELE (1947) cités par VANGU (1978), distinguent entre les formations de la région côtière: zone littorale pauvre comportant des dépôts holocènes et donnant lieu à des sols argileux pauvres et zone sublittorale comprenant diverses sortes de grès, parfois calcaireux, et donnant lieu à des sols sableux, parfois sablo-argileux de couleur jaunâtre, et celles du système du Mayombe: structure plissée avec prédominance de gneiss et de

quartzites. BAYENS (1938) y distingue la zone de gneiss boisée qui présente des sols hétérogènes argileux rouges, oranges ou jaunes, la zone de gneiss pauvre aux sols pauvres de couleur rougeâtre, la zone de schistes fertiles comprenant une grande variété de schistes qui affleurent en minces bandes parallèles, la zone de schistes pauvres et la zone de schistes graphiteux formant une argile jaune de fertilité moyenne (Fig.14).

TABLEAU 10. CLASSIFICATION DES MICROHABITATS FORESTIERS ETUDIES SELON L'INTENSITE LUMINEUSE RECUE (Mesures effectuées entre 10 et 15h, au solari-mètre à sonde pyranométrique).

Microhabitats		Rayonnement solaire		
Symbole	Description (parcelles concernées)	Lectures instantanées (W /h /m <sup>2</sup> )		Lecture retardée Eclairement relatif(%)
		Min	Max	
xxx	couvert continu très dense pluristratifié (D)	4-6	12	1-5
xx	couvert continu dense ou bas de versant (B, D, F, H, I)	4-10	14-16	5-10
x	couvert continu léger haut de versant exposé volis, petit sentier parasoleraie 5 ans (C, E, G, H, J, K)	9-17	23-40	10-20
xo	couvert discontinu chablis simple périphérie chablis multiple, lisière parasoleraie 3 ans (A, B', E, G, J)	17-30	112-440	20-50
o	plein découvert partie centrale de chablis multiple défrichements (A, B'', E, champs)	18-50	580	50-100

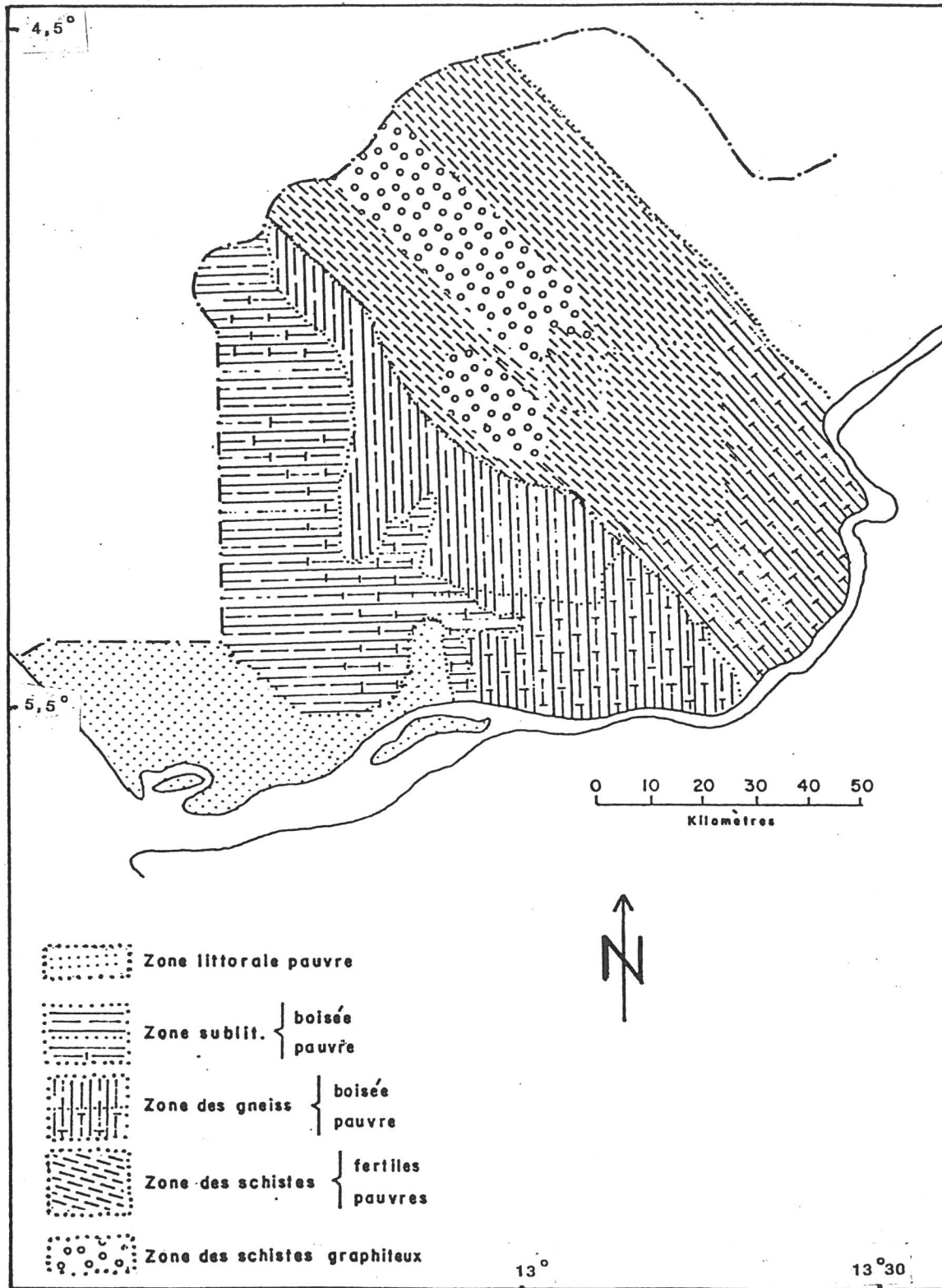


FIGURE 14.

CARTE LITHOLOGIQUE DU MAYOMBE

D'après BAYENS (1938) tiré de VANGU *et al.* (1982).

Le tableau 11 présente les résultats des analyses (pH et texture) que nous avons effectuées pour les échantillons de sol de 9 parcelles du dispositif d'étude.

TABLEAU 11. TEXTURE ET PH DES SOLS DE NEUF PARCELLES  
(Abréviations: Parc:parcelle, Gra:graviers, S: sables, gro:grossiers, f:fins, A:argiles, sabl: sableuse, fa:faible, fo:forte, Ht:Haut, V:versant)

Parc.	Situation	pH	Granulométrie					Texture
			Gra.	S.gro.	S.f.	Limon	A.	
A	Plateau	5,8	2	34	20	12	32	A.limono-sabl
B	Versant	3,8	1	39	19	6	35	A.limono-sabl
C	Ht de V. pente fo	3,7	0	38	27	5	30	A.limono-sabl
D	Vallée	5,2	3	25	21	13	38	A.sableuse
F	Versant pente fa	5,7	1	27	22	9	41	A.sableuse
G	Sommet	5,2	0	29	22	7	42	A.sableuse
H	Bas de V.	3,8	0	36	32	2	30	A.limono-sabl
I	Versant	3,7	1	52	23	4	20	A.limono-sabl
K	Versant	4,1	0	53	30	2	15	Sabl.limoneux

La proportion relative des éléments fins constituant la fraction minérale des échantillons permet de classer ceux-ci, selon leur texture, en trois types de sols d'après le diagramme de USDA dans RAMADE (1987):

- Argile sableuse à forte proportion en éléments fins. Celle-ci est voisine de 50 % dans les parcelles D, F et G.
- Argile limono-sableux. Le taux des éléments fins varie entre 24 et 44 % dans les parcelles A, B, C, H et I.
- Sable limoneux, pauvre en éléments fins ( $\leq 20\%$ ), à forte proportion de sables. Le taux de sables est  $>80\%$  dans la parcelle K.

Les parcelles D, F et G présentent donc de fortes capacités de rétention en eau et la parcelle K la plus faible. Les pH les plus acides (3,7 à 4,3) correspondent aux versants pentus et lessivés et les moins acides (5,2 à 5,8) aux plateaux, pentes faibles et bas-fonds.

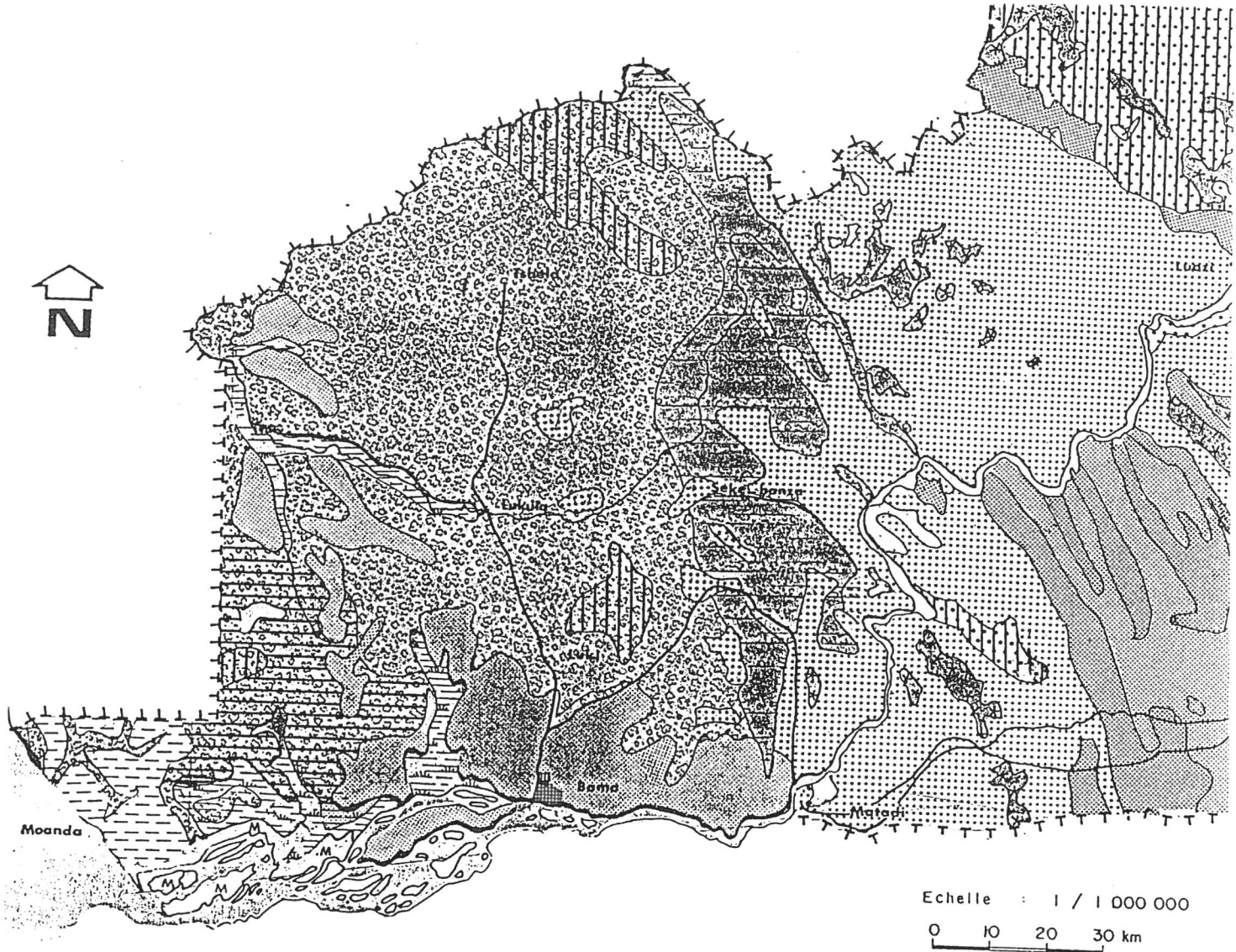
## 1.2. Les facteurs biotiques

Le relief accidenté favorise la diversité des biotopes: collines et petites montagnes, vallées hautes ou basses, cours d'eau permanents ou temporaires. Les conditions climatiques sont favorables aux formations végétales de type forestier. Cependant les précipitations se situent à la limite inférieure permettant le maintien d'une forêt dense ombrophile, d'où la présence du front forêt-savane.



### *Une mosaïque forestière*

Comme les sols, la végétation est hétérogène. Les collines du Nord sont fertiles et boisées, celles du sud sont plus pauvres. Les forêts y sont interrompues par des clairières à savanes herbeuses et des plateaux couverts de savanes boisées. Les forêts, fortement secondarisées, renferment quelques îlots de forêt primaire peu perturbée, dans les endroits peu accessibles, au nord-est du massif et dans la réserve de Luki (Fig.15).



La végétation de la forêt du Mayombe, au Zaïre, a été étudiée par DONIS (1948), LEBRUN et GILBERT (1954), LETOUZEY (1972), MAUDOUX (1954), SCHNELL (1976), celle de la réserve de Luki par LUBINI (1984). Composée d'un mélange d'essences sempervirentes et caducifoliées, elle appartient à la forêt ombrophile planitiaire guinéo-congolaise semi-sempervirente selon la classification faite par WHITE (1986). Comme le dit CUSSET (1989), pour la forêt du Mayombe congolais, "il est difficile de savoir si elle relève des types relativement humides ou des types relativement secs de WHITE". Selon CUSSET (1989), s'appuyant sur la classification proposée par LEBRUN et GILBERT (1954), la composition floristique situe la forêt yombe au Congo à la limite entre les forêts sempervirentes des *Strombosio-Parinarietea* (ordre des *Gilbertiodendretalia dewevrei*) et des forêts semi-caducifoliées des *Piptadenio-Celtidetalia*. Cela semble le cas également pour notre site d'étude, qui est le prolongement de cette forêt.









**VEGETATION AQUATIQUE**

-  Mangrove à *Avicennia* et *Rhizophora* Mangle
-  Forêt inondée et papyrus



**STEPPE**

-  Steppes Kalahariennes à *Loudelia arundinacea*
-  Steppes atlantiques à *Ctenium* et *Sporobolus*




**SAVANES HERBEUSES**

-  Sur sols lourds à *Hyparrhenia* et *Pennisetum* denses
-  Sur sols variés à *Hyparrhenia* dense
-  Sur sols sableux à *Hyparrhenia* peu dense
-  Savanes dégradées à *Andropogon*, *Sporobolus*, *Loudelia*
-  Savanes très dégradées : MAKANGA
-  Savanes atlantiques à *Palmar* *Hyphaene*

**SAVANES ARBUSTIVES**

-  Sur sols sablo-argileux : NSEKE et forêt-galerie *Hyparrhenia* + *Syzgium*
-  Sur sols sableux : MUKWATI *Hyparrhenia* + *Erythrophleum*

**FORETS CLAIRES**

-  Forêt Bataké peu défrichée
-  Massifs denses primaires
-  Forêt dégradée et jachères forestières

**FORETS DU MAYUMBE**





-  Forêt primaire peu défrichée
-  Forêt secondaire, intensément défrichée, Exploitation de *Limba* et *Palmer* *Elois*
-  Forêt dégradée avec savanes
-  Forêt littorale peu défrichée Exploitation de *Niolo* et *Kombala*

FIGURE 15. LA VEGETATION DU BAS-FLEUVE  
Source: Atlas du Zaïre, 1984.

Il ressort de nos observations de terrain et des relevés floristiques effectués dans cinq parcelles de forêt très peu perturbée (C, D, H, I, K) que, parmi les nombreuses espèces peuplant les strates arborescentes, prédominent les Caesalpiniaceae, parmi lesquelles: *Cynometra spp*, *Hylodendron gabunense*, *Hymenostegia spp*, *Julbernardia spp*, *Oxystigma oxyphyllum*. Certaines constituent des peuplements denses; une seule espèce domine alors la voûte forestière. C'est le cas d'espèces commerciales comme *Gossweilerodendron balsamiferum* (parcelles K et C) ou *Gilbertiodendron dewevrei* (parcelle D) ou non commerciales comme *Gilletiodendron kisantuense*. La famille des Meliaceae est bien représentée également avec *Entandrophragma spp*, *Guarea spp*, *Khaya anthoteca*, *Lovoa trichilioides* et *Turraeanthus africanus*. On trouve également des Bignoniaceae (*Spathodea campanulata*), Chrysobalanaceae (*Parinari glabra*), Clusiaceae (*Allanblackia floribunda*, *Symphonia globulifera*), Euphorbiaceae (*Discoglyprena caloneura*, *Uapaca spp*), Myristicaceae (*Staudtia stipitata*, *Coelocaryon botryoïdes*), Olacaceae (*Ongokea gore*, *Strombosia glaucescens*), Sapindaceae (*Ganophyllum giganteum*, *Zanha golungensis*), Sapotaceae (*Autranella congolensis*, *Gambeya spp.*).

Les relevés floristiques des strates arborescentes des parcelles de forêts secondaires (B, D, E, F, G, J) montrent que le jeune recrû forestier peut être dominé par *Musanga cecropioides* (Moraceae) (parasoleraie, parcelle J). Le palmier à huile *Elaeis guineensis* (Arecaceae) est omniprésent. Contrairement à *Pteleopsis hylodendron* (Combretaceae) plutôt rare, *Terminalia superba* est très répandu. Présent dans les six formations secondaires étudiées, il constitue parfois des peuplements denses (parcelles E, F, G). La famille des Moraceae est bien représentée par *Antiaris welwitschii*, *Milicia excelsa*, *Ficus mucoso*, *Ficus spp.*, *Trilepisium madagascariense*. On trouve de nombreuses autres espèces caractéristiques des formations secondaires: *Lanea welwitschii* (Anacardiaceae), *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Canarium schweinfurthii* (Burseraceae), *Dialium spp*

(Caesalpiaceae), *Macaranga spinosa* (Euphorbiaceae), *Erythrina* spp. (Fabaceae), *Harungana madagascariensis* (Hypericaceae), *Piptadeniastrum africanum*, *Newtonia leucocarpa* (Mimosaceae), *Blighia welwitschii* (Sapindaceae), *Hannoa klaineana* (Simaroubaceae), *Cola brunelii*, *Cola* spp, *Nesogordonia leplaei* (Sterculiaceae), *Celtis* spp (Ulmaceae).

Enfin, il ressort de nos relevés de nombreuses espèces communes aux cortèges floristiques primaire et secondaire, principalement des Anacardiaceae, Annonaceae et Mimosaceae (Tableau 12). On note également la présence de plusieurs genres endémiques guinéo-congolais cités par WHITE (1983): *Antrocaryon*, *Coelocaryon*, *Discoglyprena*, *Gilbertiodendron*, *Gossweilerodendron*, *Hylodendron*, *Oxystigma*, *Turraeanthus*, confirmant l'appartenance de cette flore à la phytochorie guinéo-congolaise.

Les espèces d'arbustes les plus fréquemment rencontrées dans nos parcelles d'étude sont présentées dans le tableau 13. La présence des genres *Bridelia*, *Mallotus* et *Trema*, pionnières éphémères (MANGENOT, 1956), traduit le caractère jeune de la forêt étudiée.

La strate herbacée est très clairsemée en forêt primaire et comprend principalement des Acanthaceae, des Commelinaceae (*Palisota* spp), des Connaraceae (*Cnestis* spp), des Zingiberaceae (*Aframomum stipulatum*, *A. polyanthum*, *Costus afer*), des Maranthaceae: *Haumania* spp, *Hypselodelphis scandens*, *Maranthochloa* spp, et des Ptéridophytes. Parmi les lianes figure *Gnetum africanum* (Gnetaceae). En forêt perturbée, au contraire, la strate herbacée est très dense et les lianes comme *Landolphia* spp (Apocynaceae), *Cissus* spp (Vitaceae) y prolifèrent. *Gigantochloa scandens* forme des peuplements très denses de 2 à 3 m de hauteur, envahissant certains défrichements (parcelle D) ou chablis multiples (parcelle E) et gagnant les strates arbustives voisines. Dans la parcelle A, soumise aux feux annuels, la strate herbacée est surtout composée de Poaceae (*Panicum* spp).



TABLEAU 12. ESPECES D'ARBRES COMMUNES AUX FORETS PRIMAIRES ET SECONDAIRES  
(D'après les relevés floristiques des strates arborescentes effectués dans 10 parcelles d'étude)

---

Anacardiaceae	<i>Antrocaryon mannanii</i> <i>Lanea welwitschii</i> <i>Pseudospondias longifolia</i> <i>Pseudospondias microcarpa</i> <i>Sorindeia gillettii</i>
Annonaceae	<i>Xylopia aethiopica</i> <i>Xylopia hypolampra</i> <i>Xylopia</i> spp. <i>Polyalthia suaveolens</i> <i>Monodora myristica</i>
Apocynaceae	<i>Funtumia elastica</i> <i>Funtumia latifolia</i>
Burseraceae	<i>Dacryodes buettneri</i> <i>Dacryodes edulis</i>
Ebenaceae	<i>Diospyros</i> spp.
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus polyanthus</i> <i>Ricinodendron heudelotii</i>
Fabaceae	<i>Pterocarpus tinctorius</i>
Lecythidaceae	<i>Combretodendron africanum</i>
Meliaceae	<i>Trichilia gilgiana</i> <i>Trichilia prieureana</i> <i>Carapa procera</i>
Mimosaceae	<i>Albizia ferruginea</i> <i>Albizia gummifera</i> <i>Pentaclethra eetveldeana</i> <i>Pentaclethra macrophylla</i>
Myristicaceae	<i>Pycnanthus angolensis</i>
Rutaceae	<i>Zanthoxylum gillettii</i> <i>Zanthoxylum welwitschii</i>
Sapindaceae	<i>Deinbollia</i> spp.
Sterculiaceae	<i>Sterculia tragacantha</i>

---

TABLEAU 13. PRINCIPALES ESPECES D'ARBUSTES PRESENTES DANS LE SOUS-BOIS FORESTIER

---

AGAVACEAE	<i>Dracaena mannii</i>
ANNONACEAE	<i>Xylopi</i> sp.
EBENACEAE	<i>Diospyros</i> spp.
EUPHORBIACEAE	<i>Bridelia atroviridis</i>
	<i>Bridelia ferruginea</i>
	<i>Mallotus oppositifolius</i>
	<i>Microdesmis puberula</i>
FLACOURTIACEAE	<i>Caloncoba welwitschii</i>
LEEACEAE	<i>Leea guineensis</i>
MELIACEAE	<i>Trichilia heudelotii</i>
MORACEAE	<i>Myrianthus arboreus</i>
	<i>Myrianthus angolensis</i>
OLACACEAE	<i>Olax latifolia</i>
PASSIFLORACEAE	<i>Barteria fistulosa</i>
RUBIACEAE	<i>Grumilea</i> spp.
	<i>Corynanthe paniculata</i>
SAPINDACEAE	<i>Chytranthus</i> sp.
	<i>Eriocoelum</i> spp
SIMAROUBIACEAE	<i>Quassia undulata</i>
STERCULIACEAE	<i>Cola</i> spp.
ULMACEAE	<i>Trema guineensis</i>

---

***Une flore ligneuse principalement zoochore***

Nous avons déjà souligné l'importance de la flore zoochore et des relations flore-faune dans les forêts tropicales humides. Le tableau 14 présente les principales familles zoochores de la réserve, classées selon leur richesse spécifique et générique en arbres zoochores. Pour chaque espèce, nous décrivons sommairement le fruit et citons les principaux consommateurs connus. A cette fin, nos observations ont été complétées par les indications fournies pour les mêmes espèces par ALEXANDRE (1978), CHARLES-DOMINIQUE (1971, 1978), DUBOST (1984), FEER (1988), GAUTIER-HION (1980, 1984), GAUTIER-HION *et al.* (1985 a).

TABLEAU 14. APERCU SUR LA FLORE LIGNEUSE ZOOCHORE DE LUKI (ZAIRE)

Fruit	Noms scientifique, vernaculaire et commercial (en gras)	Consommateurs	
FAMILLE DES ANNONACEAE			
faux-fruit énorme, jaune nombreuses gr	<i>Anonidium mannii</i>	Mbulu kipenze	céphalophes primates potto éléphant
fruit drupacé noir 1 gr	<i>Enantia pilosa</i>	Muamba mbuaki	ruminants
fruit drupacé violacé 1 gr	<i>Polyalthia suaveolens</i>	Muamba ndombe	oiseaux primates céphalophes
grosse baie nb ses gr pulpe blanche	<i>Monodora myristica</i>	Mumbende bende	chimpanzé éléphant
	<i>Monodora angolensis</i>	Divinia monodora	chimpanzé
idem pulpe jaune	<i>Isolona brunelii</i>	Divinia isolona	chimpanzé
follicule	<i>Xylopi aethiopica</i>	Mukala!	oiseaux primates
valves intérieur rouge	<i>Xylopi hypolampra</i>	Lukangua matiti fioti!	céphalophes
graines arillées	<i>Xylopi rubescens</i>	Pangi ya mukala	oiseaux primates
	<i>Xylopi spp</i>		!
FAMILLE DES MORACEAE			
fruit drupacé rouge 1 noyau	<i>Antiaris welwitschii</i>	Tsangu Ako	ruminants oiseaux
sycone jaune rougeâtre à akènes	<i>Ficus mucuso</i>	Kimbidi	céphalophes chiroptères potto nandinie
	<i>Ficus cyathispula</i>	Zingila	oiseaux primates

Fruit	Noms scientifique, vernaculaire commercial (en gras)	Consommateurs
-------	--	---------------

FAMILLE DES ANNONACEAE

faux-fruit énorme,jaune nombreuses gr	<i>Anonidium manni</i>	Mbulu kipenze	céphalophes primates potto éléphant
fruit drupacé noir 1 gr	<i>Enantia pilosa</i>	Muamba mbuaki	ruminants
fruit drupacé violacé 1 gr	<i>Polyalthia suaveolens</i>	Muamba ndombe	oiseaux primates céphalophes
grosse baie nb ses gr pulpe blanche	<i>Monodora myristica</i>	Mumbende bende	chimpanzé éléphant
	<i>Monodora angolensis</i>	Divinia monodora	chimpanzé
idem pulpe jaune	<i>Isolona brunelii</i>	Divinia isolona	chimpanzé
follicule	<i>Xylopia aethiopica</i>	Mukala!	oiseaux primates
valves intérieur rouge	<i>Xylopia hypolampra</i>	Lukangua matiti fioti!	céphalophes
	<i>Xylopia rubescens</i>	Pangi ya mukala	oiseaux primates
graines arillées	<i>Xylopia spp</i>		!

FAMILLE DES MORACEAE

fruit drupacé rouge 1 noyau	<i>Antiaris welwitschii</i>	Tsangu Ako	ruminants oiseaux
sycone jaune rougeâtre à akènes	<i>Ficus mucoso</i>	Kimbidi	céphalophes chiroptères potto nandinie
	<i>Ficus cyathispula</i>	Zingila	oiseaux primates

fruit drupacé violacé 1 gr	<i>Trilepisium madagascariense</i>	Nsekene	civette ruminants
faux-fruit charnu jaune-vert	<i>Milicia excelsa</i>	Kambala Kambala	ruminants chiroptères
nombreuses graines de petite taille	<i>Musanga cecropioides</i>	Senga Parasolier	chiroptères ruminants nandinie primates potto
faux-fruit charnu gros	<i>Myrianthus arboreus</i>	Mbuba	gorille chimpanzé perroquets éléphant
	<i>Myrianthus preussii</i>	Pangi mbuba	gorille
faux-fruit énorme, vert	<i>Treculia africana</i>	Niania nzanza	buffle éléphant

FAMILLE DES EUPHORBIACEAE

fruit drupacé verdâtre 1 noyau 3 à 5 gr à sillons	<i>Ricinodendron heudelotii</i>	Nsanga nsanga Essessang	cephalophes guib potto
	<i>Uapaca guineensis</i>	Nsamvi Rikio	primates potto nandinie
	<i>Uapaca sp.</i>	Nsamvi Rikio	éléphant
fruit drupacé noir à 1 gr	<i>Drypetes paxii</i>	Nkakala	oiseaux écureuils athérure primates ruminants
petite drupe rouge 1 noyau	<i>Microdesmis puberula</i>	Tadi tadi	oiseaux
capsule jaune 1 gr noire	<i>Macaranga spinosa</i>	Nsiasia	oiseaux
capsule tricoque arille rouge	<i>Discoglypremma caloneura</i>	Dibindi	oiseaux

---

FAMILLE DES RUBIACEAE

---

fr drupacé vert	<i>Brenania brieyi</i>	Mvandi	ruminants
faux-fruit charnu jaune nombreuses gr pulpe fibreuse	<i>Nauclea diderrichii</i>	Ngulu maza <b>Bilinga</b>	homme chiroptères primates céphalophes
petite drupe	<i>Canthium oddonii</i>	Mbuta	oiseaux
grosse baie nbses gr	<i>Rothmannia hirsuta</i>	Dilenge	primates homme
	<i>Rothmannia longiflora</i>	Lenge ya mika	écureuils
	<i>Rothmannia macrocarpa</i>	Nzonzanga	

---

FAMILLE DES CLUSIACEAE

---

énorme baie jaune- brun à latex 40 - 100 gr grosses brunes	<i>Allanblackia floribunda</i>	Nionzo	nandinie
gros fruit bacciforme 2-4 gr pulpe jaune	<i>Garcinia kola</i> <i>Garcinia epunctata</i>	Mungadila Bangu	homme écureuils primates
grosse drupe 1 ny 1-4 gr. pulpe fibreuse	<i>Mammea africana</i>	Mboza <b>Oboto</b>	primates éléphant céphalophes
gros fr drupacé 3 - 18 gr. pulpe jaunâtre	<i>Pentadesma butyracea</i>	Pangi mungadila <b>Kiasose</b>	éléphant
gros fr drupacé 1- 3 gr. arille fibreuse	<i>Symphonia globulifera</i>	Muangu muangu <b>Ossol</b>	primates céphalophes

---

FAMILLE DES SAPINDACEAE

---

drupe orangée 1 noyau chair sucrée	<i>Ganophyllum giganteum</i>	Zembila	civette primates athérure homme
	<i>Zanha golungensis</i>	Pensi pensi	primates écureuils oiseaux
fruit drupacé orangé 1 gr chair sucrée	<i>Deinbollia grandifolia</i>	Tsengele	oiseaux primates
capsule tricoque 3 gr noires arille jaune	<i>Blighia welwitschii</i>	Nguba Axonong	oiseaux écureuils
	<i>Blighia unijugata</i>	Nguba kote Axonong	ruminants
arille rouge	<i>Eriocoelum microspermum</i>	Kote	ruminants

---

FAMILLE DES MELIACEAE

---

capsule orangée plusieurs graines	<i>Guarea cedrata</i>	Ngongo Bosse	
	<i>Guarea thompsonii</i>	Pangi ngongo Bosse foncé	calaos
capsule jaune 2-7 gr	<i>Turraeanthus africanus</i>	Ngongo inda Avodire	ruminants athérure
capsule jaune 6 gr arille rouge	<i>Trichilia prieuriana</i>	Bula pembe	oiseaux primates
	<i>Trichilia heudelotii</i>	Kwa dia nkaka	
	<i>Trichilia gilgiana</i>	Pangi soko	athérure ruminants primates oiseaux

---

FAMILLE DES ANACARDIACEAE

drupe violacée 1 ny à 1-2 gr chair sucrée	<i>Pseudospondias microcarpa</i>	Nzuza	primates calaos
	<i>P. longifolia</i>	Pangi Nzuza	primates céphalophes
petite drupe	<i>Sorindeia claesensis</i>	Bula	oiseaux
petite drupe noire acide	<i>Lannea welwitschii</i>		oiseaux
fr drupacé fibreux ny épais 5 gr	<i>Antrocaryon nannanii</i>	Mungongo Onzabili	ruminants

FAMILLE DES SAPOTACEAE

petite baie 1-2 gr	<i>Manilkara castelsii</i>	Pangi lenge	-
grosse baie jaune orangé à 5 gr brillantes	<i>Gambeya africana</i>	Lenge Longhi	athérure ruminants
	<i>Gambeya lacourtiana</i>	Mbamvu Longhi	potamochère céphalophes
grosse baie brunâtre 1 gr brill.	<i>Autranella congolensis</i>	Kungulu Mukulungu	rongeurs éléphant
grosse baie jaunâtre 1 à 3 gr.	<i>Tieghemella heckelii</i>	Tsania nkazu Makore	éléphant

FAMILLE DES BURSERACEAE

drupe pulpe violacée	<i>Canarium schweinfurthii</i>	Bidikila Aiele	singes éléphant oiseaux ruminants
	<i>Dacryodes buettneri</i>	Safu kala Ozigo	ruminants primates oiseaux
rose violacé	<i>Dacryodes edulis</i>	Safu Iganga	homme civette ruminants



bleu foncé	<i>Santiria trimera</i>	Pangi safu	primates écureuils céphalophes
------------	-------------------------	------------	--------------------------------------

FAMILLE DES MYRISTICACEAE

fruit capsulaire à péricarpe fibreux jaune	<i>Coelocaryon botryoides</i>	Lomba nkumbi Ekoune	! civette ! ! athérure ! ! rat de Gambie
1 gr à arille	<i>Pycnanthus angolensis</i>	Lomba Ilomba	! ! ruminants ! ! calaos
rouge	<i>Staudtia stipitata</i>	Sunzu-menga Niove	! ! touraco ! ! primates

FAMILLE DES FLACOURTIACEAE

faux-fruit 200-300 gr	<i>Caloncoba welwitschii</i>	Kwakwa	homme singes
capsule arille rouge	<i>Scottellia coriacea</i>	Sikoti Oodoko	oiseaux

FAMILLE DES IRVINGIACEAE

drupe charnue fibreuse	<i>Irvingia grandifolia</i> Engl.	Ntessi Olene	potamochère céphalophes
	<i>Irvingia robur</i> Mildbr	Muebanzau	éléphant
drupe 1 gr oléag.	<i>Klainedoxa gabonensis</i> Pierre	Kuma kuma Eveuss	rongeurs éléphant primates

**Une faune frugivore prédominante**

Certains mammifères de la réserve ont un régime entomophage bien connu. Il s'agit des microchiroptères, des pangolins ("khaka" en kiyombe) *Manis tetradactyla* et *M. tricuspis* (Manidae) et de l'angwantibo ou potto de calabar *Artocebus calabarensis*

(Lorisidae). D'autres ont un régime essentiellement carnivore tels que les mangoustes *Attilax paludinosus* ("mfuki"), et *Bdeogale nigripes* ("mbaku") (Herpestidae). D'autres encore sont végétariens et consomment des tiges, tubercules ou racines comme l'aulacode *Thryonomys swinderianus* ("simbiliki") (Thryonomyidae), ou bien sont strictement folivores comme le sitatunga ou guib d'eau *Tragelaphus spekei* (Bovidae) ou "mvudi". Cependant les fruits forestiers font partie du régime alimentaire de 75 % des espèces de mammifères que nous avons dénombrées dans la réserve (N=32, muridés et chiroptères exclus) (PENDJE et BAYA, 1992).

Les principaux mammifères frugivores de la réserve sont recensés, sous forme d'une liste non exhaustive (Tableau 15). Pour chaque espèce nous précisons le nom vernaculaire, le mode de vie et le rythme d'activité. Les 5 espèces marquées d'une astérisque sont rares et n'ont pas été directement observées mais décrites par la population locale.

En effet certains animaux sont rares dans la réserve: le potto de calabar, les cercopithèques, le céphalophe *Cephalophus leucogaster* et le potamochère. Les chimpanzés existeraient encore à l'état relictuel. D'autres animaux ont disparu durant ces trois dernières décennies. Il s'agit du porc épic *Hystrix sp.* "ngumba kongo", du pangolin géant *Manis gigantea* "nkhaka ziba", d'une genette à queue touffue *Genetta victoriae* (?), d'un singe appelé "kewa" (*Cercocebus sp.*), et de plusieurs mammifères de grande taille : le plus grand des céphalophes "nkuti" (*Cephalophus sylvicultor*), le gorille de plaine *Gorilla gorilla*, le buffle *Syncerus caffer*, l'éléphant *Loxodonta africana*.

Si les fruits entrent dans des proportions variables dans le régime alimentaire des espèces animales citées ci-dessus, une partie de cette faune mammalienne se nourrit presque exclusivement de fruits. Il s'agit des primates, des céphalophes et des mégachiroptères. Il en est de même pour l'avifaune frugivore de grande taille susceptible de consommer les fruits des mégaphanérophyles de cette étude (Tableau 16).

TABLEAU 15. PRINCIPAUX MAMMIFERES FRUGIVORES DE LUKI  
(Le symbole \* désigne les espèces rares, non observées mais signalées par la population locale)

Famille	Noms	Moeurs
Muridae	diverses espèces	arboricoles ou terrestres, nocturnes ou diurnes
Cricetidae	<i>Cricetomys emini</i> rat de Gambie "khumbi"	terrestre, nocturne
Hystriidae	<i>Atherurus africanus</i> athérure "ngumba"	terrestre, nocturne
Sciuridae	<i>Funisciurus lemniscatus</i> "nkaka" <i>Protoxerus stangeri</i> "lubuku lutshi" <i>Heliosciurus gambianus</i> "luvadi" esp. indéterminée "lubuku luzulu"	arboricole & terrestre diurne arboricole & terrestre diurne arboricole, diurne arboricole, diurne
Anomaluridae	<i>Anomalurus derbianus</i> "mpeko" <i>A. sp.</i> * "vukama"	arboricoles, nocturnes
Pteropodidae	diverses espèces de mégachiroptères dont : <i>Eidolon helvum</i> <i>Epomops franqueti</i> <i>Hypsignathus monstrosus</i> <i>Myonycteris torquata</i>	arboricoles, nocturnes
Viverridae	<i>Genetta servalina</i> "tshingi" <i>Genetta tigrina</i> "tshingi" <i>Civettictis civetta</i> "nzobo" <i>Nandinia binotata</i> "mbala"	arboricole & terrestre nocturne arboricole & terrestre nocturne terrestre nocturne arboricole & terrestre nocturne

Bovidae		terrestres
	<i>Cephalophus monticola</i> cephalophe bleu "tsiessi" ou "mboloko"	diurne
	<i>Cephalophus nigrifrons</i> céphalophe rouge "duangi" ou "kulupa"	diurne
	<i>Cephalophus dorsalis</i> céphalophe à bande dorsale "nsuma"	nocturne
	<i>C. leucogaster</i> * "tsumbi"	-
	<i>Tragelaphus scriptus</i> guib harnaché "kayi"	diurne & nocturne
Suidae	<i>Potamochoerus porcus</i> * "ngulu nsitu"	terrestre, nocturne
Procaviidae	<i>Dendrohyrax arboreus</i> daman des arbres "kikhombo"	arboricole, nocturne
Lorisidae	<i>Pterodicticus potto</i> <i>Galago demidovi</i> "lumvinda"	arboricole, nocturne arboricole, nocturne
	<i>Galago elegantulus</i> * "divisi"	arboricole, nocturne & diurne
Cercopithecidae	<i>Cercopithecus cephus</i> moustac "ngondo"	arboricole & ter- restre, diurne
Pongidae	<i>Pan troglodytes</i> * chimpanzé "kipenzi"	arboricole & ter- restre, diurne

TABLEAU 16. L'AVIFAUNE FRUGIVORE DE GRANDE TAILLE

Famille	Noms scientifique	vernaculaire & familier
Musophagidae	<i>Corythaeola cristata</i> touraco	"bulikoko" ou "faisan bleu"
Bucerotidae	<i>Tockus fasciatus</i> calao longibande	"mpiapila" ou "toucan"
	<i>Ceratogymna cylindricus</i> calao	"teka teka" ou "faisan blanc"
	<i>Ceratogymna atrata</i> calao casqué	"mvuondo" ou "grand calao"

## *Une action anthropique marquée*

### Les activités de cueillette

Les fruits, les graines ou les feuilles de plusieurs espèces végétales, ainsi qu'un grand nombre de plantes médicinales, font l'objet de cueillette. Certaines feuilles de Maranthaceae, servant d'emballage à des denrées alimentaires ainsi que les feuilles de *Gnetum africanum* (Gnetaceae) consommées sous le nom de "Mfumbwa" donnent lieu à des activités commerciales et sont exportées vers les centres urbains. Les espèces végétales fournissent en outre matériaux de construction et objets utilitaires divers. De plus, des chenilles sont récoltées périodiquement à la base des troncs de trois espèces d'arbres: *Gossweilerodendron balsamiferum*, *Hylodendron gabonense* (Caesalpiniaceae) et *Ricinodendron heudelotii* (Euphorbiaceae).

### Les activités agricoles

L'agriculture itinérante sur brûlis est généralisée et pratiquée sur de petites surfaces. Lors des défrichements quelques arbres difficiles à abattre sont préservés. Les plantes les plus cultivées en forêt sont *Musa spp*, *Manihot esculenta* et *Colocasia antiquorum*. Cette activité est doublée de la récolte de bois de chauffe et de la fabrication de charbon de bois. Ces deux produits sont commercialisés localement mais aussi exportés vers les centres urbains.

### Les activités cynégétiques

A l'exception du calao longibande, du grand calao, des Muridae et des microchiroptères tous les animaux cités ci-dessus sont consommés par la population locale qui utilise pour les capturer des techniques d'enfumage (de terriers et de troncs d'arbres creux), différentes sortes de pièges et, de plus en plus souvent, les armes à feu. La chasse traditionnelle se double d'une chasse commerciale très lucrative alimentant les centres urbains.

L'analyse quantitative de l'échantillon inventorié d'avril à juillet 1991 (N=248) fait ressortir que Bovidés et gros rongeurs terrestres constituent environ 60 % des animaux chassés et commercialisés, viennent ensuite les procaviidés (damans), les manidés (pangolins) et les carnivores viverridés et herpestidés. Les Cephalophinae constituent plus des 2/3 des ruminants forestiers de la réserve. Le plus petit d'entre eux, *Cephalophus monticola*, représente 53 % des céphalophes dénombrés. Il est suivi par *Cephalophus dorsalis* (30%) et *Cephalophus nigrifrons* (16%). La représentation numérique et spécifique des singes, dont la chair est pourtant appréciée de la population, est très faible et traduit l'appauvrissement de la réserve en primates (PENDJE et BAYA, 1992).

#### Les activités sylvicoles

Comme nous l'avons déjà signalé, les forêts du Mayombe ont été soumises, depuis le début du siècle, à une intense activité sylvicole ce qui a conduit à leur épuisement. Des réserves forestières ont été créées (Fig.2) dans le sud de ce massif forestier, d'une part, pour favoriser le développement des essences précieuses par le métayage (sylvo-bananier) et, d'autre part, pour enrichir la forêt en essences de valeur (bois d'oeuvre) par des plantations en layons. Le limba (*Terminalia superba*) est l'essence privilégiée de ces reboisements (80%). Il est planté en monoculture ou en association avec quelques essences diverses. Celles-ci sont également plantées en monoculture. Il s'agit du fromager (*Ceiba pentandra*, 6%), du bilinga (*Nauclea diderrichii*) et du sipo (*Entandrophragma utile*), du tola (*Gossweilerodendron balsamiferum*), du tiama (*Entandrophragma angolense*) (3%), et enfin de l'ako (*Antiaris welwitschii*), du kambala (*Chlorophora excelsa*) et de l'acajou d'Afrique (*Khaya anthoteca*) (PENDJE, 1989).

## 2. LES ESPECES D'ARBRES ETUDIEES (\*)

Les ouvrages suivants ont été consultés: Flore du Congo-belge et Rwanda-Urundi (LEBRUN, 1952; LIEBEN, 1968; BAMPS, 1982), Flore forestière de la Côte d'Ivoire (AUBREVILLE, 1959), Flore du Cameroun (AUBREVILLE, 1964), AKE ASSI (1984), DAYSON et JACKSON (1946, 1960), EEKHOUT (1953), FOUARGE et GERARD (1964), GROULEZ et WOOD (1984), LETOUZEY (1972), PIETERS (1977), TAILFER (1989), VIVIEN et FAURE (1985) ainsi que les publications du C.T.F.T. (1947, 1954, 1956, 1974, 1975a et b, 1979, 1982). Pour ce qui est des plantules, nous avons consulté GILBERT (1939), MENSBRUGE (de la) (1965) et MIQUEL (1987). La description des arbres est complétée par quelques données locales quant à l'utilisation de leur sève ou de leur écorce.

*Autranella congolensis* A. Chev. , anciennement appelé *Mimusops congolensis* De Wild. ou *Mimusops Le Testui* H. Lec., est un arbre émergent de la forêt primaire pouvant dépasser 50 m de haut et appartenant à la famille des Sapotaceae, ordre des Ebénales. Ce genre monospécifique, largement distribué dans tout le domaine centro-guinéo-congolais, ne compte qu'un petit nombre d'individus. Au Zaïre on le trouve dans les secteurs forestiers du Mayombe, du Maniema et du Forestier central.

Le fût, droit, à base épaisse sans contreforts, s'élève jusqu'à 30 m. L'écorce brun-rouge, épaisse de 3 cm, dure et profondément crevassée dans le sens longitudinal (Planche II:1), laisse exsuder un latex blanc. L'aubier est différencié, grisâtre et mince. Le bois, brun rougeâtre, fonce à la lumière et contient de la silice. Sa densité (sec) est de 0,9-1. Il est dur, très nerveux, et résiste aux acides et aux attaques d'insectes. Commercialisé sous le nom de Mukulungu ou Autracon, il est couramment utilisé pour les placages et parquets la construction lourde, le pontage et les travaux hydrauliques.

---

\* Pour la justification du choix des espèces, cf. pp 49 et 50.

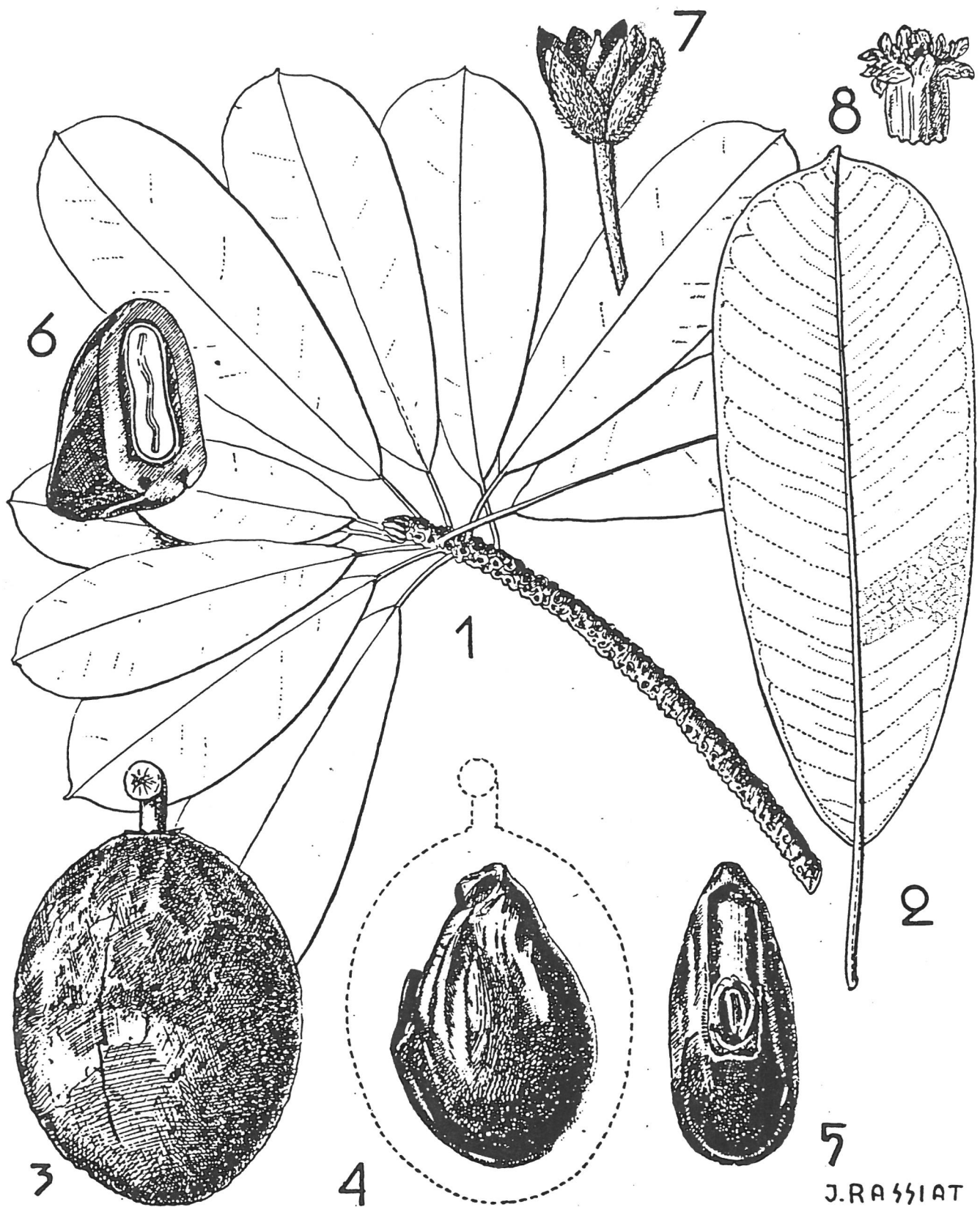


FIGURE 16.

*AUTRANELLA CONGOLENSIS* A. Chev. (*MUKULUNGU*)  
 1. Rameau avec feuilles (x 2/3) - 2. Feuille, face inférieure (x 1) - 3. Fruit (x 1) - 4. Graine, de profil (x 1) - 5. Aspect du point d'attache de la graine (x 1) - 6. Coupe transversale de la graine (x1) - 7. Fleur (x 2) - 8. Corolle et androcée détachés (x2). (Source: C.T.F.T. 1954).



La cime est largement étalée, subtabulaire, avec de grosses branches horizontales. Le feuillage caduc est regroupé à l'extrémité des rameaux. Les feuilles sont simples et alternes. Le limbe glabre et coriace est légèrement arrondi au sommet et cunéiforme à la base. Le pétiole grêle, mesure 3-4 cm et porte 1 à 4 glandes (Fig 16: 1 & 2).

La floraison est axillaire. Les fleurs, hermaphrodites, blanc jaunâtre, sont groupées en petits fascicules dressés à l'aisselle des feuilles terminales ou des cicatrices foliaires. Les 8 sépales sont tomenteux sur les deux faces. Le tube de la corolle est composé de 8 lobes lancéolés, pubescents extérieurement. Sur le bord du tube sont insérés 8 étamines portées par de courts filets. L'ovaire tomenteux, à 8 loges uniloculaires, est surmonté d'un court pistil (Fig.16: 7 & 8).

Les fruits sont des baies ovoïdes vert-brunâtres, d'environ 5 x 8 cm. Ils ont une surface mate et rugueuse. Chaque fruit contient 1 graine (rarement 2 ou 3), enfouie dans une pulpe rougeâtre, assez consistante, peu fibreuse. La graine, brune et luisante, à tégument épais et ligneux, présente un large hile basiventral subrectangulaire. ( Fig.16: 3 à 6). L'albumen est peu abondant et l'embryon comporte de larges cotylédons foliacés.

***Chlorophora excelsa*** Benth. et Hook (\*) dénommé ***Milicia excelsa*** (Welw.) C. C. Berg, appartient à la famille des Moraceae, ordre des Urticales. L'espèce voisine *Chlorophora regia* A. Chev., cantonnée à l'Afrique occidentale, n'est pas représentée au Zaïre.

Ce bel arbre, très répandu en Afrique, est également appelé "chêne d'Afrique" et souvent respecté dans les villages. Il compte parmi les géants de la forêt et peut atteindre 50 m.

---

(\*) Nous avons conservé, dans ce travail, l'ancienne dénomination, plus connue.

On le rencontre depuis la côte occidentale jusqu'à la côte orientale sur environ 5° de latitude de part et d'autre de l'équateur. Son aire se prolonge dans les galeries forestières de la zone soudanienne. Disséminée en forêt dense humide primitive, cette espèce est plus abondante en forêt secondaire, en forêt décidue et vers la limite septentrionale de la forêt dense guineo-équatoriale, même en savane.

Le fût, cylindrique et régulier, atteint 25 m de haut et 1,5 m de diamètre. Les accotements sont courts et se prolongent par de grosses racines arrondies rougeâtres portant des lenticelles jaunes orangées alignées (Planche II:2). L'écorce, lisse chez les jeunes sujets devient rugueuse de couleur gris cendré à brun sombre, écailleuse, fendillée longitudinalement. Elle aurait des propriétés purgatives. La tranche dure granuleuse de couleur jaune orangé exsude un latex laiteux très fluide, coagulant à l'air et utilisé en médecine traditionnelle. L'aubier est épais, très différencié, blanc jaunâtre. Le bois brun-jaunâtre fonce à la lumière et peut présenter des concrétions calcaires. De densité (sec) 0,55-0,75, il est mi-dur, mi-lourd, moyennement nerveux et présente une bonne durabilité naturelle. En raison des qualités de son bois, le Kambala (Iroko) trouve de nombreux emplois, notamment en ébénisterie et en menuiserie extérieure, y compris en matériels laitiers et cuves à produits chimiques.

La cime, en large pyramide renversée, est peu profonde, à grosses branches dressées. Le feuillage foncé, en larges nappes denses, retombe à l'extrémité des rameaux. Caduc en saison sèche, il présente un dimorphisme marqué entre feuilles juvéniles et adultes. Les feuilles sont simples, alternes; celles des jeunes plants ont un pétiole court de 1-2 cm, un limbe ovale lancéolé, pubescent en-dessous, finement denté et mesurent 9-12 x 4-8 cm. Les feuilles des individus adultes ont un pétiole grêle de 3-6 cm, un limbe elliptique de 6-16 x 6-8 cm courtement acuminé et paraissent glabres (Fig.17: 9 & 10). Sur les jeunes plants, les bourgeons des feuilles, attaqués par *Phytolima lata* (Psyllidae), sont souvent transformés en galles vésiculeuses caractéristiques.

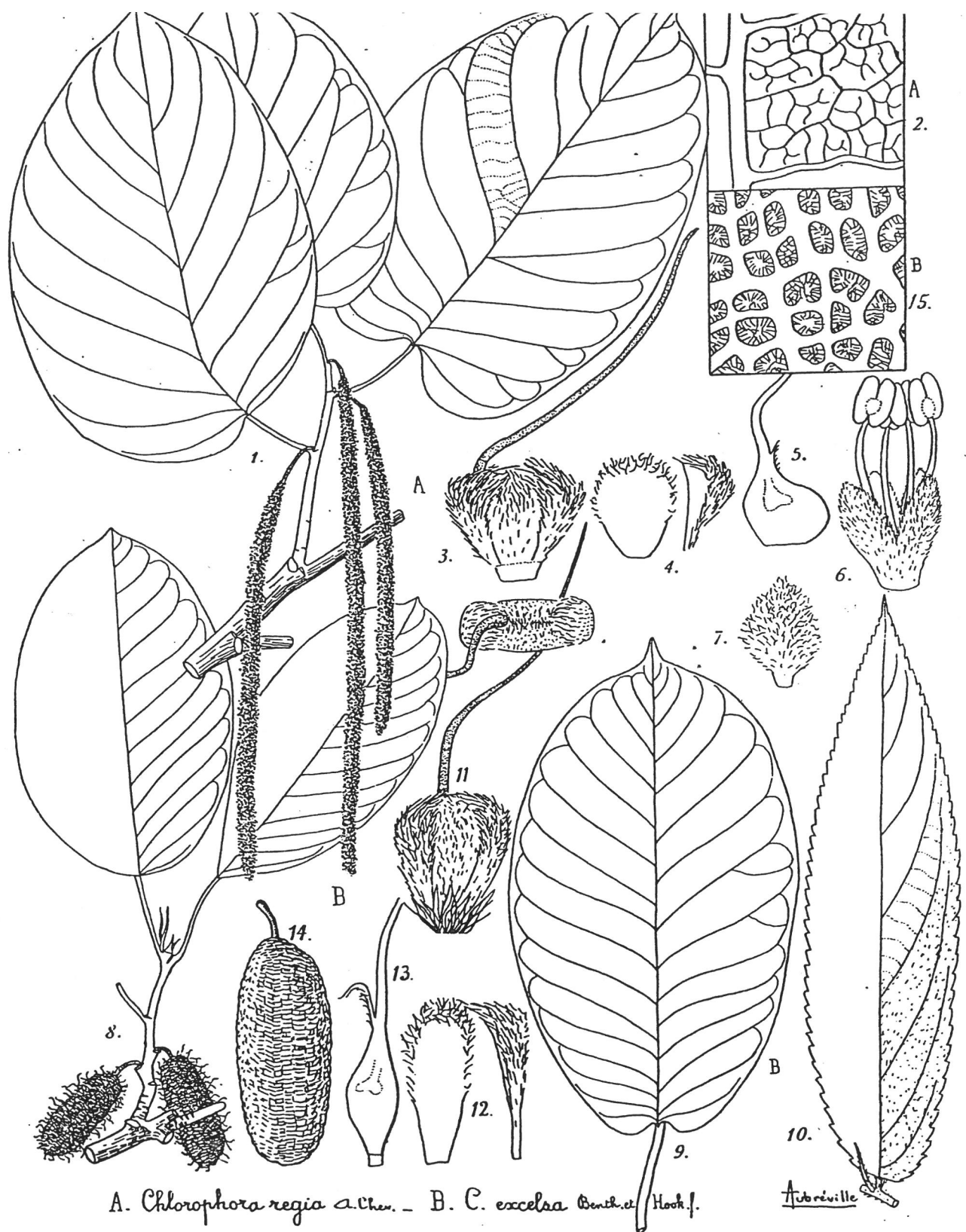


FIGURE 17. *CHLOROPHORA EXCELSA* Benth. et Hook. (KAMBALA/IROKO)  
 1. Rameau avec feuilles et inflorescences mâles (x2/3). - 6. Fleur mâle (x10). - 7. Bractée (x10). -  
 8. Inflorescences femelles (x2/3). - 9. Feuille (x2/3). - 10. Feuille d'un très jeune plant  
 (x2/3). - 11. Fleur femelle (x10). - 12. Sépales (x10). - 13. Ovaire (x10). - 14. Fruit (x1). - 15.  
 Détails de la nervation en dessous.  
 Tiré de AUBREVILLE, A. 1959.

L'arbre est dioïque. Les inflorescences sont des épis cylindriques pendants, situés à l'aisselle des jeunes feuilles sur les pousses nouvelles. Les chatons mâles sont jaunâtres et minces (6-8 mm) et parfois très longs (jusqu'à 20 cm), les chatons femelles sont plus courts (3-4 cm) et verdâtres (Fig.17: 1 & 8).

Le faux-fruit charnu, vert, est un syncarpe cylindrique composé de nombreux akènes et mesure de 3,5 - 5 cm x 1,5-2 cm (Fig.17: 14). Chaque akène est comprimé, enveloppé du péricarpe accrescent et légèrement charnu. Il contient une graine lenticulaire de 3 x 2 mm à coque peu résistante, dépourvue d'albumen.

*Gilbertiodendron dewevrei* (De Wild.) Léonard, anciennement *Macrobium dewevrei* De Wild., appartient à la famille des Caesalpiniaceae, ordre des Rosales. 17 espèces du genre *Gilbertiodendron* sont présentes dans la forêt camerouno-gabonaise dont 5 espèces au Zaïre. *G.mayombense* et *G.ogoouense* sont comme *G. dewevrei* de grands arbres mais ils possèdent tous deux des inflorescences blanchâtres. *G. grandifolium* possède des feuilles bi-juguées de 24 cm de long et *G. grandistipulatum*, des feuilles 5-8 juguées et des stipules de 7-20 cm de long.

*Gilbertiodendron dewevrei* forme des peuplements, quelquefois purs, dans les forêts périodiquement inondées ou marécageuses, dans les fonds de vallées, au bord des rivières, mais aussi sur la terre ferme en terrain sablonneux. De distribution centro-guinéo-congolaise, on le trouve du sud du Nigeria au Zaïre. Il mesure 25 à 40 m de haut. Le fût, dépourvu de contreforts et bas branchu, peut atteindre 20 m de hauteur et 2 m de diamètre.

L'écorce dure, fibreuse, brun rouge mesure 7 à 12 mm d'épaisseur; le rhytidome s'exfolie en plaques minces irrégulières laissant apparaître de nombreuses petites lenticelles brunes (Pl.II:3).

L'aubier épais, blanc à brun rosé clair, est différencié. Le bois, de couleur brun cuivre, résiste aux termites et aux attaques des insectes xylophages. Dur, mi-lourd et nerveux, il se travaille facilement. Sa densité (sec) est de 0,75-0,9. De nom commercial Limbali (ou Ditshipi), il est surtout utilisé en grosse menuiserie, charpentes, fonds de wagons, traverses de chemin de fer, pilotis.

La cime est peu développée, profonde, flabellée, formée de grandes branches tortueuses. Le feuillage sempervirent est dense, vert foncé et pendant. Les jeunes pousses sont rouge vif. Les feuilles coriaces sont alternes, composées, (2-) 3 (-5) juguées. Les folioles oblongues légèrement obliques, obtuses au sommet ont une base asymétrique et mesurent 10-50 x 5-20 cm; elles ont 15-20 paires de nervures latérales très saillantes en dessous et réunies en arceaux bien dessinés près de la marge; les stipules lancéolées persistantes mesurent 2-8 cm de long et sont munies de 2 oreillettes de 1-2 cm de diamètre (Fig.18: 1 à 3).

Les inflorescences sont des panicules lâches, axillaires ou terminales, veloutées, de couleur brun ferrugineux. Les 5 sépales lancéolés sont soudés à la base en un tube de 2 mm. La fleur hermaphrodite comprend un grand pétale rouge vineux, 4 petits pétales semblables aux sépales, 3 étamines fertiles; l'ovaire est subsessile densément velu (Fig.18: 1 & 4).

Les gousses sont plates, obliquement oblongues, brunâtres, très ligneuses; ridées transversalement, elles sont revêtues de poils denses très courts et mesurent 15-30 x 6-9 cm. Une côte longitudinale longe la suture dorsale. Les graines, au nombre de 4 par fruit, sont grosses, mesurent 4 à 5 cm de diamètre et 1 cm d'épaisseur (Fig.18: 5). Les cotylédons sont exalbuminés. Les graines, nommées "Fete" en dialecte turumbu, sont consommées en cas de disette par la population du Haut-Zaïre.

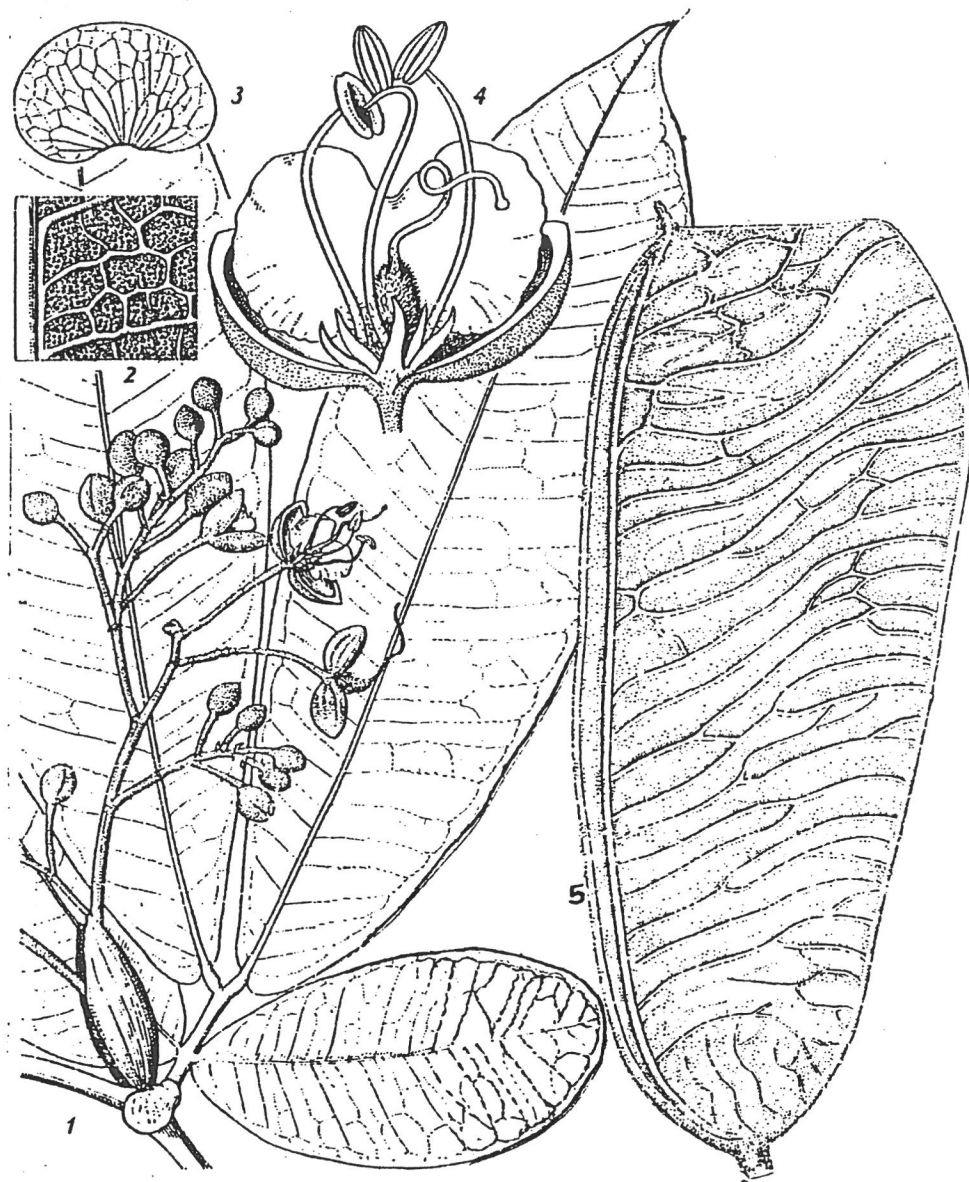


FIGURE 18.

*GILBERTIODENDRON DEWEVREI* (De Wild.) Léonard (LIMBALI)

1. Inflorescence et feuille (x2/3) - 2. Détail du limbe - 3. Oreillette d'une stipule (x1) - 4. Fleur (x2) - 5. Fruit (x2/3).

Source: AUBREVILLE, 1964 b.

***Gossweilerodendron balsamiferum*** Harms  
anciennement *Pterygopodium balsamiferum* Vermeesen, appartient à la famille des Caesalpiniaceae, ordre des Rosales. Cet arbre de grande taille peut atteindre 50 m. On le trouve du Nigeria au Cabinda et au Zaïre, mais il est absent de Côte d'Ivoire. Au Mayombe, il domine par taches en forêt primaire. L'espèce voisine *G. joveri* se rencontre du Cameroun au Gabon, mais est absente du Zaïre. Une autre Caesalpiniaceae, *Oxystigma oxyphyllum* est très ressemblante; les deux espèces se distinguent, entre autres, par le point d'insertion de leur fruit.

Le fût est droit, cylindrique dès la base. Il peut mesurer 35 m de long et 1,5 m de diamètre. L'écorce a une couleur gris-vert à brun (PL.II: 4) et mesure 1,5 cm; elle est légèrement rugueuse. Chez les individus adultes, elle peut avoir 5 cm d'épaisseur, est crevassée et s'exfolie en écailles verticales plus ou moins rectangulaires. La tranche est de couleur rouge sauf la couche interne qui est blanchâtre. L'aubier, épais, est peu différencié et exsude une résine brun-verdâtre utilisée pour calfater les pirogues. Le bois, de couleur paille, brunit en vieillissant. Il est tendre, élastique, peu nerveux et peu résistant au choc. Sa densité (sec) est de 0,45-0,55. Il est commercialisé sous le nom de Tola (Agba) et principalement utilisé en placage, contreplacage, escaliers, moulures et construction navale.

La cime est assez large, ombelliforme, à branches dressées et tortueuses; les éléments tabulaires de frondaison sont étagés. Le feuillage est caduc. Les feuilles sont alternes, composées pennées à 6-10 folioles alternes. Le limbe est elliptique ou ovale de 5-9 cm de long et de 2-4 cm de large à réseau de nervures anastomosées finement saillantes sur les 2 faces. Il est ponctué de points translucides (Fig.19: A).

Les petites fleurs blanches sont hermaphrodites et groupées en grappes spiciformes paniculées à axe pubérulent mesurant 5-15 cm de long avec des bractées et des bractéoles minuscules.

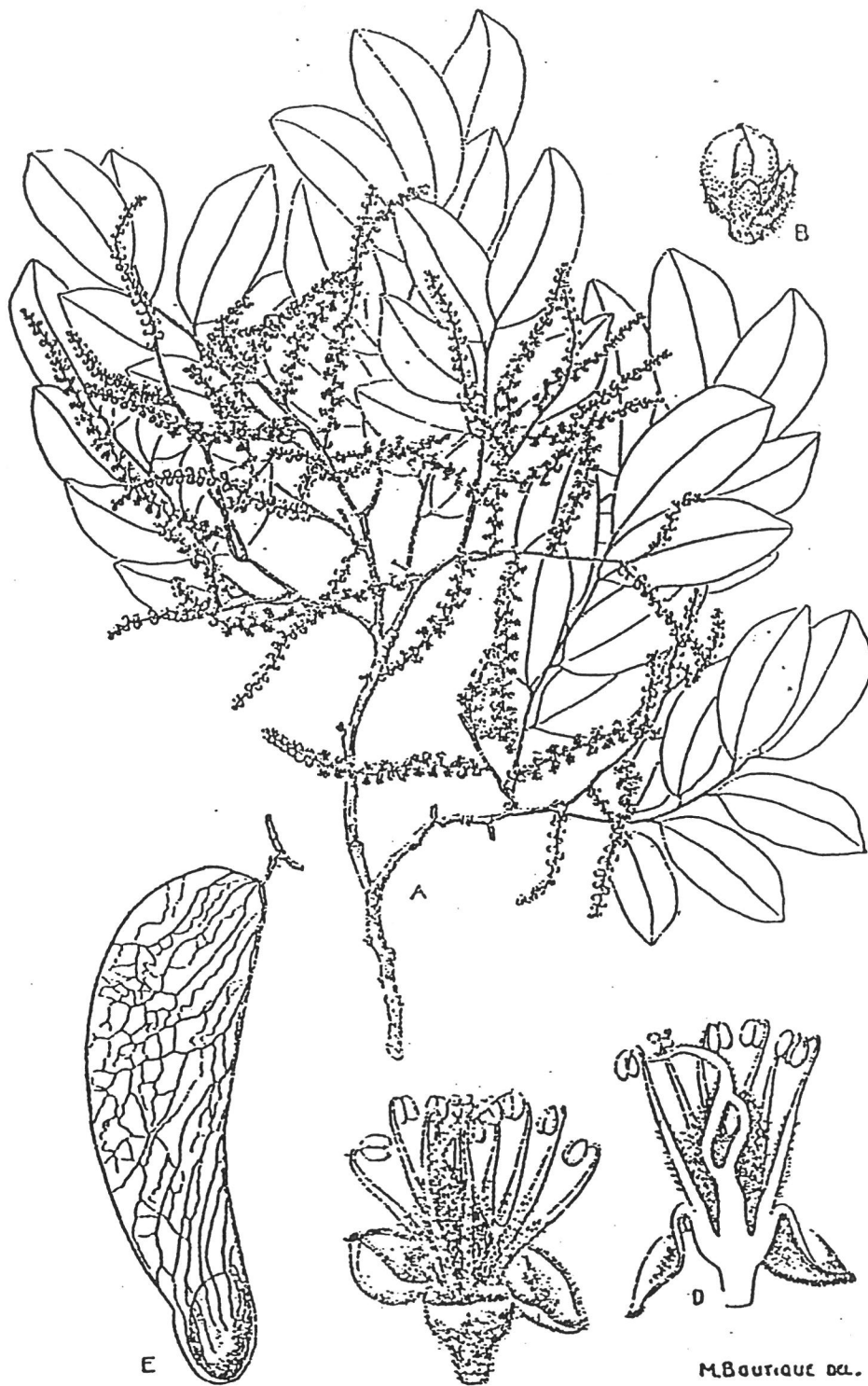


FIGURE 19.

*GOSSEWILERODENDRON BALSAMIFERUM* Harms  
(TOLA/AGBA)

A. Rameau florifère (x1/2) - B. Bouton avec  
bractée et bractéoles (x8) - C. Fleur (x8) - D.  
Fleur, coupe longitudinale (x8) - E. Gousse (x1/2)  
Source: GILBERT dans LEBRUN (1952).



Les 4 sépales sont ovales, les étamines au nombre de 10 ont des filets de 3-3,5 mm de long. L'ovaire unique est velu et muni d'un style de 2 mm (Fig.19: B, C & D).

Les fruits sont des gousses samaroïdes, indéhiscentes, stipitées, comprimées, oblongues à ovales, à partie proximale ailée, parcourue par des nervures. De couleur jaune-brun, ils mesurent 9-11 x 3-5 cm dans la partie la plus large. L'unique graine, apicale, dépourvue d'albumen, mesure 2-3 cm (Fig.19: E).

***Turraeanthus africanus*** (Welw. ex C.DC.) Pellegrin, anciennement *Guarea africana*, appartient à la famille des Meliaceae, ordre des Sapindales. Cette famille est importante économiquement car plusieurs arbres des genres *Entandrophragma* et *Khaya* fournissent des bois appréciés du groupe des acajous.

*Turraeanthus africanus* est une essence sociale, à tempérament tolérant, aimant les sols frais. On la trouve de la Sierra Leone à l'Angola et à l'Ouganda.

Arbre de deuxième grandeur, il ne dépasse pas 30 m de haut. Son tronc est irrégulier et légèrement épaissi à la base. Le fût dépasse rarement 20 m de long. L'écorce (PL.II:5), blanchâtre, est fendillée superficiellement et a 1 cm d'épaisseur. Elle possède des propriétés abortives et est également utilisée localement comme poison de pêche. La tranche est jaune crème, odorante. Le bois blanc doré, tendre, de densité (sec) 0,75 - 0,85, est utilisé en placage d'ébénisterie et menuiserie légère sous le nom d'Avodiré.

Le houppier est très ramifié, à feuillage persistant, dense et sombre. Les grandes feuilles composées ont des folioles nombreuses, oblongues et allongées. Le pétiole est très épaissi

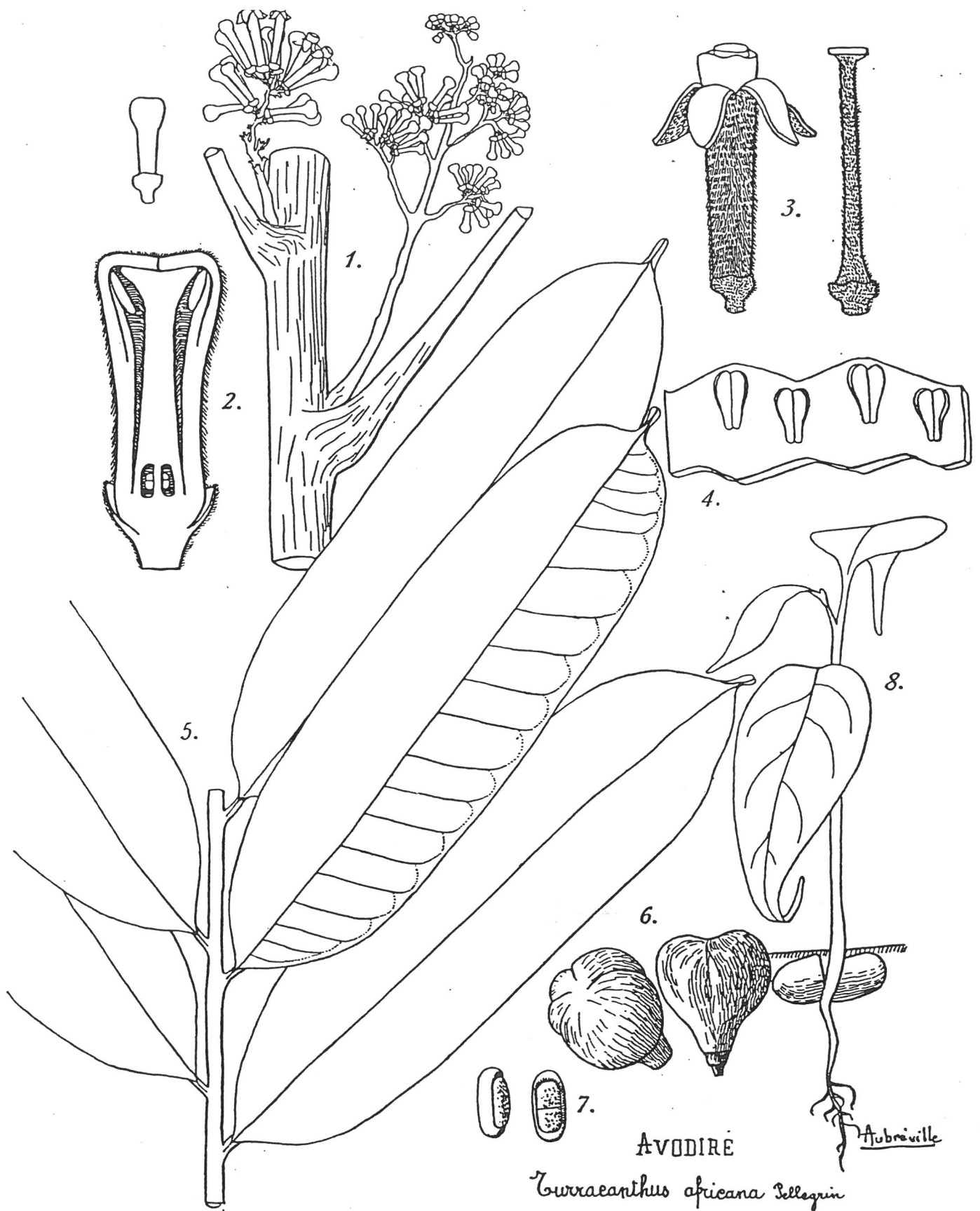


FIGURE 20.

*TURRAEANTHUS AFRICANUS* Pellegrin (AVODIRE)  
 1. Inflorescences (x2/3) - 2. Coupe d'un bouton (x5) - 3. Fleur et pistil - 4. Bord intérieur du tube staminal, fragment - 5. Folioles (x2/3) - 6. Fruits (x1) - 7. Graines (x1) - 8. Semis (x1).  
 Source: AUBREVILLE, 1959.

à l'insertion sur le rameau. Les folioles, au nombre de 4 à 12 paires par feuille et une foliole terminale, sont subopposées ou alternes et mesurent 10-25 x 3-8 cm. Leur sommet arrondi se termine brusquement par un acumen étroit à bords repliés. La nervure médiane est déprimée dessus et proéminente en dessous. Les nervures latérales sont au nombre de 15 à 30 paires (Fig.20: 5).

Les inflorescences axillaires en panicules dressés sont courtement branchues, écailleuses ferrugineuses, et atteignent 10 à 15 cm de long. Elles portent des fleurs hermaphrodites, ocre, à parfum pénétrant; la corolle gamopétale, en tube étroit, mesure 1,5 à 2 cm de long et présente 5 lobes courts de 5 à 6 mm. Elle est soudée, sur plus des 2/3 de sa longueur, à un tube staminal. L'ovaire conique, prolongé par un long style, comprend 5 loges à 1-2 ovules superposés. (Fig.20: 1 à 4).

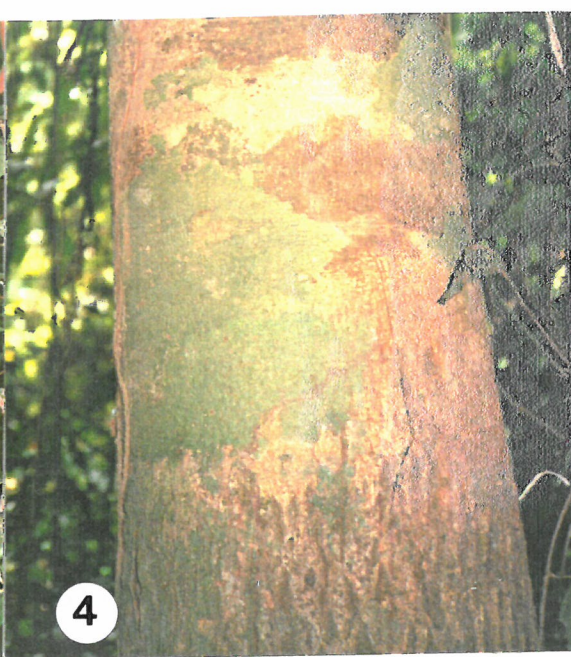
Les fruits sont charnus; de couleur jaune orangé, ils sont subglobuleux, coriaces et glabres, ordinairement à 4 valves. Ils mesurent 3-4 cm de diamètre. Ils sont odorants en les ouvrant. Les graines (1,5 x 0,9 cm), au nombre de 2 à 4 par fruit, sont entourées d'une fine pulpe blanchâtre et d'un mince tégument de couleur jaunâtre (Fig.20: 6 & 7). Les 2 cotylédons sont superposés.

Avec LETOUZEY (1972) nous les appellerons capsules bien que leur déhiscence (loculicide) ne se produise pas spontanément à maturité, mais seulement lorsqu'on exerce une pression sur eux ou lorsqu'après la dissémination, le fruit se dessèche. Le fruit se distingue donc des capsules du genre *Guarea*, déhiscentes dès leur maturité: verdâtres, aux valves finement veloutées, à arille orangé vif chez *Guarea cedrata*; de couleur rouge violacé, à péricarpe épais de 2-5 mm, chez *Guarea thompsonii*; rosées, à péricarpe mince de 1mm, chez *Guarea laurentii*.



PLANCHE II Fûts et écorces (1)

1. *Autranella congolensis*  
Mukulungu (Sapotaceae)
2. *Chlorophora excelsa*  
Iroko, Kambala (Moraceae)
3. *Gilbertiodendron dewevrei*  
Limbali (Caesalpiniaceae)
4. *Gossweilerodendron balsamiferum*  
Tola (Caesalpiniaceae)
5. *Turraeanthus africanus*  
Avodiré (Meliaceae)



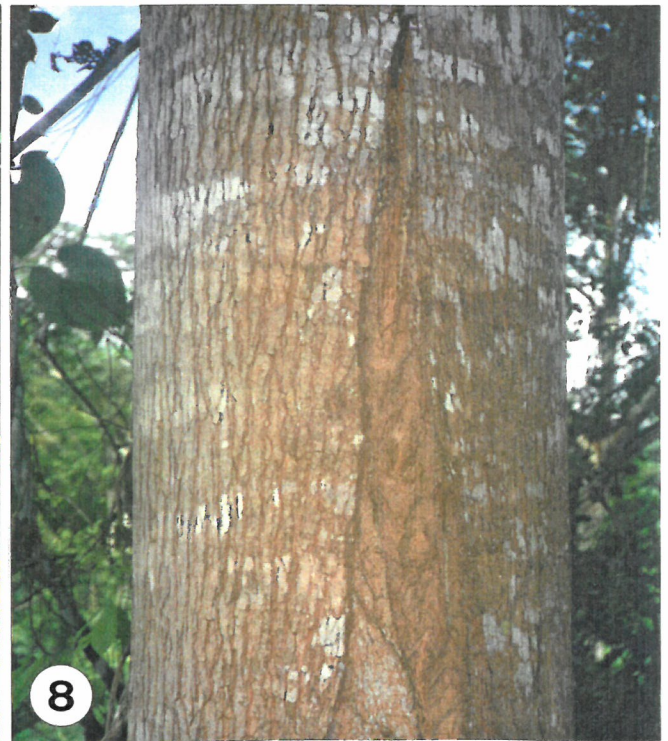


PLANCHE III Fûts et écorces (2)

- 6. *Piptadeniastrum africanum*  
Dabema (Mimosaceae)
- 7,8. *Pycnanthus angolensis*  
Ilomba (Myristicaceae)
- 9. *Terminalia superba*  
Limba (Combretaceae)

*Piptadeniastrum africanum* Brenan appartient à la famille des Mimosaceae, ordre des Rosales. Il peut atteindre 50 m de haut et est l'arbre émergent caractéristique de la forêt africaine. Il est commun dans la forêt guinéo-équatoriale et se rencontre depuis la Casamance jusqu'en Angola en passant par la RCA, l'Ouganda et le Zaïre. Il se distingue d'une espèce voisine *Piptadenia leucocarpa* ou *Newtonia leucocarpa* par le rachis principal ou secondaire - démuné de glandes et par une insertion latérale du funicule filiforme de la graine. Le rachis vert et glabre des jeunes stades le distingue de celui, rougeâtre et pubescent, des tiges de *Pentaclethra eetveldeana*.

Le fût droit et cylindrique atteint fréquemment 20 m de long et 1,5 m de diamètre. Il présente à la base des contreforts ailés minces et ramifiés s'élevant jusqu'à 3 m de haut et serpentant à 5-6 m du pied chez les gros sujets (PL.III:6). L'écorce est mince (0,5-1 cm) et lisse, de couleur grise. Elle a des propriétés abortives. Sa partie interne est utilisée localement dans le traitement de l'épilepsie. La tranche est fibreuse de couleur crème. L'aubier, brun-grisâtre, est différencié. Le bois, très résistant aux insectes et de couleur jaune-brun doré, a une odeur fétide. De densité (sec) 0,65-0,80, il est dur, lourd, nerveux, se travaille assez facilement et présente une durabilité naturelle excellente. Il est utilisé en charpente et menuiserie de bâtiment et commercialisé sous le nom de Dabema.

La cime est tabulaire, largement étalée, à 2-3 grosses branches maîtresses érigées. Très ramifiées à leur extrémité, elles portent un feuillage extrêmement fin, étagé, par plans horizontaux. Les feuilles caduques, alternes sont bipennées, à 10-30 paires de pennes formés de 20-60 paires de folioles minuscules (3-8 x 1-1,5) sessiles et opposées. Le rachis principal (8-20 cm) et les rachis secondaires sont finement pubescents rougeâtres (Fig.21: 1 & 2).

DABÉMA

*Piptadeniastrum*  
*africanum* (Hook. f.) Brenan

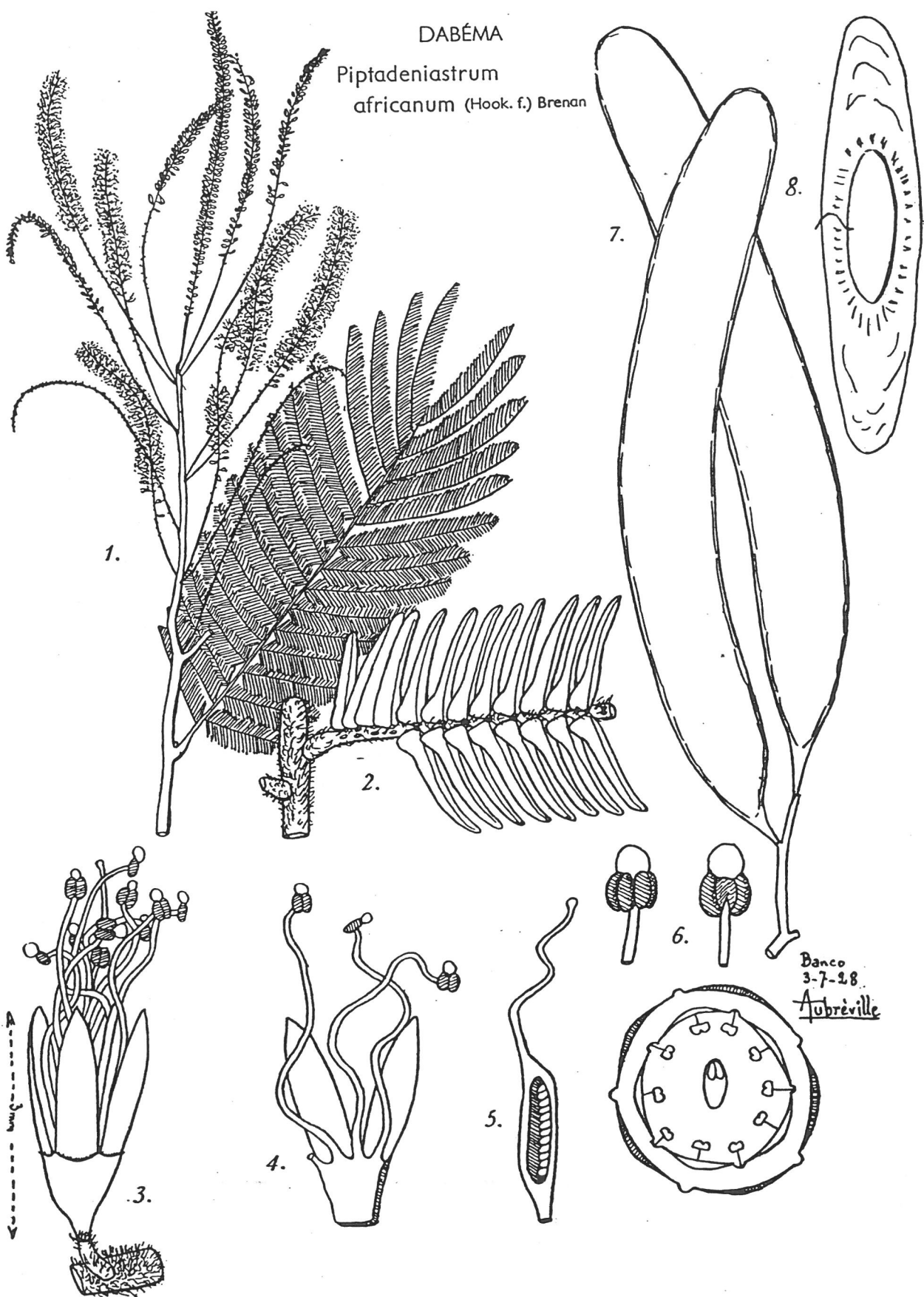


FIGURE 21.

*PIPTADENIASTRUM AFRICANUM* (Hook.f.) Brenan  
(DABEMA) 1. Feuille et inflorescence (x2/3) -  
2. Détails d'une pinnule - 3. Fleur (très agrandie)  
- 4. Insertion des étamines sur la corolle, face  
interne - 5. Ovaire - 6. Anthères - 7. Fruits  
(x2/3) - 8. Graine (x1).  
Source: AUBREVILLE, 1959.

La floraison est abondante, terminale. Les inflorescences brun clair, en épis longs de 10 cm, sont dressées au dessus des nappes de feuillages. Les fleurs sont très petites, hermaphrodites, courtement pédicellées. Le calice est à préfloraison valvaire avec 5 dents qui alternent avec 5 pétales unis à la base. Les 10 étamines sont soudées à la base et présentent de longs filets blancs avec des anthères rouges surmontées d'une glande globuleuse caduque. L'ovaire est pluriovulé (Fig.21: 3 à 6).

Les fruits sont des gousses plates, linéaire-oblongues (25-30 x 3 cm). Ces follicules coriaces contiennent 6-8 graines, de 6 x 2 cm. De couleur brun-orange, celles-ci sont aplaties, entourées d'une aile brillante (Fig.21: 7 & 8).

***Pycnanthus angolensis* Warb.** , anciennement appelé *P.microcephalus* Warb. , appartient à la famille des Myristicaceae, ordre des Laurales. Abondant au Zaïre, il peut atteindre 55 m de haut. Il se trouve dans l'étage dominant des vieilles forêts secondaires et dans les anciens défrichements de la Casamance à l'Angola et à l'Ouganda.

Le fût est droit sur 15-25 m, légèrement épaissi à la base. Le diamètre peut atteindre 1,6 m. L'écorce lisse (1-3 cm) est gris brunâtre, couverte de lichens blancs ou verdâtres (PL.III: 7). Le rhytidome s'exfolie en longues lamelles noirâtres chez les vieux sujets (PL.III: 8). La tranche granuleuse rosâtre exsude un liquide jaune rosé devenant rougeâtre, très fluide, ne se solidifiant pas à l'air. La partie interne de l'écorce est utilisée localement dans le traitement de la coqueluche. L'aubier n'est pas différencié. Le bois, de densité 0,4-0,6, est de couleur blanc ocre, de grain grossier. Très tendre, moyennement nerveux et peu résistant au choc, il est commercialisé sous le nom d'Ilonga (ou Lolako) et utilisé en contreplacage, emballage, moulures, plinthes.



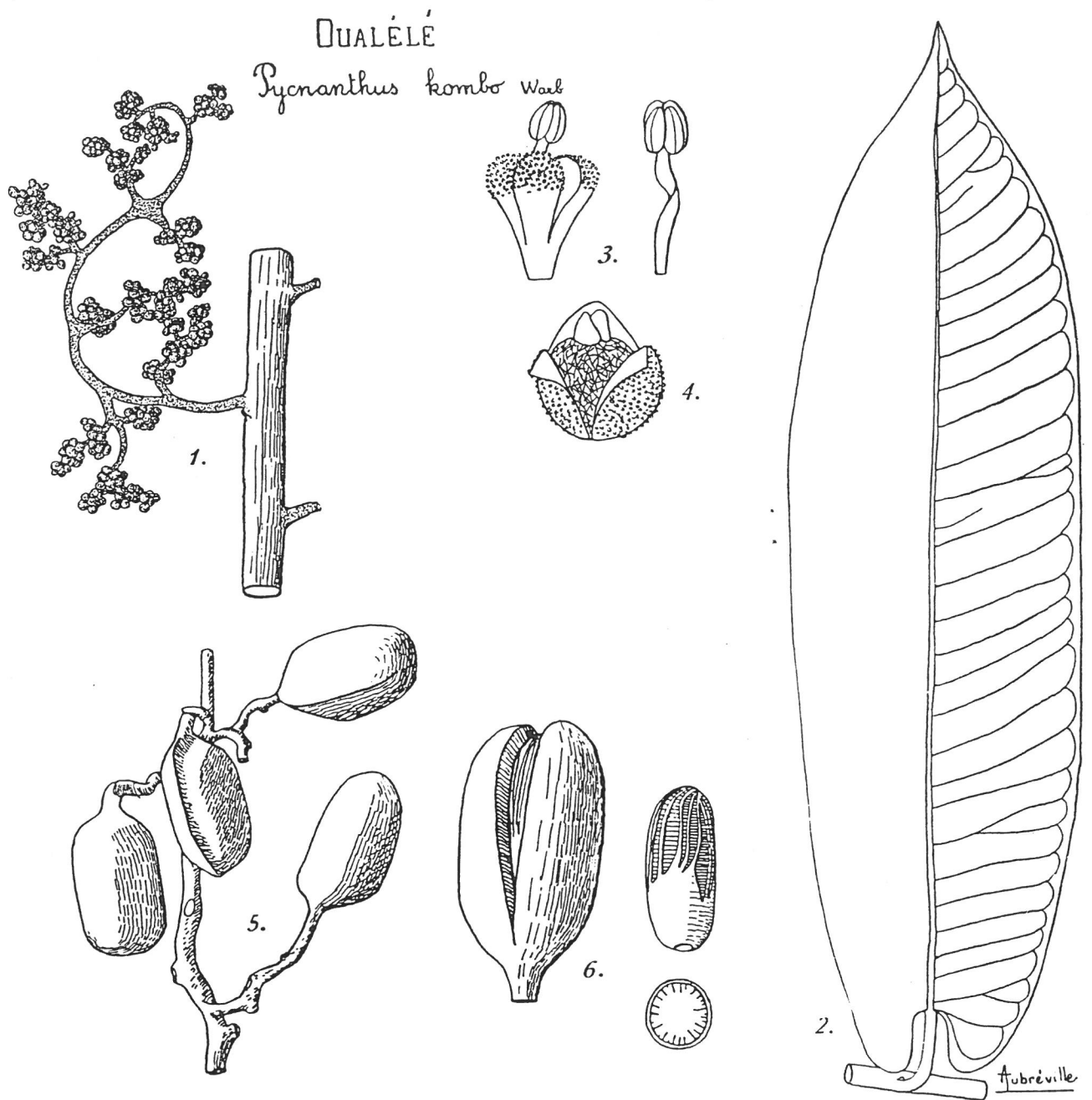


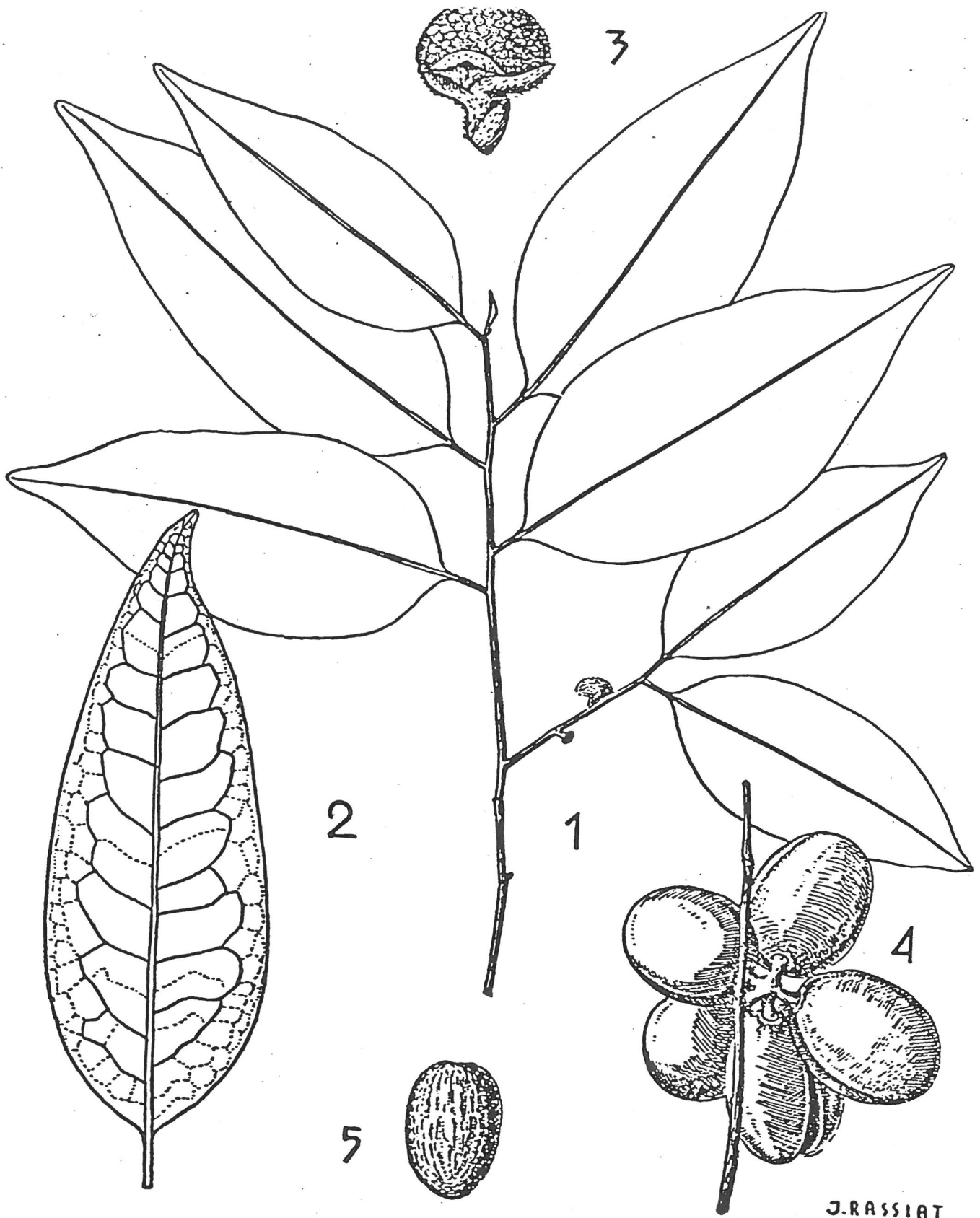
FIGURE 22. *PYCNANTHUS ANGOLENSIS* Warb. (ILOMBA)  
 1. Inflorescence mâle, fragment - 2. Feuille (x2/3) - 3. Fleur mâle et androcée (x20) - 4. Fleur femelle (x20) - 5. Fruits (x2/3) - 6. Fruit ouvert et graine (x1).

La couronne est courte, formée de branches verticillées, rassemblées au sommet et dressées obliquement vers le haut de la cime. Le feuillage foncé est sempervirent. La chute des feuilles âgées se produit sans rythme particulier pendant 1 à plusieurs semaines. Les feuilles simples, alternes, courtement pétiolées, pendent à l'extrémité des branches le long de rameaux grêles. Le limbe (20-30 x 6-11 cm), souvent criblé de trous est pubescent chez les jeunes feuilles. Le sommet est graduellement acuminé (Fig.22: 2).

Cet arbre est monoïque: Les inflorescences mâles et femelles sont séparées mais portées par un même individu. La floraison suit un rythme annuel mais certains arbres ne fleurissent pas pendant plusieurs années. Les premières floraisons d'un individu sont irrégulières. Les inflorescences sont des panicules axillaires (10-15 cm) naissant sur les rameaux de feuilles. Elles sont densément tomenteuses et de couleur brun ferrugineux. Elles sont formées de capitules de nombreuses fleurs sessiles. Les fleurs femelles sont ovoïdes. Les fleurs mâles sont obovoïdes trilobées, les lobes couverts de nombreuses glandes (Fig.22: 1, 3 & 4).

Les fruits capsulaires à péricarpe charnu sont oblongs (3-4 x 2,5-3 cm), orangés, et s'ouvrent en 2 valves découvrant une graine dressée (1,5-2 x 1-1,5 cm), à tégument très dur, entouré d'un arille rouge violacé lacinié (Fig.22: 5 & 6).

***Staudtia stipitata* Warb.** ou *S. kamerunensis*, appartient à la famille des Myristicaceae, ordre des Laurales. De dimensions moyennes (35 m de haut), il est répandu dans les forêts équatoriales et subéquatoriales du Zaïre et dans les vieilles forêts secondaires et les galeries forestières. On le rencontre du Nigeria au Cabinda et au Zaïre, au Cameroun mais pas en Côte d'Ivoire. Il diffère de *S. gabonensis* Warb dont les fruits sont légèrement plus gros (5 x 4 cm) et pédicellés.



J.RASSIAT

FIGURE 23.

*STAUDTIA GABONENSIS* Warb. (NIOVE)

1. Rameau avec feuilles et capitules florifères (x1) - 2. Feuille, face inférieure (x1) - 3. Inflorescence de jeunes fleurs femelles avec bractées (x5) - 4. Infrutescence (x1)(d'après Heitz) - 5. Graine (x1).

Source: C.T.F.T., 1947.

Le fût est droit légèrement cannelé à la base et atteint 25 m de hauteur et 1,25 m de diamètre. L'écorce est rousse, écaillée. La tranche laisse exsuder un suc rouge utilisé comme hémostatique. L'aubier, très épais, est différencié, blanc-jaunâtre. Le bois, de couleur foncée n'est pas sujet aux attaques d'insectes. De densité 0,85-1, il est dur, nerveux facile à travailler. Le Niové est utilisé en placage, menuiserie et travaux hydrauliques.

La cime étroite, conique, étagée, présente un branchage serré en écouvillon. Le feuillage est dense, vert foncé, sempervirent et pend à l'extrémité des branches horizontales, parfois coudées verticalement. Les feuilles sont simples et alternes (8-16 x 2-4 cm) et ont 5-8 paires de nervures latérales peu marquées. Le limbe est elliptique à oblong, glabre et coriace. Le pétiole est grêle, tordu et souvent canaliculé en-dessus. (Fig.23: 1 & 2). L'espèce est monoïque. Les inflorescences axillaires sont petites presque sans pédoncule, de couleur jaune roux et pubescentes (Fig.23: 3). La fleur mâle, à périanthe 3 lobé, mesurant 3 mm de long, est densément pubescente et ferrugineuse. La fleur femelle 3-4 lobée, est également pubescente et ferrugineuse et mesure 1-1,5 mm de long. L'ovaire globuleux est tomenteux.

Les fruits capsulaires à péricarpe charnu sont insérés sur de gros pédoncules lignifiés. Ils sont ellipsoïdes (2-3,5 cm), de couleur jaune-orangé, et s'ouvrent en 2 valves. Les fruits de la variété *macrocarpa* sont subglobuleux (4-5 cm). La graine, au tégument très dur, est entourée d'un arille entier rouge carmin et brillant, légèrement découpé au sommet (Fig.23: 4 & 5).

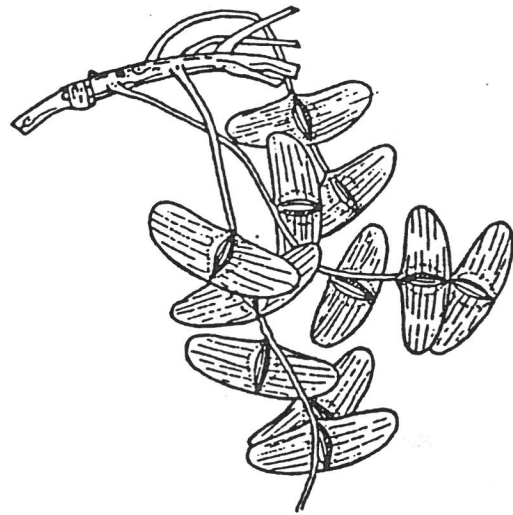
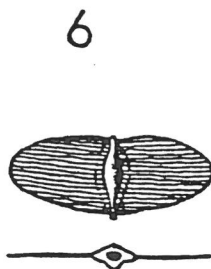
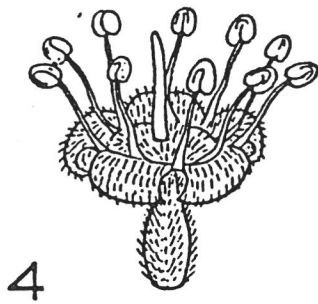
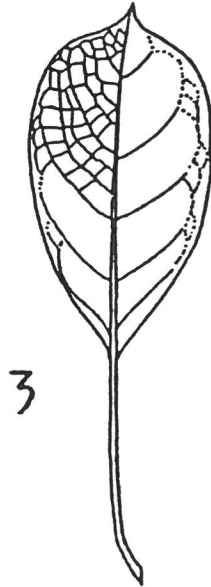
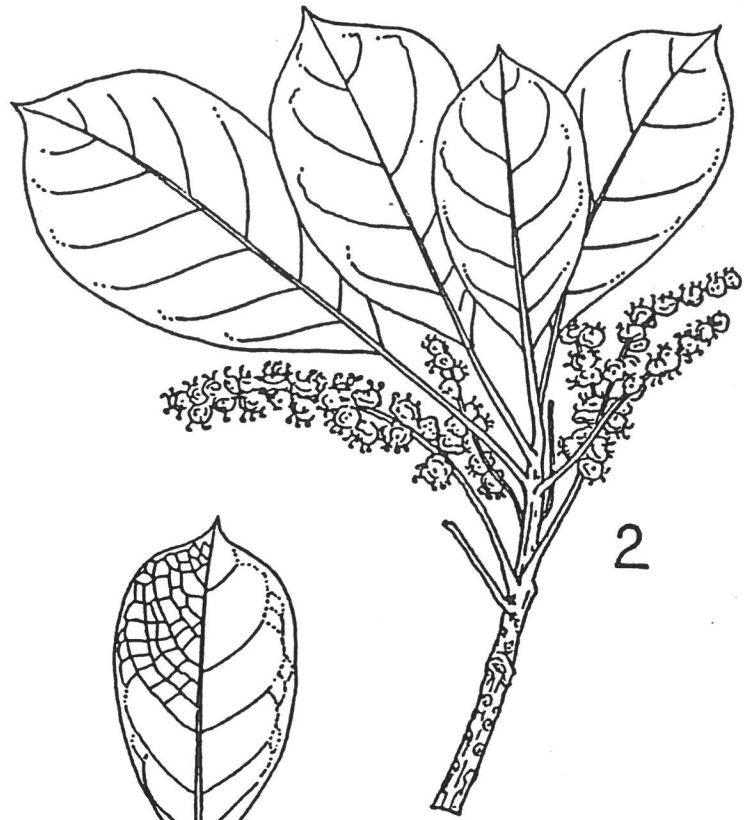
***Terminalia superba*** Engl. et Diels, appartient à la famille des Combretaceae, ordre des Myrtales. L'espèce voisine *Terminalia ivorensis* n'est pas représentée au Zaïre. C'est un grand arbre des forêts denses semi-décidues et des recrus de la Sierra Leone à l'Angola, atteignant vers l'est la RCA. Au Zaïre, elle est absente du secteur forestier central.

Le fût, rectiligne, peut s'élever jusqu'à 30 m et atteindre un diamètre de 1,5 m au-dessus des contreforts minces et aliformes. L'écorce est blanc grisâtre, fendillée longitudinalement et s'exfoliant en plaques subrectangulaires (PL.III: 9). La tranche est jaune-brunâtre. L'aubier n'est pas différencié. Le bois a des cernes très visibles. Il est de couleur ambrée ou gris brunâtre selon son origine: limba blanc (blanc à jaune paille), limba noir (gris olive à brun noir), limba bariolé (veiné), fraké (taches noires disséminées). De densité (sec) 0,45-0,65, il est tendre, mi-dur, peu fissile, peu résistant au choc, et sujet à l'attaque des insectes taraudeurs. Il est facilement envahi par les champignons pigmentogènes et les termites, mais son principal ennemi, même à l'abri et conditionné, est le *Lyctus* (VANGU, 1978). Le Limba est utilisé en placage, contreplacage et menuiserie.

La cime, est étagée, verticillée, de forme triangulaire et de dimensions modestes. Les branches courtes et horizontales portent un feuillage caduc en saison sèche. Les feuilles (8-18 x 5-10cm), alternes et simples, sont disposées en touffes aux extrémités des rameaux (d'où le nom générique). Le limbe est obové, les nervures bombées sur la face inférieure et couvertes de poils (Fig.24: 5).

La floraison est axillaire. Les fleurs très petites (8 mm) sont hermaphrodites, disposées en racèmes situés à l'aisselle des feuilles, à l'extrémité des rameaux. Le calice est couvert de longs poils, forme un tube étranglé et se termine par 5 lobes triangulaires. La corolle est nulle au-dessus du réceptacle. Les filets des étamines (10 en 2 rangs) sont assez longs. L'ovaire uniloculaire a 2 ou 3 ovules suspendus par des funicules grêles au sommet de la loge (Fig.24: 6 & 7).

Les fruits (2-3 x 5-6 cm) sont des samares, sessiles et glabres, ailées bilatéralement, avec parfois des rudiments d'une 3ème ou d'une 4ème aile en croix. Elles sont regroupées sur un pédoncule. Chaque fruit a une graine fusiforme (10 x 3,5 mm) (Fig.24: 8).



J. RASSIAT

FIGURE 24.

*TERMINALIA SUPERBA* Engl. et Diels (FRAKE)

1. Port de l'arbre - 2. Rameau avec inflorescences x 1/2 (d'après J. VESQUE) - 3. Nervation de feuille, x 1/2 - 4. Fleurs, x5 (d'après J. VESQUE) - 5. Infrutescence, x 1/2 (d'après A. AUBREVILLE). Source: C.T.F.T. (1959)

## CHAPITRE III

LES STRATEGIES REPRODUCTIVES :

PHENOLOGIE DE LA FRUCTIFICATION

ET PRODUCTION DES DIASPORES

## 1. LES CINQ ESPECES ZOOCHORES

### *Pycnanthus angolensis* (Myristicaceae)

Observations phénologiques (N=23 individus; durée: 30 mois)

L'espèce est sempervirente et généralement monoïque. Les phénogrammes de la figure 25 visualisent la périodicité et la durée des phénophases observées. De leur analyse il ressort que: Les jeunes individus de *P. angolensis* (20 <DHP <30 cm) ne fructifient pas (N=6) mais peuvent fleurir (N=2). Chez les individus plus âgés (35 <DHP <75 cm; N=17), 87% des arbres (N=15) fructifient annuellement. En effet, 14/15 pieds ont fructifié chaque année durant la période d'observation; celle-ci fut de 2 ans pour 9/15 pieds et de 3 ans pour 5/15 pieds. Un seul pied n'a fructifié qu'une année sur deux. 12% des arbres (N=2) fleurissent sans fructifier, et ceci durant 2 années consécutives. Il s'agit vraisemblablement de quelques individus dioïques: pieds mâles.

La fructification de *P. angolensis* est discontinue, régulière et annuelle. La chute des feuilles et le renouvellement foliaire se produisent peu avant la floraison, en novembre-décembre. La floraison a lieu en janvier-février. Dès le mois de mars de très jeunes infrutescences sont visibles in situ (PL.IV: 3, p.157). Développement et maturation des infrutescences durent de 5 à 8 mois. Seules quelques branches sont fructifères. Il arrive qu'un même arbre présente des branches hâtives et des branches tardives et porte à la fois des fleurs et des fruits. Les infrutescences sont peu nombreuses mais de grande taille. Les plus grosses d'entre elles portent plus de 100 fruits (PL.IV: 4), les plus petites, une dizaine. A maturité les fruits sont déhiscent et s'entrouvrent en deux valves, laissant apparaître une graine dressée, arillée, rouge rosé et laciniée. La fructification dure de 5 à 8 semaines et se produit entre la mi-juillet et la mi-novembre, avec un pic au mois de septembre.



*Pycnanthus angolensis* (N = 23)

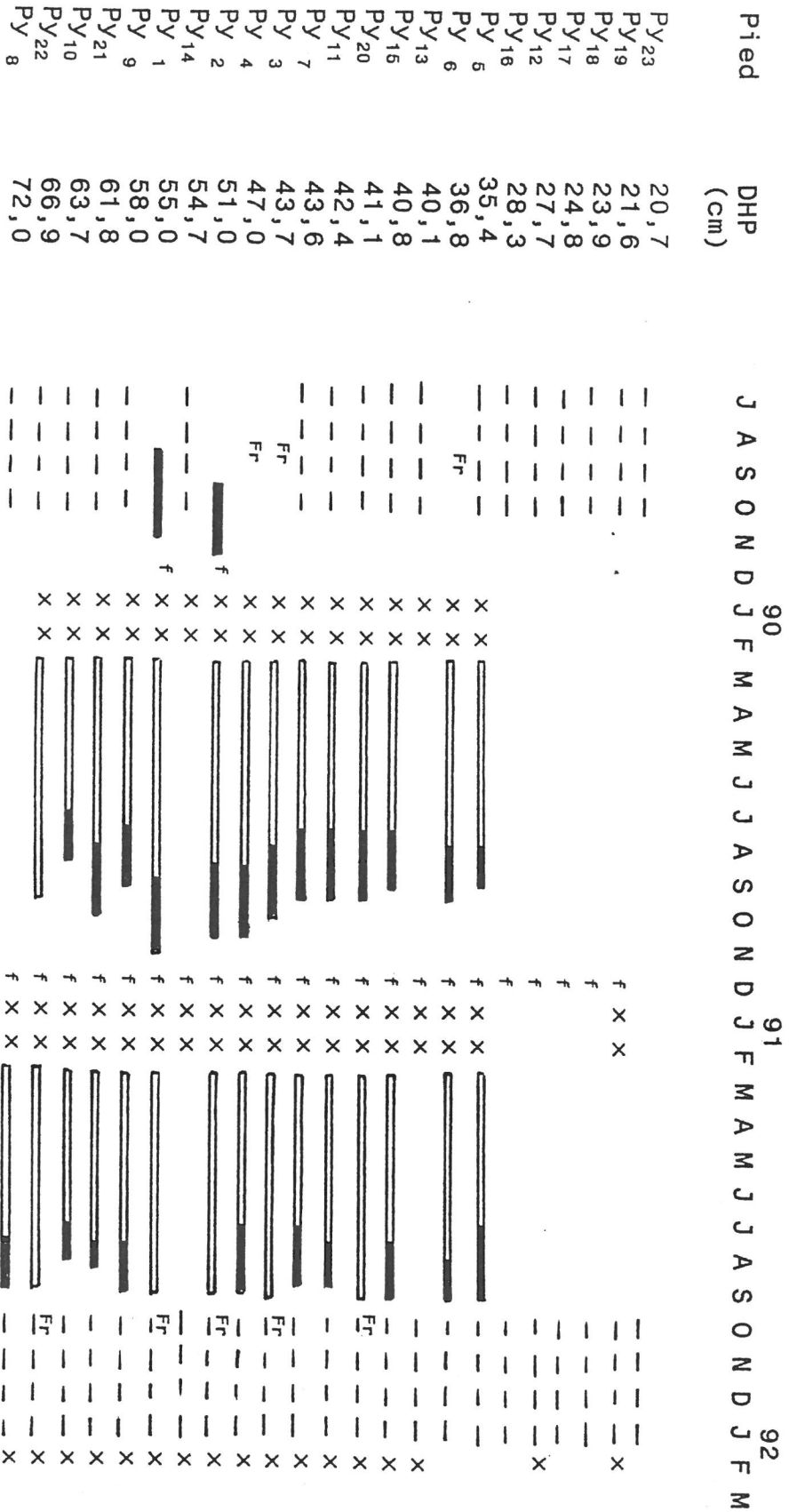


FIG. 25. PHENOGRAMMES INDIVIDUELS DE *PYCNANTHUS ANGOLENSIS*

— Développement du fruit      x      Floraison  
 — Fructification                      f      Foliation  
 — Fructification                      D      Défoliation  
 - - - - Non observé                      G      Germination

## Analyse de la production

### Evaluation de la production

Au total, 15 pieds sur 23 ont fructifié durant la période d'étude et la production de 11 d'entre eux a été mesurée. La production de 4 pieds a été mesurée, durant deux ou trois années consécutives, par la méthode indirecte d'échantillonnage au sol (avec dénombrement des valves). Celle des 7 autres pieds a été mesurée en 1991 par la méthode directe (comptage des infrutescences *in situ*). Ces résultats, ainsi que les observations ponctuelles effectuées en mars 1992, sont présentés dans le tableau 17.

TABLEAU 17. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS DE *PYCNANTHUS ANGOLENSIS* (N=16)

(0: n'a pas fructifié; 0 F1: a fleuri mais n'a pas fructifié; Fne: fructification non évaluée; ( ): nombre de fruits mûrs et avortés; av: avorté; \*: évaluation par comptage direct).

N° & Site	DHP (cm)	Cime (m <sup>2</sup> )	Production (totale) de fruits			
			1989	1990	1991	Mars92
Py23 Parc.D	20,7	-	0	0	0	0
Py19 Mab	21,6	-	-	0	0 F1	F1
Py18 Mab	23,9	-	-	0	0	0
Py17 Mab	24,8	-	-	0	0	0
Py12 Kikiaka	27,7	-	-	0	0	F1
Py16 Mab	28,3	-	-	0	0	0
Py5 Mab	35,4	-	-	Fne	1665*	0
Py6 Mab	36,8	-	Fne	Fne	60*	0
Py13 Kikiaka	40,1	-	-	0 F1	0 F1	0
Py15 Kikiaka	40,8	-	-	Fne	670*	F1
Py20 Moenge	41,1	-	-	Fne	Fne	F1
Py11 Kikiaka	42,4	-	-	Fne	400*	F1
Py7 Kikiaka	43,6	-	-	Fne	1630*	F1
Py3 Mab	43,7	144	1411	1743	1330	F1
Py4 Mab	47,0	87	Fne	966	3220	F1
Py2 Moenge	51,0	119	Fne	1202	3155	F1
				(988+214av)	(2605+450av)	
Py14 Kikiaka	54,7	-	-	0 F1	0 F1	F1
Py1 Parc.G	55,0	49	Fne	589	1137	F1
				(373+216av)	(1049+88av)	
Py9 Kikiaka	58,0	-	-	Fne	Fne	F1
Py21 Mab	61,8	-	-	Fne	Fne	F1
Py10 Kikiaka	63,7	-	-	Fne	2550*	F1
Py22 Mab	66,9	-	-	Fne	Fne	F1
Py8 Kikiaka	72,0	-	-	0	320*	F1

### Variabilité de la production et production moyenne

*Pycnanthus angolensis* peut fleurir dès 21 cm de diamètre, mais fructifie plus tardivement. En effet, le plus jeune producteur observé a un DHP de 35,4 cm. Les fructifications sont régulières et annuelles et l'on observe très peu de comportements individuels irréguliers. 5/6 pieds producteurs, observés durant trois années consécutives, ont fructifié chaque année. Il en est de même pour 9/10 pieds observés durant 2 années consécutives. Il est à noter, enfin, que des 18 pieds ayant fleuri en 1991, seuls  $Py_5$ ,  $Py_6$  et  $Py_{13}$  (soit 16,6%), n'ont pas fleuri en 1992.

Les productions fruitières individuelles présentent des fluctuations interannuelles. Durant les 3 années de l'étude, elles ont varié de 60 à 3220 fruits (N=16 fructifications), sans corrélation entre la production et l'âge de l'arbre pour les DHP observés (< 72 cm). On distingue deux types de production :

- Une production moyenne durant 3 années consécutives, mesurée pour  $Py_3$  (DHP: 43,7 cm):  $N_{total} = 1495 \pm 179$  fruits.
- L'alternance, pour les pieds  $Py_1$ ,  $Py_4$  et  $Py_2$  (47 < DHP < 55 cm), d'une année à faible production (1990) et d'une année à forte production (1991) pendant laquelle la production a augmenté de 48 à 70 % :

Productions 1990: 589, 966 et 1202 fruits, moyenne:  $919 \pm 252$ .

Productions 1991: 1137, 3220 et 3155 fruits, moyenne:  $2504 \pm 967$

Il faut remarquer cependant que 1991 n'est pas une année de forte production pour tous les individus puisque 5/11 pieds présentent une production faible (de 60 à 670 fruits).

La production individuelle annuelle moyenne (1991, 11 pieds, 35 < DHP < 72 cm) est:  $N_{total} = 1304 \pm 1092$  fruits.

### Production des fruits avortés

La production des fruits avortés durant la période de fructification, a été évaluée, pendant 2 années consécutives, pour 2 pieds de DHP voisin (51 et 55 cm). Elle oscille entre 7,7% ( $Py_1$ , 1991) et 36,7% ( $Py_1$ , 1990) de la production (Tabl.17). Le taux moyen - calculé sur 4 fructifications - est de 19%.

Pour une production totale annuelle moyenne de 1304 fruits par individu, on aura 248 fruits avortés (estimation à 19%). La production individuelle annuelle moyenne (1991) sera donc :

$$N_{\text{fruits mûrs}} = N_{\text{graines}} = 1056 \quad (\text{Pour 11 pieds producteurs}).$$

De l'observation des pieds  $Py_1$  et  $Py_2$  durant les phases de développement et de maturation de 1991, il ressort que les fruits immatures tombés avant la fructification représentent 78% environ des fruits avortés (Tabl.18). La production totale de ces derniers s'élève ainsi respectivement à 21,5% ( $Py_1$ ) et 37,5% ( $Py_2$ ) de la production totale de fruits (produits avant et pendant la fructification). Ce résultat est légèrement sous-estimé puisqu'il ne tient pas compte des fruits avortés restant sur l'arbre lors de la fructification.

TABLEAU 18. PRODUCTION 1991 DE FRUITS AVORTES CHEZ *PYCNANTHUS ANGOLENSIS*

Pied étudié	Pendant les 3 premiers mois du développement	Pendant la dissémination	Total fruits avortés
$Py_1$ (49 m <sup>2</sup> )	6,4 /m <sup>2</sup> 78,04 %	1,8 /m <sup>2</sup> 21,95 %	8,2 /m <sup>2</sup> (N=312)
$Py_2$ (119 m <sup>2</sup> )	13,2 /m <sup>2</sup> 77,64 %	3,8 /m <sup>2</sup> 22,35 %	17 /m <sup>2</sup> (N=1566)

#### Durée du développement et taille des graines matures

Pendant la période d'étude, les phénophases de développement et de maturation des fruits ont duré en moyenne 5,5 mois (N=14 producteurs) avec pour extrêmes 5 et 8 mois. Les dimensions des graines sont variables et nous pouvons émettre l'hypothèse qu'elles sont fonction du site:

Lot 1, site de Moenge:

$Py_2$  (DHP: 51,0 cm) (N = 15)  
 $Py_{20}$  (DHP: 41,1 cm) (N = 15)  
 L = 2,16 cm    l = 1,22 cm

Lot 2, réserve de Luki:

$Py_3$  (DHP: 43,7 cm) (N = 15)  
 $Py_4$  (DHP: 47,0 cm) (N = 15)  
 L = 2,48 cm    l = 1,32 cm.

Ainsi, pour des arbres de DHP voisins (41 à 51 cm), la taille des graines (produit des deux dimensions L x l) se situe dans la 3ème catégorie (1-9,9 cm<sup>2</sup>) selon la classification logarithmique de JACKSON (1981) et varie de 2,64 cm<sup>2</sup>, sur le site de Moenge (milieu ouvert), à 3,25 cm<sup>2</sup> dans la réserve forestière de Luki. Cette étude devrait être poursuivie sur un plus grand nombre de sites pour confirmer ou infirmer l'hypothèse. Quoiqu'il en soit, la différence n'est pas très importante puisque les deux tailles de graines se situent dans la même catégorie (la 3ème).

#### Calcul de la biomasse

TABLEAU 19. BIOMASSE ET TENEUR EN EAU DE LA GRAINE DE *PYCNANTHUS ANGOLENSIS* (N=30).

	Poids frais (gr)	P.sec (gr)	Mat.sèche %	Eau %
graine	1,66	0,93	56,0	44,0

Chez *Pycnanthus* comme chez *Staudtia* le rapport poids<sub>arille</sub> / poids<sub>graine</sub> est de 0.5 (obs.pers.). HOWE et SMALLWOOD (1982) ont noté, pour diverses espèces, des variations de 0.32 à 0.60 sans relation avec la capacité de dispersion.

La biomasse (P.S.) de la production annuelle moyenne individuelle de *Pycnanthus angolensis* (N=11 pieds) est voisine de 1 kg (982 grammes pour les graines seules et 1300 g pour les graines arillées). Il est à noter que GAUTIER-HION *et al.* (1985b) citent pour le Gabon une biomasse de 10 kg /arbre pour les seules arilles de *Pycnanthus angolensis*. Ces résultats sont nettement plus élevés que les nôtres, ce qui laisse à penser que les individus étudiés au Gabon devaient être plus gros et que les productions augmenteraient avec l'âge des producteurs.

## ***Staudtia stipitata* (Myristicaceae)**

### **Observations phénologiques (N=5 individus, durée: 2 ans)**

L'espèce est sempervirente et les cinq pieds observés sont monoïques. La fructification de *Staudtia stipitata* est discontinue, régulière et annuelle. La figure 26(1) montre que, pour des DHP de 39 à 89 cm, 3 individus sur 4 ont fructifié pendant 3 années consécutives et 1 sur 4 a fructifié 2 années sur 3. Le plus jeune pied (DHP: 28 cm), n'a présenté qu'une fructification asynchrone, en 1991. Il pourrait s'agir d'une première production.

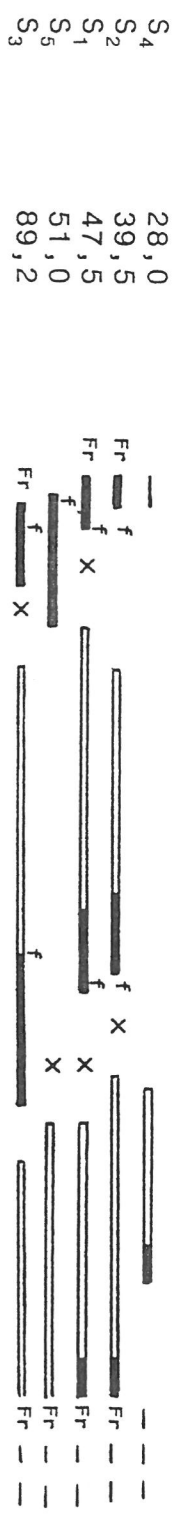
Le renouvellement foliaire se produit en octobre-novembre, peu avant la floraison. Celle-ci a lieu en décembre-janvier. Le développement des fruits commence en février-mars. Croissance et maturation durent de 5 à 8 mois. A maturité, les infrutescences sont composées de 5 à 10 fruits chacune. Les fruits déhiscent s'ouvrent en 2 valves et exposent une graine arillée, entière, de couleur rouge vif (PL.IV: 1 & 2, p.157). La fructification se produit généralement pendant 7 à 8 semaines entre septembre et décembre et présente un pic en octobre. Mais on observe des variations individuelles intraspécifiques. C'est ainsi que la fructification de S<sub>3</sub> (1990) fut longue et se produisit tardivement (octobre à février) alors qu'au contraire la fructification de S<sub>4</sub> (1991) fut courte et précoce (juin).

### **Analyse de la production**

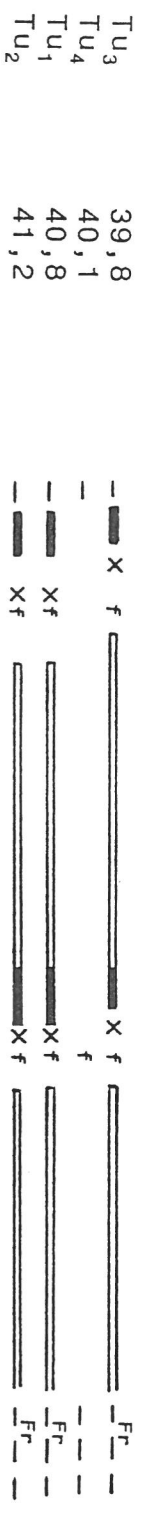
#### Evaluation de la production

La production de 4 individus a été évaluée durant 2 années consécutives. Pour 1 pied la production a été mesurée par comptage direct (S<sub>4</sub>, 1991), pour les 3 autres, par la méthode indirecte d'échantillonnage au sol (Tabl.20). Seul le pied S<sub>2</sub>, situé à la station parmi les habitations et subissant de ce fait une prédation très faible, a été évalué par comptage des graines.

1. *Staudtia stipitata* (N = 5)



2. *Turraeanthus africanus* (N = 4)



3. *Autranella congolensis* (N = 5)

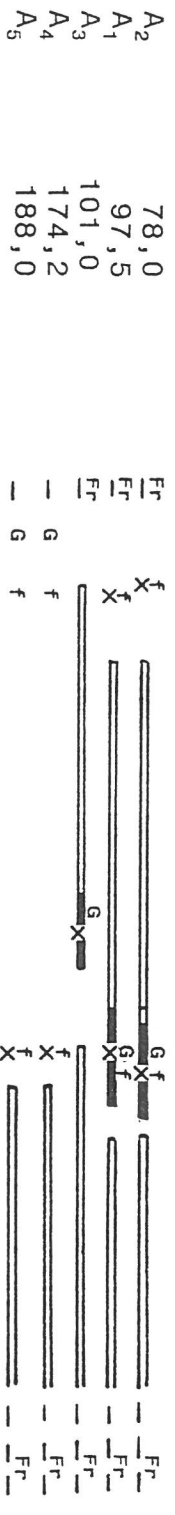


FIG. 26. PHENOGRAMMES INDIVIDUELS DE *S. STIPITATA* (1), *T. AFRICANUS* (2) ET *A. CONGOLENSIS* (3) (Octobre 1989 à octobre 1991)  
Légende: cf. p. 135

Les 3 autres pieds, de milieu forestier, ont été évalués par comptage des valves, moyennant une correction correspondant aux valves tombant tardivement (cf. Méthodes). Les fruits avortés, produits pendant la fructification, ont été dénombrés pour 5 productions sur 7, et leur part dans la production totale, calculée. Ce pourcentage ne prend donc pas en compte les fruits immatures tombés pendant la période de croissance. A titre d'exemple, 1350 fruits immatures sont tombés, durant le premier mois de développement, sous le pied S<sub>3</sub> dont la production sera supérieure à 43000 fruits.

Le nombre de graines étant celui des fruits mûrs produits, on a :

$$N_{\text{fruits mûrs}} = N_{\text{graines}} = N \times n \times e$$

N = Nombre moyen de fruits / carré-échantillon

n = Nombre de m<sup>2</sup> de la projection au sol de la couronne

et e = 1,38 (coefficient de correction).

TABLEAU 20. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS FRUITIERES DE *STAUDTIA STIPITATA* (N=7)

N° et site	DHP (cm)	Cime (m2)	Production 1990				Production 1991			
			total	mûrs	avort.	%	total	mûrs	avort.	%
S <sub>4</sub> ParcI	28,0	42	-	-	-	-	336	0325	0011	03,3
S <sub>2</sub> Inera	39,5	32	-	2900	-	-	999	0848	0151	15,1
S <sub>1</sub> ParcD	47,5	67	-	1072	-	-	575	0357	0218	37,9
S <sub>3</sub> Nkula	89,2	587	43745	33942	9803	22,4	8071	4859	3212	39,8

#### Variabilité de la production et production moyenne

*S.stipitata* peut fructifier dès qu'il atteint un DHP de 28 cm. La production des fruits présente une grande variabilité individuelle. Jusqu'à 50 cm de DHP, les pieds échantillonnés ont produit de 300 à 3000 fruits (ou graines) par an avec une moyenne de 1100 ± 944 (N=5). Mais certains pieds plus âgés sont capables de produire 30 fois plus que la production moyenne. Ainsi, le pied S<sub>3</sub> (DHP: 89 cm) a produit en moyenne en 2 ans 19400 fruits.



Bien que l'abondance des productions ne soit pas strictement corrélée au DHP des individus (et donc à leur âge), les 2 plus grosses productions proviennent cependant du pied le plus âgé et la plus faible du plus jeune. D'autre part, les productions présentent une variabilité interannuelle: à l'année de forte production (1990) a succédé une année de faible production (1991) La production a chuté de 70% pour  $S_1$  et  $S_2$  et de 85% pour  $S_3$ .

#### Production des fruits avortés

La part des fruits avortés produits pendant la fructification semble dépendre de la taille des individus; elle varie de 3-15% pour les 2 plus jeunes producteurs ( $28 < \text{DHP} < 40$  cm) et de 20-40% pour les 2 plus âgés ( $47 < \text{DHP} < 90$  cm). Elle semble aussi dépendre de l'importance des productions puisque les faibles productions de 1991 ( $S_1$  et  $S_2$ ) présentent 38-40% de fruits avortés alors que ceux-ci ne constituent que 22% de la forte production 1990 de  $S_3$ .

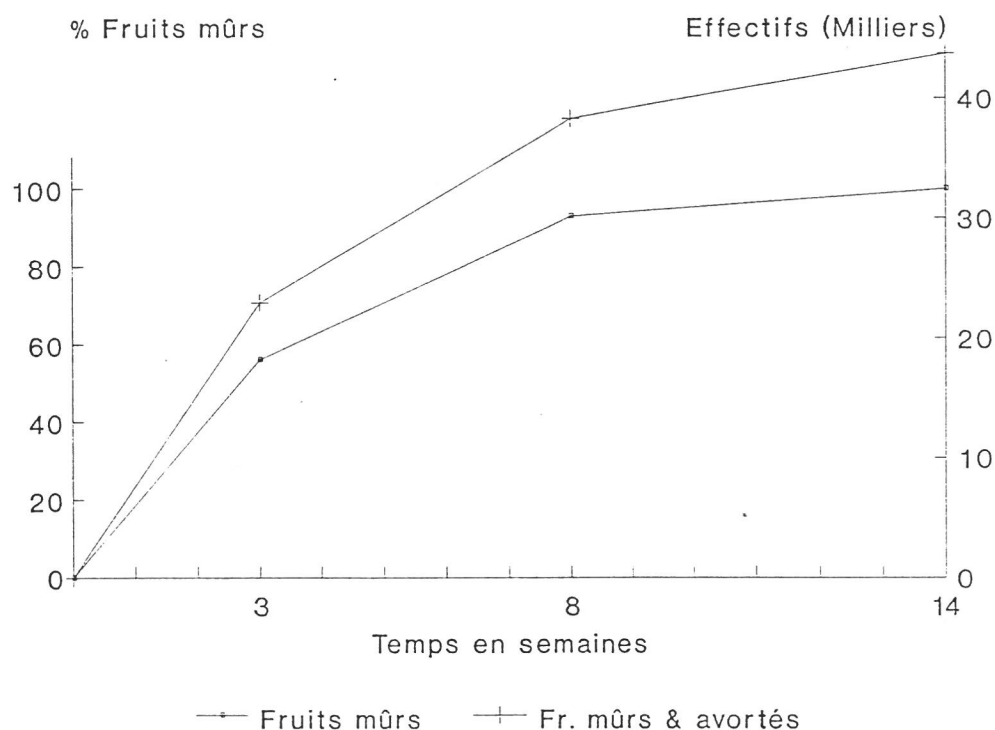
#### La durée de la fructification

La durée de la fructification est liée à l'importance de la production; Alors que la faible fructification de  $S_4$ , 1991 n'a duré que 5 semaines, la forte fructification de  $S_3$ , 1990 en a duré 14. Près de 56% des fruits mûrs et 40% des fruits avortés sont tombés en 3 semaines, 93% des fruits mûrs et 70% des fruits avortés, en 8 semaines (Fig.27).

#### Dimensions et croissance des fruits

Le développement et la maturation des fruits durent en moyenne 6 mois (extrêmes: 4 et 7,5). Dès le 1er mois, on trouve au sol, de petits fruits immatures, de 7 à 8 mm de diamètre. La croissance du fruit est progressive, six mois durant, puis s'accélère: au 7ème mois se produit 43% de l'augmentation en taille. La taille des fruits varie de 2 à 4,6 cm<sup>2</sup>, ce qui les classe dans la 3ème catégorie d'après JACKSON, (1981). Elle n'est pas strictement corrélée à celle des arbres, cependant les plus grosses graines proviennent de l'arbre au plus petit DHP et inversement. Les fruits sont ellipsoïdes mais ceux du pied  $S_3$  sont subglobuleux. Il pourrait s'agir de la variété *macrocarpa*.

FIGURE 27. PRODUCTION 1990 DU PIED S<sub>3</sub> (*STAUDTIA STIPITATA*)  
COURBES CUMULEES DE LA CHÛTE DES FRUITS



Calcul de la biomasse

TABLEAU 21. BIOMASSE ET TENEUR EN EAU DU FRUIT ET DE LA GRAINE  
DE *STAUDTIA STIPITATA* (calculées à partir de 50 fruits)

Item évalué	P. frais (g)	P. sec (g)	Mat. sèche %	Eau %
fruit moyen S <sub>3</sub>	6,06	2,92	48,2	51,8
fruit moyen S <sub>2</sub> +S <sub>1</sub>	-	3,96	-	-
graine moyenne S <sub>3</sub>	1,86	1,16	62,4	37,6
graine moyenne S <sub>2</sub> +S <sub>1</sub>	-	2,12	-	-

La biomasse (P.S.) de la production individuelle annuelle moyenne (calculée sur 2 ans pour les pieds S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> et S<sub>4</sub>, 28 <DHP <48 cm) est de 4,4 kg de fruits dont 2,3 kg de graines. Celle du pied S<sub>3</sub> (DHP:89,2 cm) est de 56,3 kg de fruits dont 22,5 kg de graines. Il est vraisemblable que cette production nettement plus forte soit le fait d'une variété plus productive (variété *macrocarpa*).

*Turraeanthus africanus* (Meliaceae)

Observations phénologiques (N=4 individus; durée: 2 ans)

*Turraeanthus africanus* est une espèce sempervirente, à fleurs hermaphrodites. Des quatre pieds observés durant trois ans (dans la parcelle H et sur le site de Ndiondio), le pied Tu<sub>4</sub> n'a ni fleuri, ni fructifié, pendant la période d'étude. Les trois autres pieds ont fructifié durant trois années consécutives et ont présenté chacun, en février-mars - 1990, 1991 et 1992 - un renouvellement de la brosse de semis denses, située sous leur couronne, et résultant de la fructification. La fructification de *T.africanus* est discontinue, régulière et annuelle.

Le renouvellement foliaire se produit en janvier en même temps ou juste après la floraison. Les feuilles rougeâtres sont bien visibles à l'extrémité des rameaux. Le développement des fruits débute en février-mars et dure environ 8 mois (maturation incluse). La fructification (chute des fruits mûrs) dure de 4 à 6 semaines et se produit principalement en novembre (Fig.26: 2, p.141). Il arrive cependant qu'une branche présente une floraison-fructification asynchrone et produise quelques fruits mûrs entre février et avril. A maturité, les infrutescences, mesurent de 22 à 55 cm et portent un nombre variable de fruits (allant de quelques unités à une vingtaine). Il s'agit de capsules, à valves coriaces et charnues, de couleur jaune-orangé (PL.IV: 6, p.157). Ils contiennent de 0 à 5 graines entourées d'une fine pulpe blanchâtre et d'un mince testa brun orangé. Après leur chute au sol, ils virent au brun puis au noir, et deviennent secs et déhiscents.

Les 3 producteurs observés ont un diamètre voisin de 40 cm et présentent un comportement phénologique similaire. Nous n'avons observé aucune variation individuelle intraspécifique.

## Analyse de la production

### Nombre de graines par fruit

Le tableau 22 traduit la fréquence des graines pour 70 fruits ramassés sous le pied porteur Tu<sub>3</sub>.

TABLEAU 22. FREQUENCE DES GRAINES CHEZ *TURRAEANTHUS AFRICANUS*

Nombre de gr/fruit	0	1	2	3	4	5
Pourcentage	1,4	34,3	27,1	24,3	10	2,8

La répartition des 70 fruits en deux classes de diamètre ( $D \geq 3$  cm et  $D < 3$  cm), montre que le nombre de graines est fonction de la taille des fruits (Tabl.23).

TABLEAU 23. FREQUENCE DES GRAINES ET TAILLE DES FRUITS

Gros fruits (Diamètre $\geq 3$ cm; N = 50)						
Nombre de gr/fruit	0	1	2	3	4	5
Pourcentage	0	20	34	30	12	4
Petits fruits (Diamètre $< 3$ cm; N = 20)						
Nombre de gr/fruit	0	1	2	3	4	5
Pourcentage	0	5	70	10	10	5

Le nombre moyen de graines par fruit:  $c = \frac{N'}{N}$  est de 2,16 (N=70)

Pour les fruits de  $D \geq 3$  cm,  $c = 2,46$  (N=50)

Pour les fruits de  $D < 3$  cm,  $c = 1,45$  (N=20).

ALEXANDRE (1977) estime à 34,7% les fruits renfermant 3 graines et à 24% ceux renfermant 2 graines en Côte d'Ivoire.

### Evaluation de la production moyenne

La production a été mesurée par la méthode d'échantillonnage au sol. Le nombre N' de graines est calculé à partir du nombre N de fruits et du coefficient de fréquence de graines:  $c = 2,16$ . Les productions ont été mesurées durant 2 années consécutives pour le pied Tu<sub>3</sub> (DHP: 39,8 cm; projection du houppier: 65 m<sup>2</sup>) et en 1990 pour le pied Tu<sub>1</sub> (DHP: 40,8 cm; projection du houppier: 63 m<sup>2</sup>)

TABLEAU 24. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS FRUITIERES (N=3) DE *TURRAEANTHUS AFRICANUS* (DHP  $\approx$  40 cm).

Production N° et Site	1989		1990		1991	
	Nb/m <sup>2</sup>	Total	Nb/m <sup>2</sup>	Total	Nb/m <sup>2</sup>	Total
Tu <sub>3</sub> Parc.H	8,1	528	9,6	625	-	Fne
Tu <sub>1</sub> Ndiondio	-	Fne	9,1	574	-	Fne

La production annuelle moyenne de *T. africanus*, mesurée pour des arbres de DHP voisin de 40 cm et pour 3 productions, est de:

$$N = 575,6 \pm 39,6 \text{ fruits.}$$

Il s'agit, en fait, d'une sous-estimation puisque la consommation par les petits mammifères terrestres n'est pas prise en compte.

Une expérience de prédation (p.231) a montré que les animaux consommateurs ont emporté 48% des fruits de l'échantillon (N=70). Mais ce pourcentage peut-il s'appliquer à la production toute entière ? L'expérience a pu être biaisée par le prélèvement, que nous avons effectué, d'un grand nombre de fruits sous l'arbre porteur, ne laissant ainsi qu'un petit nombre de fruits à la disposition des animaux. Le taux de 48% pourrait correspondre à une prédation maximale. Dans cette hypothèse, la production annuelle moyenne de *T. africanus* serait voisine de 1200 fruits. Nous estimons donc la production annuelle moyenne réelle d'un pied de *Turraeanthus africanus*, de 40 cm de DHP, à:  
 $575 < N < 1200$  fruits, (en moyenne 9 à 19 fruits /m<sup>2</sup>),  
soit  $1242 < N' < 2592$  graines ( $c = 2,16$ ).

Compte tenu du petit nombre d'arbres présents, qui, de plus, appartiennent à une même catégorie de DHP, cette évaluation est insuffisante et ne donne qu'un ordre de grandeur de la production. Notre étude ne permet pas non plus de connaître, pour cette espèce d'arbre, le diamètre du plus jeune producteur ni de savoir si la production est fonction de l'âge des individus. ALEXANDRE (1977), en Côte d'Ivoire, note une fructification régulière pour les diamètres moyens alors que les plus gros diamètres ne fructifient pratiquement jamais. Il signale une production de 100 fruits pour un jeune porteur (DHP:25,4 cm) et une production exceptionnelle de 10000 fruits pour un gros porteur (DHP:130 cm).

Les fruits avortés tombent au sol uniquement pendant la période de croissance des fruits.

Taille des fruits et graines : Les fruits sont de grosse taille, avec, pour dimensions moyennes,  $L = l = 3,25 \pm 0,7$  cm (N=35). Les dimensions des graines sont très variables. Leur longueur varie de 1,2 à 2,0 cm, leur largeur de 0,7 à 1,5 cm (N=15). Le produit des deux dimensions varie de 0,3 à 3,0 cm<sup>2</sup> et se situe ainsi entre les catégories 2 et 3 de la classification de JACKSON

#### Calcul de la biomasse

TABLEAU 25. BIOMASSE ET TENEUR EN EAU DU FRUIT ET DE LA GRAINE DE *TURRAEANTHUS AFRICANUS* (calculées à partir de 18 fruits).

Item	Poids frais (g)	P.sec (g)	Mat.sèche %	Eau %
graine	01,91	0,98	51,3	48,7
chair	12,12	2,42	20	80
fruit	14,03	3,40	24,2	75,8

ALEXANDRE (1977) donne un poids frais de 16,5 g pour les fruits de *Turraeanthus* en Côte d'Ivoire. Au Mayombe, pour un DHP de 40 cm, la biomasse (PS) de la production moyenne varie de 2 à 4 kg pour les fruits et de 1,2 à 2,5 kg pour les graines.

## *Autranella congolensis* (Sapotaceae)

### Observations phénologiques (N=5 individus; durée: 2 ans)

L'espèce est caducifoliée. Le stade défeuillé, de courte durée, est suivi d'un mois de foliaison. Ces phénophases végétatives se produisent en décembre-janvier peu avant la floraison. La fructification peut avoir lieu à la même période. On observe alors au sol, sous la couronne, la présence simultanée de feuilles mortes, d'éléments floraux et de fruits mûrs (PL.V: 1 & 2, p.158).

Les fleurs sont hermaphrodites. Croissance et maturation des fruits durent environ 10 mois, la production des fruits 6 à 10 semaines. A maturité, le fruit est une grosse baie ovoïde à une graine lignifiée de grande taille (Pl.V: 2), rarement deux. Le rythme des floraisons-fructifications est irrégulier et semble dépendre de l'âge des individus. En effet, 3 fructifications se sont produites en 3 ans chez les individus du Km 28 ( $78 < \text{DHP} < 100$  cm) (Fig.26:3), mais le rythme des phases reproductives est plus lent chez les 2 individus très âgés de la réserve de Luki (parc.I et parc. de la Nkula) au  $\text{DHP} > 174$  cm (Fig.26:3), chez qui un intervalle de 3 ans a séparé deux productions fructifères. Les germinations qui se sont produites sous la couronne de ces arbres en décembre 1989 attestent d'une production à la fin de l'année 1988, le délai de germination étant d'1 an (cf. Chap.V,1.2.). Par ailleurs, la floraison de janvier 1991 fut suivie d'une fructification (présence de fruits immatures au sol en 1991 et de graines fraîches en mars 1992). On note deux périodes de fructification, de septembre à novembre et de décembre à février.

### Analyse de la production

Nombre de graines par fruit : Certains fruits contenant deux graines, nous avons déterminé le coefficient  $c$  correspondant au nombre de graines par fruit:  $c = 1,033$  pour  $N=90$  fruits.

### Evaluation de la production moyenne

La faible production 1990 du pied A<sub>1</sub>, implanté sur une forte pente, a été mesurée par comptage direct au sol, en ajoutant au résultat les fruits accumulés en bas de pente.

La production 1990 du pied A<sub>2</sub> ainsi que la production 1991-92 du pied A<sub>5</sub> ont été mesurées par la méthode indirecte. Le nombre de fruits N est déduit du nombre de graines N'. On a:  $N = N'/c$ .

La production 1989 du pied A<sub>2</sub> ainsi que les productions 1988 des pieds A<sub>4</sub> et A<sub>5</sub> ont été évaluées par le comptage des germinations sur 1/4 de la projection du houppier pour A<sub>2</sub> (Fig.34 A, p.207), sur 1300 m<sup>2</sup> pour A<sub>4</sub> (Fig.34 B) et sur 3000 m<sup>2</sup> pour A<sub>5</sub> (Fig.34 C). Le nombre de graines (N') est estimé à partir du nombre de germinations n et du taux de germination T = 30% (cf.Chap.V,1.1). On a:  $N' = n/T$ . On ajoute à ce résultat le nombre de graines intactes ou partiellement consommées, trouvées dans les gîtes des gros rongeurs (PL.VIII:5 et PL.IX:2). La mortalité des plantules, très faible durant la première année, est négligée. L'évaluation est sous-estimée du fait qu'un petit nombre de graines consommées échappe aux observations.

La production d'*Austranella congolensis* présente une grande variabilité interannuelle et passe, pour un même individu, de 330 à plus de 4000 fruits (Tabl.26: pied A<sub>5</sub>).

TABLEAU 26. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS D' *AUTRANELLA CONGOLENSIS* (N=6) (Entre parenthèses: le nombre de graines; Fne: fructification non évaluée).

N° et site	DHP cm	Cime m <sup>2</sup>	Production de fruits			
			1988	1989	1990	1991-92
A <sub>2</sub> Km28	78	242	-	1496(1547)	4681(4840)	Fne
A <sub>1</sub> Km28	97,5	242	-	Fne	367 (380)	Fne
A <sub>4</sub> Nkula	174	452	456(471)	0	0	Fne
A <sub>5</sub> ParcI	188	846	330(341)	0	0	4076(4211)



La production moyenne individuelle (6 productions) est:  
 $N = 1901 \pm 1804$  fruits et  $N' = 1964 \pm 1864$  graines.  
 Ce résultat doit être modulé par la variabilité intraspécifique du rythme de fructification, un rythme triennal ramenant la production moyenne annuelle à 634 fruits, soit 655 graines.  
 Par ailleurs, vu le petit nombre de productions mesurées ( $N=6$ ), cette évaluation ne donne qu'un ordre de grandeur de la capacité de production des pieds d'*Austranella* de  $DHP > 78$  cm.

#### Les fruits avortés

De nombreux fruits avortent pendant la croissance, mais il n'y a pas de production de fruits avortés pendant la fructification. La méthode d'échantillonnage au sol donne, pour le pied A<sub>5</sub> (1991) une production de 3740 fruits immatures durant les 3 premiers mois du développement, 7258 pendant les 3 mois suivants et 1035 durant les 3 derniers, soit un total de 12033 fruits avortés, 3 fois plus élevé donc que celui des fruits matures ( $N=4076$ ).

#### Dimensions et croissance des fruits

Développement et maturation durent environ 10 mois. La croissance du fruit, très lente durant les 3 premiers mois, s'accélère les 3 mois suivants et représente alors 30% de l'accroissement, puis 64,5% durant les 3 derniers mois. La "taille" des graines est de  $17,5 \text{ cm}^2$  ( $5,4 \pm 2,3 \text{ cm} \times 3,3 \pm 1,4 \text{ cm}$ ), ce qui les classe dans la 4ème catégorie ( $> 10 \text{ cm}^2$ ) selon la classification de JACKSON.

#### Calcul de la biomasse

TABLEAU 27. BIOMASSE ET TENEUR EN EAU DU FRUIT ET DE LA GRAINE D'*AUTRANELLA CONGOLENSIS* (calculées à partir de 31 fruits).

Item	P.frais (g)	P.Sec (g)	Mat.sèche (%)	Eau (%)
pulpe	95,7	37,4	39,1	60,9
graine	29,5	12,3	41,7	58,3
fruit	125,2	49,7	39,7	60,3

La biomasse de la production moyenne est de  $94,5 \pm 89,3$  kg de fruits /individu et de  $24,1 \pm 22,9$  kg de graines.

## *Chlorophora excelsa* J. (Moraceae)

### Observations phénologiques

(Phases végétatives: N=38, phases reproductives: N=20 individus; durée: 30 mois).

Les phénogrammes individuels (Fig.28) visualisent la durée et la périodicité des phénophases reproductives observées, à savoir: la floraison mâle et la fructification (Pl.V: 3 & 4, p.158). Sur 20 pieds ayant fleuri ou fructifié, 9 sont mâles, 9 sont femelles et 2 sont monoïques. L'espèce est donc généralement dioïque mais 10 % des pieds observés sont monoïques.

Seules les floraisons mâles ont pu être observées. La floraison mâle a été observée chez 11 individus de DHP >38 cm; elle ne présente pas de périodicité fixe et se produit entre février et avril (58,3%) ou en juillet-août (16,6%) ou encore en octobre-novembre (25%).

La maturité sexuelle s'acquiert tardivement. En effet, le plus jeune pied producteur a un diamètre de plus de 57 cm (N = 11 individus). La fructification est discontinue, régulière et annuelle pour l'espèce, mais 64% seulement des individus (et 82% des pieds producteurs) ont fructifié durant les 2 années consécutives d'observation. Contrairement à la floraison mâle, la fructification présente un net synchronisme intraspécifique. En 1990, elles s'est produite principalement en octobre (23%) et novembre (61%), plus rarement en décembre (5%). Notons cependant les fructifications asynchrones du pied monoïque C<sub>Ma</sub> (en février-mars 1990 et en mars-avril 1992). Les phénophases développement et maturation des fruits durent de 6-8 mois si l'on prend en considération la principale période de floraison. La production des fruits mûrs dure environ 6 semaines. Les faux-fruits charnus sont verdâtres, de forme allongée, et renferment un grand nombre de graines minuscules.



L'espèce est caducifoliée. Le stade défeuillé dure 1 mois et se produit principalement en saison sèche, en juillet, août ou septembre. En juillet, 8% des arbres sont défeuillés, 40% en cours de défoliation, 2% en foliation et 50% sont feuillés alors qu'en août, 74% des arbres sont défeuillés et 26% en foliation (N=38). Cependant, la chute des feuilles est très irrégulière et n'est pas exclusivement liée à la saison sèche. En effet, des défoliations se produisent tout au long de l'année pour quelques pieds (Pl.V: 1 & 2), en novembre (20%), comme en février (20%). On note un minimum de défoliations en avril-mai-juin (2% à 5%).

### **Analyse de la production**

#### Nombre de graines par fruits

Les fruits fraîchement tombés au sol renferment en moyenne:

c = 244 graines / fruit                      N=10 fruits

#### Evaluation de la production moyenne

L'évaluation est effectuée dans le peuplement dense du site de Moenge (parc.A), en milieu ouvert et habité, où les fruits au sol sont nombreux en période de production, ce qui dénote une faible prédation, contrairement à ce qui est observé pour les productions isolées du milieu forestier où les fruits mûrs, tombant au sol, sont rares. La mesure des productions est effectuée pour trois individus, de DHP croissant, choisis de façon à ce qu'ils ne présentent pas d'interférences avec des pieds producteurs voisins. La méthode utilisée est celle de l'échantillonnage au sol. Nous négligeons de ce fait la prédation (faible) effectuée à la source par les animaux consommateurs. La production est donc légèrement sous-estimée. Etant donné l'interruption des observations de septembre 1991 à mars 1992, les productions de 1991 n'ont pu être estimées.

Le résultat des évaluations (Tabl.28) montre que le nombre de fruits produits n'est pas corrélé aux dimensions des producteurs.

TABLEAU 28. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS DE *CHLOROPHORA EXCELSA* (N=3)

Pied (DHP en cm)	Projection cime (m <sup>2</sup> )	Nombre de fruits produits /m <sup>2</sup>	total
C <sub>42</sub> (59)	254	18,2	4623
C <sub>13</sub> (70)	180	11,6	2088
C <sub>35</sub> (95,5)	380	10,1	3838

La production fruitière moyenne individuelle est de :

$$N = 3516 \pm 1060 \text{ fruits}$$

$$N' = 857904 \pm 258640 \text{ graines.}$$

La production individuelle oscille donc entre 500000 et plus d'un million de graines.

#### Les fruits avortés

Une faible quantité de fruits immatures tombe au sol durant les deux mois qui précèdent la production de fruits mûrs.

#### Dimensions des fruits et graines

Les fruits matures mesurent 3-8 cm x 1-2 cm (N=15) soit un produit de  $8,3 \pm 5 \text{ cm}^2$ . Les graines mesurent 0,27 x 0,2 cm (N=10), soit un produit de  $0,054 \text{ cm}^2$  qui les classe dans la 1ère catégorie logarythmique ( $<0,09 \text{ cm}^2$ ) établie par JACKSON.

#### Calcul de la biomasse

Le poids sec moyen d'un fruit est de 6,38 g dont 1,10 g de pulpe et 5,28 g de graines (N=15). Le poids sec moyen d'une graine est de 0,0216 g (N=100). La biomasse (poids sec) d'une production individuelle annuelle moyenne, calculée à partir de 3 productions est:

$$\text{Biomasse}_{\text{fruits}} = 22,5 \pm 6,7 \text{ kg}$$

$$\text{Biomasse}_{\text{graines}} = 18,5 \pm 5,5 \text{ kg.}$$

PLANCHE IV

- Staudtia stipitata* (Myristicaceae) : fruit et feuille (1),  
inflorescence à maturité (2).
- Pycnanthus angolensis* (Myristicaceae): feuilles et jeune  
inflorescence (3), inflorescence peu avant  
la maturité (4).
- Turraeanthus africanus* (Meliaceae) (5), fruits et graines (6).
- Autranelia congolensis* (Sapotaceae) (7). En (8): présence  
simultanée au sol (de gauche à droite) de  
plantules, éléments floraux, feuilles mortes  
et fruits mûrs.

PLANCHE V

- Chlorophora excelsa* (Moraceae): défoliation et refoliation  
asynchrones: en avril (1), en novembre (2);  
fleurs mâles (3) et fruits mûrs (4).
- Terminalia superba* (Combretaceae) en fruits mûrs (5),  
inflorescence à maturité (6), samare (7).
- Gossweilerodendron balsamiferum* (Caesalpiaceae) (8): gousse  
samaroïde (9) (la flèche indique le point  
d'attache).

PLANCHE VI

- Piptadeniastrum africanum* (Mimosaceae): floraison (1), phase de  
développement des fruits (2), inflorescence  
(3), gousse et graine matures (4),  
parasitisme des graines (5).
- Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpiaceae): fin de la floraison  
(6), fructification (7), prédation des  
graines immatures par un écureuil (8), valve  
et graine en décomposition (9).



PLANCHE IV

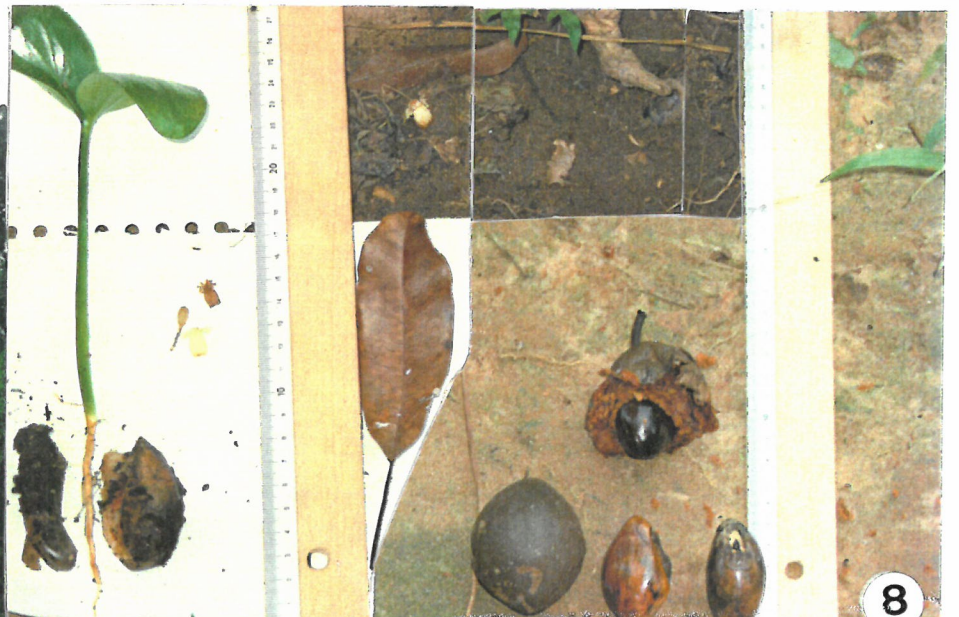
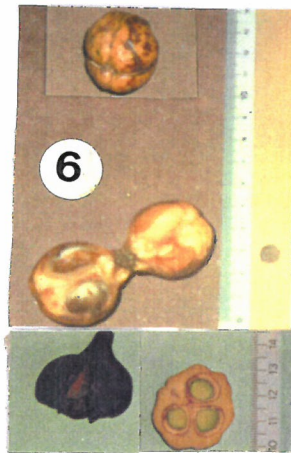
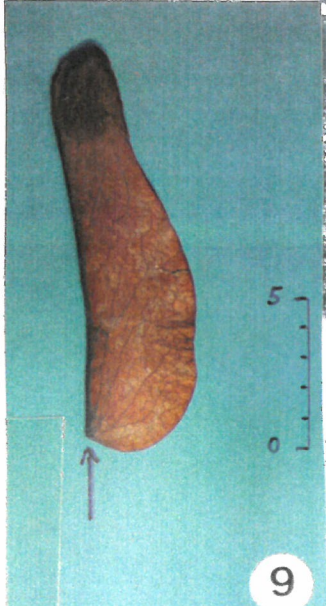




PLANCHE V





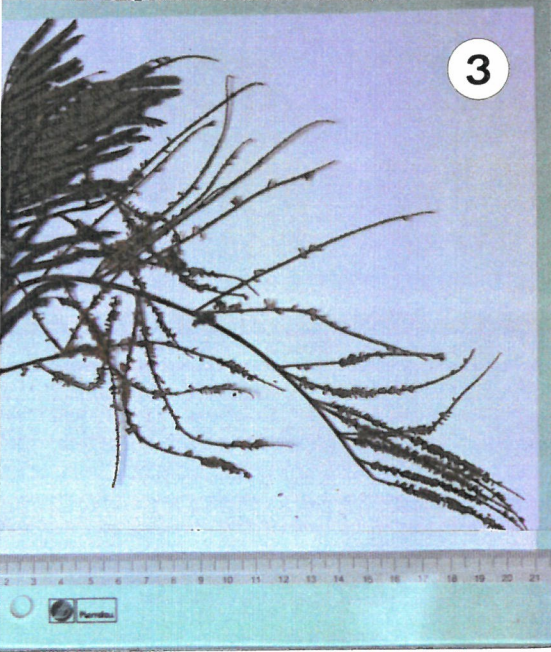
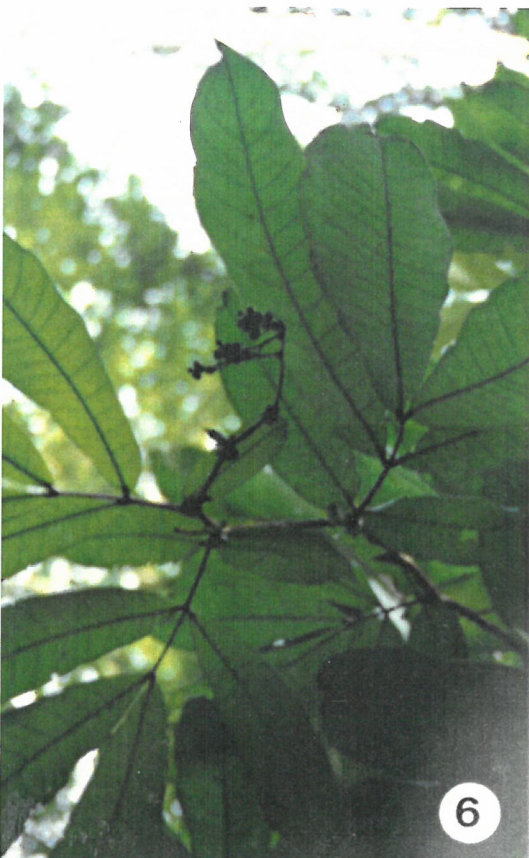


PLANCHE VI



8

9

## 2. LES TROIS ESPECES ANEMOCHORES

### *Terminalia superba* (Combretaceae)

Observations phénologiques (N=22 individus; durée: 30 mois)

L'espèce est caducifoliée. La défeuillaison présente un net synchronisme intraspécifique et se produit en saison sèche durant 2 mois. La défoliation commence en juillet (exceptionnellement en juin:  $T_{E1}$  en 1991). Elle est généralisée en août-septembre et concerne aussi les jeunes pieds. La foliaison se produit surtout en octobre. Quelques comportements individuels conduisent à une défoliation asynchrone de tout ou partie d'un individu. C'est ainsi qu'une défoliation-foliaison partielle, suivie d'une fructification partielle, a été observée en 1990 pour  $T_{D4}$ .

*T. superba* possède des fleurs hermaphrodites. La période de floraison intervient juste après la période de foliaison, entre novembre et janvier et dure environ 1 mois. Une floraison asynchrone a été observée en mars-avril 1991. La majeure partie des fleurs avorte si bien que les axes fructifères ne portent généralement que 4 à 7 samares. L'avortement de la floraison peut aboutir à une absence de fructification pour quelques pieds.

Les axes fructifères se forment en 3 à 5 mois, pendant la saison des pluies alors que la maturation se produit pendant la saison sèche. Les samares immatures, de couleur verte, ainsi que les samares matures restent sur l'arbre durant plusieurs mois. Les phénophases de développement et de maturation durent ainsi 5-10 mois. Les infrutescences mûres, de couleur brune, sont visibles dans les frondaisons dès avril sur certains individus feuillés (PL.V: 5 & 6), et en juillet-août sur de nombreux individus défeuillés. La dispersion des semences (PL.V: 7) commence en avril (30% des cas observés) ou en juin-juillet (70% des cas) (N=13 productions).

### Durée des fructifications

De faible intensité durant les mois de saison sèche, la dispersion s'accroît avec les vents forts du début de la saison des pluies; à nouveau plus faible, elle se poursuit jusqu'à la petite saison sèche de janvier-février. La fructification est étalée sur une période de 4 à 9 mois, mais des bouquets de samares persistent sur les arbres plus longtemps. Il arrive que 2 fructifications successives donnent lieu à une production de graines continue durant plus d'une année ( $T_{E1}$  et  $T_{G4}$ , Fig.29).

### Maturité sexuelle et rythmes de fructification

Les phénogrammes individuels établis d'octobre 1989 à mars 1992 pour 22 individus du dispositif d'étude, montrent que les 8 individus de  $DHP < 40$  cm n'ont ni fleuri, ni fructifié (Fig.29). Des 2 individus au  $DHP = 41,4$ cm, un seul a fructifié une fois en 4 ans. Sur les 13 individus de  $46 < DHP < 112$  cm, 12 ont fructifié alors que le pied  $T_{A39}$  est stérile. Les 3 individus au  $40 < DHP < 50$  cm n'ont fructifié qu'une ou deux fois en 4 ans, alors que les 9 individus de  $DHP \geq 70$  cm ont fructifié 3 ou 4 fois en 4 années. Seulement 12 des 22 individus observés ont fructifié en 4 ans. Les fructifications sont régulières et annuelles pour l'espèce, mais tous les arbres producteurs ne fructifient pas chaque année. Chaque année, 7 à 9 individus sur 12 producteurs suivis ont fructifié: 33,3% des jeunes producteurs, au  $DHP < 60$  cm, et 77,7% des producteurs de  $DHP > 70$  cm.

La maturité sexuelle ne survient que chez les individus de  $DHP$  de 40-50 cm. Les productions sont d'abord espacées: une en quatre ans (pieds  $T_{F33}$ ,  $T_{G1}$ ), puis deux ( $T_{B26}$ ); par la suite, elles deviennent régulières et se produisent trois fois en quatre ans ( $T_{A13}$ ,  $T_{A45}$ ,  $T_{F35}$ ,  $T_{G4}$  etc.). La capacité de production n'est donc pleinement réalisée que chez les individus au  $DHP \geq 70$  cm. Notre étude ne permet pas de savoir si elle est atteinte par les arbres de  $50 < DHP < 70$  cm, cette classe de diamètre n'étant représentée, dans l'échantillon étudié, que par un individu stérile. GROULEZ et WOOD (1984) signalent également une maturité sexuelle assez tardive, de 15 ans en Côte d'Ivoire à 25 ans au Zaïre.



## Analyse de la production

### Evaluation de la production

La méthode directe de récolte *in situ* des semences de *T. superba*, donnerait une bonne estimation des productions, mais elle n'a pu être retenue pour des raisons techniques. Nous avons donc utilisé la méthode d'échantillonnage au sol, difficile à réaliser parce que, d'une part, les productions étalées nécessitent des relevés de collecteurs nombreux et répétés sur un intervalle de temps long et que, d'autre part, cette espèce d'arbre forme des peuplements serrés dans les forêts du Mayombe; du fait du mode de dissémination anémochore, les distances de dispersion sont grandes et les interférences entre arbres conspécifiques voisins sont nombreuses et rendent imprécises les évaluations. Il convient donc d'étudier la production d'arbres isolés, de DHP >70 cm, ayant, de ce fait, déterminé leur potentiel reproductif.

Dans le dispositif d'étude, seule la parcelle E, affectée par un chablis multiple 14 ans plus tôt, présente un arbre répondant à ces critères. Il s'agit de  $T_{E1}$  (DHP: 95,5 cm), relativement isolé, c'est-à-dire situé à plus de 60 m d'arbres conspécifiques.

$T_{E1}$  a fait l'objet d'une étude détaillée durant 12 mois pendant lesquels les diaspores ont été dénombrées dans 64 carrés-échantillons, à intervalles de temps réguliers: d'abord d'une semaine, de novembre à décembre 1990, puis de 2 semaines, de janvier à juin 1991, et enfin de 4 semaines, de juin à novembre 1991. La méthode employée donne une surface d'échantillonnage de 5% pour la cime, de 1% pour l'anneau 1 et seulement de 0,2% pour l'anneau 2. Pour pallier partiellement à ce manque de précision, 12 quadrats supplémentaires ont été disposées dans l'anneau 2 et leur emplacement choisi de façon à éviter l'effet parapluie des arbres dominés. La surface d'échantillonnage est ainsi ramenée à 0,5% pour ce qui concerne l'anneau 2.

Deux autres arbres ( $T_{F35}$ , DHP: 70,6 cm et  $T_{E36}$ , DHP: 92 cm) ont été retenus, mais en raison des interférences avec des arbres conspécifiques, le dénombrement des samares a été effectué en 1990 sous leur houppier seulement (12 et 16 quadrats). Les résultats obtenus sont repris dans le tableau 29.

TABLEAU 29. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS DE *TERMINALIA SUPERBA* (N=3)

Pied DHP(cm)	Distance (m)	Surface (m <sup>2</sup> )	Nb de gr/m <sup>2</sup> - échantillon	Nb de gr total	Graines avortées	
$T_{E1}$ 95,5	Houppier R = 13,3	556	387 (N=18)	215 172		
	-----					10,6%
	Anneau 1 D <sub>1</sub> : 13,3-30	2270	230 (N=22)	522100		
	-----					
	Anneau 2 D <sub>2</sub> : 30-50	5024	59 (N=24)	296416	-	
Total:		7850		1033688	109570	
$T_{F35}$ 70,6	Houppier R = 10,6	353	298 (N=12)	105194	9,5%	
	Total <sub>estimé</sub>			525970		
$T_{E36}$ 92,0	Cime R = 12,5	491	356 (N=16)	174796	8,9%	
	Total <sub>estimé</sub>			873980		

L'évaluation du pied  $T_{E1}$ , réalisée sur 12 mois, couvre en partie la période de production de 1990 (année de forte production) et en partie celle de 1991 (année de production plus faible) (Fig.42 p.246). Elle peut être considérée comme une production moyenne (sur 2 ans) pour l'arbre étudié. La production est sous-estimée puisque les samares dispersées au-delà de 50 m sont négligées. Il ressort du tableau 28 que les samares tombées sous le houppier représentent environ 20% de la production totale.

Nous nous servons de ce résultat pour effectuer une approximation de la production totale (1990) des individus  $T_{F35}$  et  $T_{E36}$ . Bien qu'imprécises, ces estimations donnent un ordre de grandeur. La production individuelle annuelle, estimée pour des arbres au DHP > 70 cm, est de:  $5 \times 10^5 < N_{total} < 1 \times 10^6$  samares.

Les fructifications sont étalées sur plusieurs mois. Pour les arbres étudiés, une durée de fructification de 6 mois correspond à la production la plus faible ( $T_{F35}$ , plus de 500000 samares), et une durée de 9 mois aux productions plus fortes de  $T_{E1}$  et de  $T_{E36}$  (> 800000 samares) en 1990. La durée de la fructification pourrait ainsi dépendre de l'importance de la production.

L'observation de plusieurs autres productions, bien que ne se traduisant pas par une évaluation chiffrée, nous a permis d'avoir une perception globale de l'abondance des fructifications (bien visibles dans les frondaisons). Il apparaît que, dans l'ensemble, celle-ci croît avec les dimensions des individus.

#### La production de fruits avortés

Sous cette appellation nous regroupons aussi bien les samares de couleur verte, tombées à l'état immature, que les samares stériles, généralement reconnaissables à leur couleur claire, jaune-brunâtre. Les graines de ces dernières présentent des téguments lignifiés mais elles sont vides (dépourvues d'embryon).

Les fruits avortés récoltés dans les carrés-échantillons du dispositif d'évaluation du pied  $T_{E1}$  (DHP: 95,5 cm), pendant 12 mois, constituent, en moyenne, 10,6 % de la production totale. Environ 50% d'entre eux sont tombés pendant les 3 mois précédant la fructification et le 1er mois de celle-ci (janvier-avril), et les 50% restants durant les 8 mois suivants (Fig.42 p.246). La proportion des fruits avortés est également voisine de 10% (respectivement 9,5% et 8,9%) dans les carrés-échantillons placés sous la cime de  $T_{F35}$  (DHP: 70,6 cm) et  $T_{E36}$  (DHP: 92 cm).

Mais, il en va autrement pour les jeunes producteurs. En effet, il ressort de nos observations de terrain, ainsi que de l'échec de certains essais de germination effectués, que les jeunes arbres, au  $41 < \text{DHP} < 49$  cm (N=3), produisent des fruits stériles.

#### Taille des fruits et graines matures

Les dimensions des samares matures (N=10) sont de:  $5,92 \pm 0,43$  cm  $\times$   $2,25 \pm 0,08$  cm, soit un produit de  $13,3$  cm<sup>2</sup>, ce qui situe cette diaspore dans la 4ème catégorie de la classification de JACKSON. La "taille" de la graine, dépourvue de l'expansion aliforme, est de  $1,1$  cm<sup>2</sup>.

#### Calcul de la biomasse des fruits

Le poids frais moyen d'une samare est de  $0,15$  g (N=10). Le poids sec moyen est de  $0,11$  g (N=100). Pour une production annuelle comprise entre 500000 et plus d'un million de samares, la biomasse (PS) oscillera entre 55 et plus de 110 kg par individu.

### ***Gossweilerodendron balsamiferum*** **(Caesalpinaceae)**

#### **Observations phénologiques (N=18 individus; durée: 18 mois)**

L'espèce est caducifoliée. La défeuillaison présente un net synchronisme intraspécifique et se produit en saison sèche durant 2 à 3 mois. La défoliation commence généralement vers le milieu de la saison sèche. Elle est presque générale en fin de saison sèche (septembre-octobre) et suivie de la foliaison, puis de la floraison. Le stade défeuillé précède la floraison même pour l'individu G<sub>C70</sub>, désynchronisé en 1991, dont la floraison s'est produite en août et a été précédée d'une défeuillaison au début de la saison sèche, en mai-juin.



Les fleurs de *G.balsamiferum* sont hermaphrodites. La floraison dure un mois et a lieu généralement entre novembre et janvier (peu après la foliaison). Le développement des fruits et leur maturation ne durent que 2 mois. La production des diaspores - gousses samaroïdes à 1 graine (PL.V: 9) - dure 4 à 6 semaines et intervient entre février et avril, après la petite saison sèche.

Le cycle reproducteur s'effectue donc en saison des pluies, mais exceptionnellement deux périodes de floraison-fructification se sont produites pour un même pied ( $G_{C70}$ ) en moins d'un an, l'une en saison des pluies (décembre-mars 1991), l'autre en saison sèche (août-novembre 1991).

#### Maturité sexuelle et rythmes de fructification

Les phénogrammes individuels (Fig.30), établis d'octobre 1989 à mars 1992, visualisent le rythme de fructification des 18 individus présents dans les parcelles C, H, I et K.

Il ressort de l'analyse des phénogrammes que :

- Les 3 individus de  $DHP < 30$  cm n'ont ni fructifié, ni fleuri,
- Des 3 individus au  $30 < DHP < 35$  cm, 1 seul a fructifié.
- Des 13 individus au  $DHP \geq 35$  cm, 12 ont fructifié alors que le pied  $G_{Cx}$  est resté stérile.

Les pieds de *G.balsamiferum* acquièrent leur maturité sexuelle lorsque leur DHP avoisine 30-35 cm. Les fructifications sont discontinues, régulières et annuelles pour l'espèce, mais tous les producteurs ne fructifient pas chaque année: 83% des pieds fertiles ont fructifié en 1990 et 1991, 58% en 1992, soit en moyenne 75% en 3 ans. Les productions très faibles sont fréquentes. La période de production présente des variations stationnelles mais les fructifications d'une même station sont synchrones, à quelques exceptions près. C'est ainsi qu'en 1990, la fructification s'est produite en février dans la parcelle K, en mars dans la parcelle C, et en avril dans la parcelle I. En 1991, elle a lieu en février dans les parcelles H, I et K et en mars-avril dans la parcelle C.



## Analyse de la production

### Evaluation de la production

Nous avons échantillonné 4 individus, par la méthode d'évaluation indirecte, pendant deux années consécutives de production. Les carrés-échantillons ont été disposés tous les 4 mètres jusqu'à une distance de 25 à 50 mètres selon la distance de dispersion constatée (disparition des diaspores dans les carrés). Au total 8 productions ont été évaluées, dont 3 ( $G_{I31}$  1990 et  $G_{I31}$  1991 et  $G_{C1}$  1991) de façon détaillée, en échantillonnant séparément la cime (échantillonnage à 5%), l'anneau 1 (à 1%) jusqu'à une distance de 25 ou 30 m, et éventuellement un anneau 2 (à 0,4%). Le tableau 29 présente les résultats obtenus.

TABLEAU 30. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS DE  
*GOSSWEILERODENDRON BALSAMIFERUM* (N=8)  
(Nb: nombre; gr: graines; av: avortées).

Pied (DHP, cm)	Année	Distance (m)	Surface (m <sup>2</sup> )	Nb moyen gr/m <sup>2</sup>	Nb gr total	Gr av (%)
$G_{C1}$ (90,1)	1990	30	2826	38,3(N=24)	108236	-
$G_{C1}$	1991	7(Rayon)	154	86,7(N=8)	13352	33,0
		7-30(D <sub>1</sub> )	2672	34,5(N=24)	92184	36,0
		30-50(D <sub>2</sub> )	5024	11,7(N=20)	58781	
		Total	7850		164317	-
$G_H$ (71,6)	1991	30	2826	0,9(N=24)	2544	59,0
$G_H$	1992	30	2826	62,2(N=24)	175777	28,7
$G_{I31}$ (57)	1990	6(Rayon)	113	42,7(N=4)	4825	-
		6-25	1963	4,3(N=20)	8043	-
		25-35	1883	3,8(N=8)	7122	-
		Total	3846		19990	-
$G_{I31}$	1991	6(Rayon)	79	32,2(N=4)	2608	-
		6-25	1884	3,1(N=20)	5831	-
		Total	1963		8439	46,4
$G_{I16}$ (31)	1990	25	1963	2,3(N=20)	4600	-
$G_{I16}$	1991	25	1963	5,6(N=20)	10993	40,0

Durant la période d'étude la production de diaspores a présenté de grandes variations intraspécifiques et interannuelles. Les productions individuelles (N=8) varient de 2500 à plus de 175000 diaspores. Dans le cas de G<sub>C1</sub> (DHP: 90,1 cm) 2 fortes productions se sont succédées avec une moyenne (calculée sur 2 productions) de 136000 diaspores. Au contraire, pour le pied G<sub>H</sub> (DHP: 71,6 cm), une forte production a succédé à une très faible production. La moyenne (sur 2 ans) est de 90000 diaspores. La production moyenne, calculée sur 2 ans, est beaucoup plus faible pour G<sub>I31</sub> (DHP: 56,7 cm), à savoir 14000 diaspores et plus faible encore pour le plus jeune producteur observé, G<sub>I16</sub> (DHP: 30,6 cm), à savoir 7797 diaspores.

Les productions sont donc faibles, de l'ordre de 10000 diaspores pour les arbres aux dimensions les plus faibles (DHP < 57 cm) et plus de dix fois plus fortes - largement supérieures à 100000 diaspores - pour les arbres de DHP >70 cm, qui réalisent leur pleine capacité de production.

La production moyenne annuelle réelle est inférieure, si l'on tient compte du rythme individuel de fructification et de la production de fruits avortés.

#### Production des fruits avortés

L'analyse du contenu des carrés-échantillons montre que la proportion des fruits avortés est élevée et varie de 28,7% à 59% pour les 5 productions analysées, avec une moyenne de 42%.

Pour les productions évaluées, le pourcentage de graines avortées est inversement proportionnel à la quantité de graines produites. En effet, à la très faible production de 2500 diaspores correspond le plus fort pourcentage (59%); aux faibles productions, de l'ordre de 10000 diaspores, correspond un pourcentage d'environ 43%; enfin, aux fortes productions de 175000 et 165000 diaspores correspond un pourcentage plus faible, voisin de 32%.

Durant la période d'étude la production de diaspores a présenté de grandes variations intraspécifiques et interannuelles. Les productions individuelles (N=8) varient de 2500 à plus de 175000 diaspores. Dans le cas de  $G_{C_1}$  (DHP: 90,1 cm) 2 fortes productions se sont succédées avec une moyenne (calculée sur 2 productions) de 136000 diaspores. Au contraire, pour le pied  $G_H$  (DHP: 71,6 cm), une forte production a succédé à une très faible production. La moyenne (sur 2 ans) est de 90000 diaspores. La production moyenne, calculée sur 2 ans, est beaucoup plus faible pour  $G_{I_{31}}$  (DHP: 56,7 cm), à savoir 14000 diaspores et plus faible encore pour le plus jeune producteur observé,  $G_{I_{16}}$  (DHP: 30,6 cm), à savoir 7797 diaspores.

Les productions sont donc faibles, de l'ordre de 10000 diaspores pour les arbres aux dimensions les plus faibles (DHP < 57 cm) et plus de dix fois plus fortes - largement supérieures à 100000 diaspores - pour les arbres de DHP >70 cm, qui réalisent leur pleine capacité de production.

La production moyenne annuelle réelle est inférieure, si l'on tient compte du rythme individuel de fructification et de la production de fruits avortés.

#### Production des fruits avortés

L'analyse du contenu des carrés-échantillons montre que la proportion des fruits avortés est élevée et varie de 28,7% à 59% pour les 5 productions analysées, avec une moyenne de 42%.

Pour les productions évaluées, le pourcentage de graines avortées est inversement proportionnel à la quantité de graines produites. En effet, à la très faible production de 2500 diaspores correspond le plus fort pourcentage (59%); aux faibles productions, de l'ordre de 10000 diaspores, correspond un pourcentage d'environ 43%; enfin, aux fortes productions de 175000 et 165000 diaspores correspond un pourcentage plus faible, voisin de 32%.

Les pieds GK1 et GK2, aux DHP respectivement égaux à 64,2 et 69,0 cm, n'ont pas été évalués en raison de l'éloignement de la parcelle K. Cependant ils ont fructifié durant 3 années consécutives, en alternant deux années de forte production (1990 et 1992) et une année de faible fructification (1991).

De l'observation de leurs fructifications ajoutées à celles du tableau 34, il ressort que la pleine capacité de production est atteinte pour les arbres au DHP voisin de 60 cm. Pour de tels arbres, la production individuelle moyenne, calculée sur 4 productions, sera donc de:

$N_{\text{Prod.moyenne}} = 112700$  diaspores ( $\pm 68500$ )  
dont 75700 fertiles et 37000 avortées.

Mais, compte tenu du rythme de fructification, la production annuelle moyenne réelle sera inférieure de 25% à ce résultat. La production individuelle annuelle moyenne de diaspores sera:  
 $N_{\text{Prod.ann.my}} = 84500$  dont 57500 fertiles et 27000 avortées.

#### Taille des fruits et graines matures

Les dimensions des gousses matures (N=10) sont de:  
10,7-13,7 cm  $\times$  2,5-3,5 cm, soit un produit des 2 dimensions variant de 26,7 à 48 cm<sup>2</sup> (36 cm<sup>2</sup> en moyenne).  
Cette diaspore se situe donc dans la 4ème catégorie de taille selon la classification de JACKSON. Mais la "taille" de la graine dépourvue de l'expansion aliforme est de 4,5 cm<sup>2</sup>.

#### Calcul de la biomasse des fruits

Le poids frais moyen d'une gousse samaroïde mûre de *G.balsamiferum* est de  $2,78 \pm 0,87$  g. Le poids sec moyen est de  $1,94 \pm 0,48$  g (N = 30). Le poids sec moyen des gousses avortées est de  $0,39 \pm 0,08$  g (N = 27).

Pour une production moyenne de 75700 gousses fertiles et 37000 avortées, la biomasse (poids sec) produite par un individu ayant réalisé sa capacité de production sera voisine de 160 kg.

## *Piptadeniastrum africanum* (Mimosaceae)

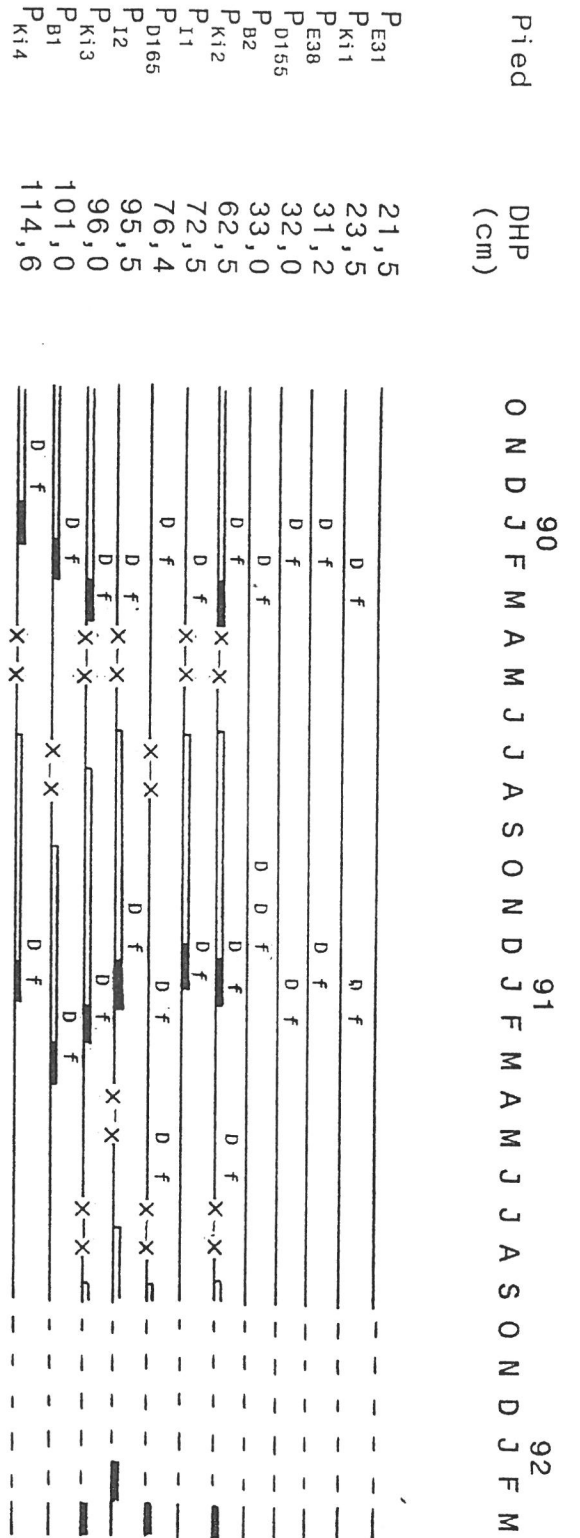
Observations phénologiques (N=12 individus; durée: 30 mois)  
(Floraison 1991 observée sur 28 individus)

Les 12 individus présents dans le dispositif d'étude ont un DHP compris entre 21,5 et 114,6 cm. Les 12 phénogrammes individuels (Fig.31) montrent que les individus de DHP <33 cm (N=5) n'ont ni fleuri ni fructifié durant les 3 années de l'étude alors que les individus de DHP >60 cm (N=7) ont tous fructifié. La maturité sexuelle intervient donc chez les individus de 35 à 60 cm de DHP. Notre dispositif d'étude ne permet pas de la préciser davantage puisqu'aucun arbre présent n'appartient à cette classe de DHP.

La fructification est discontinue, régulière et annuelle pour l'espèce, mais 66,6% seulement des individus fertiles fructifient par an (moyenne calculée sur 3 ans). En effet, 2/7 individus - soit 28,5% - ont fructifié 1 fois en 3 ans, 2/7 (28,5%) 3 fois en 3 ans, et 3/7 individus - soit 42,9% - 2 fois en 3 ans.

La floraison de *P.africanum* est annuelle, abondante et se traduit par des épis de fleurs hermaphrodites dressés au-dessus des nappes de feuillage (PL.VI: 1&3, p.159). Elle dure 2 mois et se produit à 2 périodes, en avril-mai ou en juillet-août. En 1991, 60,7% des pieds ont fleuri en avril et 39,2% en juillet (N=28). La formation des fruits débute en saison sèche et leur développement (PL.VI: 2) se poursuit durant la saison des pluies. Il dure 5 mois suivis par 1 mois de maturation, pendant lequel les gousses brunissent. Le mois suivant, la déhiscence des gousses libère les graines ailées (PL.VI: 4). La dispersion des graines dure un mois et se produit généralement de fin janvier à fin février, après la petite saison sèche. La chute des gousses commence en février (44%) et dure 2-3 mois (54%). Mais quelques gousses restent sur l'arbre jusqu'à la production suivante.

*Piptadeniastrum africanum* (N=12)



*Giberti dendron dewvrei* (N=8)

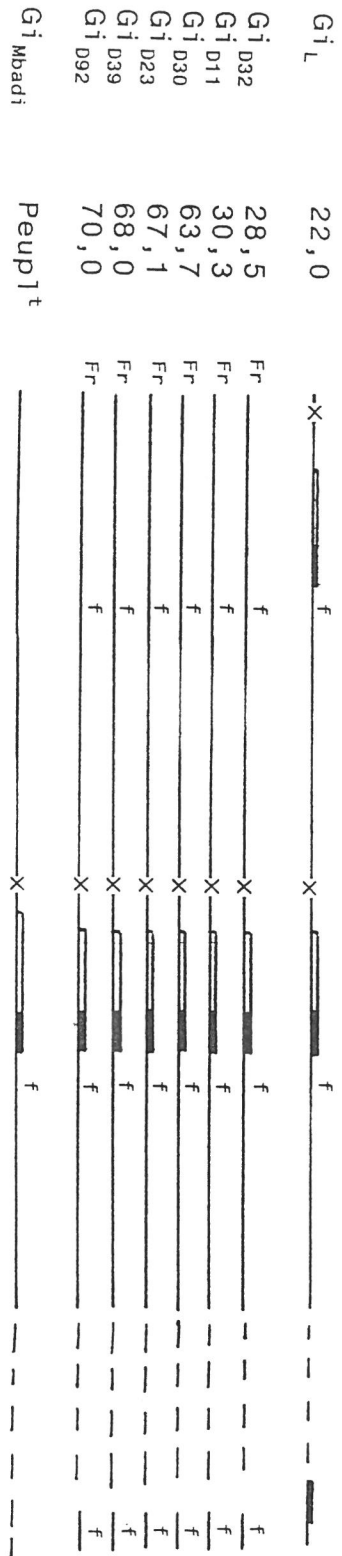


FIG. 31.

PHENOGRAMMES INDIVIDUELS DE *P. AFRICANUM* (N=12) et de *G. DEWVREI* (N=8) classés par ordre croissant de DHP (Période d'octobre 1989 à mars 1992).

Légende: cf. p. 135



L'espèce est caducifoliée. Les phases défoliation-foliaison durent 2 mois et se produisent généralement entre décembre et mars, mais le cycle végétatif présente quelques défoliations désynchronisées, en octobre-novembre ou en mai-juin. Un individu peut aussi être défeuillé deux fois en un an ( $P_{Ki2}$ : en décembre 1990 et mai 1991;  $P_{D165}$ : en janvier et mai 1991). La foliaison coïncide souvent avec la dispersion des graines. A cette période de nombreuses jeunes pousses sectionnées tombent au sol, ce qui dénote une herbivorie active dans les frondaisons.

### Analyse de la production

#### Nombre de graines par gousse

Le nombre de graines dénombré par gousse varie de 3 à 10. Le nombre moyen de graines par gousse a été évalué à partir d'un échantillon de 30 gousses, pour 4 individus (Tabl.31). Les résultats montrent qu'il varie de 6 à 8 et augmente avec le diamètre (et donc l'âge) de l'arbre.

TABLEAU 31. MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS DE *PIPTADENIASTRUM AFRICANUM* PAR LA METHODE DIRECTE (N=4)

Pied	DHP(cm)	Nb de gousses	Nb de gr/gousse	Nb total de gr
$P_{I1}$	72,6	20104	6,1 ± 1,7 (N=30)	122635 ± 34177
$P_{I2}$	95,5	60440	7,5 ± 1,5 (N=30)	453300 ± 90660
$P_{Ki3}$	96,0	48904	7,4 ± 1,6 (N=30)	361890 ± 78246
$P_{Ki4}$	114,6	27228	8,1 ± 1,5 (N=26)	221091 ± 40842

### Evaluation de la production

Nous avons mesuré la production 1991 de 5 pieds, par le comptage direct des gousses des pieds P<sub>I1</sub> et P<sub>I2</sub> (station INERA) et P<sub>Ki3</sub>, P<sub>Ki4</sub> (site de Kikiaka) - situés en milieu ouvert (lisière) - (Tabl.31), ainsi que par l'échantillonnage au sol des gousses du pied P<sub>B1</sub> (parcelle B, en milieu forestier) (Tabl.32).

Le pied P<sub>B1</sub> présente une production fructifère forte en 1990, faible en 1991 et nulle en 1992. La production 1991 a été évaluée à partir des gousses au sol 2 mois après la fructification.

TABLEAU 32. MESURE D'UNE PRODUCTION DE *PIPTADENIASTRUM AFRICANUM* PAR LA METHODE INDIRECTE (P<sub>B1</sub> 1991, DHP: 101 cm) (Abréviations: Nb my:nombre moyen; go:gousse).

Distance du pied	Surface (m <sup>2</sup> )	Nb my go/m <sup>2</sup>	Nb total gousses	Nb de gr /gousse	Nb total graines
0-15m	707	7 (N=20)	4949	8,15 ± 1,7	40334 ± 8413
15-30m...	2120	0,6(N=20)	1272	8,15 ± 1,7	10367 ± 2162
Total	2827	-	6221	-	50701 ± 10575

Cette évaluation conduit à une sous-estimation du fait qu'un certain nombre de gousses restent sur l'arbre pendant plus de 2 mois et quelquefois jusqu'à la fructification suivante et que d'autres sont retenues par les frondaisons des arbres dominés voisins (effet parapluie). De ce fait, nous estimons la production réelle 1991 de ce pied à environ 7500 gousses, soit 60000 ± 15000 graines.

Pour les 5 pieds évalués, la production oscille approximativement entre 50000 (une année de faible production) et 450000 graines. La production individuelle moyenne 1991 (N=5) est de: N' = 242000 ± 15000 graines, soit plus de 32000 gousses.

La moyenne annuelle, intégrant les rythmes de fructification, ramène cette production, pour des individus ayant réalisé pleinement leur capacité de production, à environ 21500 fruits, soit près de 160000 graines /an /individu de DHP >60 cm.

#### Production de fruits avortés

Le nombre de gousses qui avortent pendant la phase de développement est très faible.

#### Taille des fruits et graines matures

Les dimensions des gousses matures sont:  $20,3 \pm 2,4 \times 2,3 \pm 0,2$  cm (N=20). Le produit des 2 dimensions est de  $44,6 \text{ cm}^2$ .

Les dimensions des graines ailées sont:  $6,6 \pm 1,3 \text{ cm} \times 2,3 \pm 0,1$  cm (N=10), soit un produit de  $13,2 \text{ cm}^2$ , qui classe ces diaspores dans la 4ème catégorie établie par JACKSON. La "taille" des graines, dépourvues de leur expansion aliforme, est de  $2,0 \text{ cm}^2$ .

#### Calcul de la biomasse

Le poids frais moyen d'une graine ailée est de 0,15 gramme, le poids sec de 0,11 grammes (N=44). Pour une production moyenne d'environ 240000 graines, la biomasse (PS) sera de 26,4 kg.

### 3. UNE ESPECE AUTOCHORE

#### *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpinaceae)

##### Observations phénologiques (N=8; durée: 30 mois)

En forêt du Mayombe, cet arbre forme de petits peuplements situés en bord de rivière. Les phénogrammes de la figure 31 ont été établis à partir des observations effectuées sur un jeune pied isolé, planté ( $G_L$ ), sur les 6 pieds de la parcelle D (peuplement de la Luki), et globalement sur le peuplement de la Mbadi (zone centrale de la réserve).

L'espèce est sempervirente. Le renouvellement foliaire se produit en mars-avril, après la fructification.

Les fleurs sont hermaphrodites. La floraison, abondante et annuelle, a lieu en octobre.

La fructification n'est annuelle que pour le plus jeune pied (planté) alors qu'elle est biennale dans les deux peuplements naturels étudiés. Le rythme biennal de fructification semble dû à l'avortement de la floraison, un an sur deux. C'est ainsi que l'abondante floraison de 1990, observée dans la parcelle D, a entièrement avortée. Nous avons alors récolté au sol plus d'1kg de fleurs /m<sup>2</sup> (P.F:1063 g; P.S:295 g). A quelques exceptions près, les pieds sont synchrones dans chacun des peuplements.

Après la floraison, le développement des fruits (PL.VI: 6 & 7, p.159) ne dure que 2 à 3 mois, de novembre à janvier. La dissémination ne dure que 2 à 3 semaines et se produit en février ou en mars, après la petite saison sèche. Les graines tombent au sol lors de la déhiscence des gousses (PL.VI: 9). Quelques valves restent attachées au pied-mère et s'enroulent en spirale.

## Analyse de la production

### Nombre de graines par fruit

Le nombre de graines par fruit varie avec les dimensions des gousses. Le nombre moyen est 2,7 graines / fruit (N=23).

### Evaluation de la production 1991

Cinq productions ont été mesurées. Les gousses ont été dénombrées sur l'arbre pour le plus jeune pied. Pour les autres, nous avons procédé au comptage des valves ainsi qu'à celui des fruits avortés dans les carrés-échantillons disposés au sol. Les résultats sont rapportés à la surface de la projection au sol de la couronne et présentés dans le tableau 33.

La production de fruits de *Gilbertiodendron dewevrei* est très faible pour les petits diamètres (N < 50 fruits). Chez les arbres dont le DHP est compris entre 60 et 70 cm, elle varie de 150 à 500 fruits. La production moyenne 1991 (N=5) est:

$$N = 267 \pm 153 \text{ fruits} \quad N' = 721 \pm 413 \text{ graines.}$$

TABLEAU 33 MESURE DE QUELQUES PRODUCTIONS DE *GILBERTIODENDRON DEWEVREI* (N=5) (Nb: nombre; fr: fruit; av: avorté)

Pied	DHP (cm)	Nb moyen fruits/m <sup>2</sup> (m <sup>2</sup> cime)	Nb total fruits	Nb fr.av. (%)	Nb de fruits matures	Nb total graines
G <sub>L</sub>	22,0	-	29	-	29	78
G <sub>D30</sub>	63,7	1,2 (250)	333	33 (09,9)	300	810
G <sub>D23</sub>	67,1	1,19(312)	415	44 (10,6)	371	1002
G <sub>D39</sub>	68,0	1,13(150)	208	38 (18,3)	170	459
G <sub>D92</sub>	70,0	1,16(401)	501	36 (07,2)	465	1256

Le nombre de graines produites est de  $3,15 \pm 0,07$  gr/m<sup>2</sup> (N=15). L'évaluation, réalisée par HART et HART (1986) dans la forêt de l'Ituri (Haut-Zaïre), où les peuplements de *Gilbertiodendron dewevrei* sont très étendus, donne également 3 graines /m<sup>2</sup>. Le rythme de fructification étant biennal dans une station donnée, la production annuelle moyenne est voisine de 130 fruits et de quelques centaines de graines (360 graines) par individu. Le taux de gousses avortées varie de 7% à 19%.

Taille des fruits et graines matures: Les dimensions des gousses (N=18) sont 12,5-27 x 6-8 cm, soit un produit de  $140 \pm 60$  cm<sup>2</sup>. Les dimensions des graines (N=16) sont  $4,9 \pm 0,8$  x  $4,3 \pm 0,9$  cm, soit un produit de 21 cm<sup>2</sup>, ce qui les classe dans la 4ème catégorie de taille établie par JACKSON.

Calcul de la biomasse des fruits: Le poids sec moyen d'un fruit est de 79 g (N=7), le poids sec moyen d'une graine de 17,4 g (N=16). ICHIKAWA (1980, 1991) cite également un poids sec moyen de 17 à 18 g pour les graines de *Gilbertiodendron dewevrei* dans le Haut-Zaïre. Pour un pied de DHP compris entre 60 et 70 cm, la biomasse d'une production moyenne de graines (N=880) est d'environ 15,3 kg.

#### 4. SYNTHÈSE DES RESULTATS ET DISCUSSION

Les 9 espèces d'arbres étudiées présentent un large éventail de stratégies reproductives. L'étude des processus phénologiques en général, et des processus de la fructification en particulier, effectuée sur 87 individus fertiles, a mis en évidence une grande variabilité interspécifique - et dans certains cas intraspécifique, interannuelle ou stationnelle ou encore dépendante de la taille, et donc de l'âge, des individus - Les résultats se résument en 10 points principaux.

##### *La sexualité des arbres* (Tabl.34, 3e col., p.196)

Six des neuf espèces étudiées possèdent des fleurs hermaphrodites. D'après la description des flores, la Myristicaceae *Pycnanthus angolensis* est monoïque et la Moraceae *Chlorophora excelsa* dioïque. Nous observons cependant que, sur une période d'observation couvrant 3 fructifications consécutives, chez *Pycnanthus angolensis* 2/17 individus observés (de DHP >35 cm) fleurissent sans fructifier et sont vraisemblablement des individus mâles (dioïques). Inversement, chez *Chlorophora excelsa*, 2/20 individus qui fleurissent sont monoïques.

##### *Les phénophases végétatives*

Les flores signalent que *Gilbertiodendron dewevrei*, *Turraeanthus africanus*, *Pycnanthus angolensis* et *Staudtia stipitata* sont sempervirents. En forêt du Mayombe, le renouvellement foliaire se produit en saison des pluies, entre novembre et mars, pendant la fructification (dans le cas de *Staudtia stipitata*) ou juste après. Une défoliation maximale en saison des pluies a également été signalée pour d'autres espèces sempervirentes comme *Eperua falcata* en forêt guyanaise (PUIG, 1981).

*Chlorophora excelsa*, *Autranella congolensis* et les 3 espèces anémochores sont caducifoliées. Nous constatons en forêt du Mayombe au Zaïre un stade défeuillé de 2 mois chez *Gossweilerodendron balsamiferum* et *Terminalia superba* et de près d'1 mois chez *Piptadeniastrum africanum* et *Chlorophora excelsa*. Il est suivi par 1 mois de foliaison. Chez *Autranella congolensis*, la phase défeuillée est brève et rapidement suivie de la foliaison. Celle-ci a lieu pendant la fructification chez *Autranella congolensis*, *Terminalia superba* et *Piptadeniastrum africanum* et bien avant celle-ci chez *Gossweilerodendron balsamiferum* et *Chlorophora excelsa*. Elle est synchronisée et se produit en saison sèche chez *Terminalia superba*. Défoliation et foliaison sont étalées sur 5 mois (fin de saison sèche et 1er maximum pluviométrique) chez *Gossweilerodendron balsamiferum*, et réparties sur toute l'année chez *Chlorophora excelsa* chez qui près de 10% des pieds sont défeuillés en juillet et septembre, 74% en août, mais aussi 20% en novembre-décembre et février-mars, et 2-5% en avril, mai et juin (N=38). Ces phases végétatives ont lieu en début de petite saison sèche chez *Autranella congolensis*, avec un net synchronisme intraspécifique, alors que *Piptadeniastrum africanum* connaît une grande désynchronisation et une variation interannuelle avec un maximum de défeuillaison entre décembre et février (petite saison sèche), selon les années. La défeuillaison est donc principalement observée pendant les saisons sèches. C'est aussi le cas au Mayombe congolais pour 20 espèces sur les 29 citées par FABRI (1990).

La floraison précède de 2 à 3 mois la foliaison chez *Gilbertiodendron dewevrei* mais, le plus souvent, la foliaison précède d'1 mois la floraison (*Gossweilerodendron balsamiferum*, *Terminalia superba*, *Pycnanthus angolensis*, *Staudtia stipitata*). C'est aussi le cas pour l'une des périodes de floraison de *Piptadeniastrum africanum*. Chez *Autranella congolensis*, les 2 phases sont simultanées. Enfin, chez *Turraeanthus africanus*, la foliaison suit immédiatement la floraison.



Les phénophases défeuillaison et floraison sont donc liées au Mayombe-Zaïre, comme il est généralement constaté en forêt tropicale africaine (CAPON, 1947; LA MENSBRUGE (DE, 1966); FOURNIER et SASSON, 1983; SABATIER, 1983). Dans la présente étude, chez 8 espèces sur 9, la défoliation précède la floraison, ce qui suggère une induction florale. Celle-ci est généralement attribuée à un choc thermique ou à un choc hydrique (HOLTUM, 1940; HARPER, 1965; JANZEN, 1970; WYASERLEY, 1973 dans SABATIER, 1983; NG, 1977; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; SABATIER, 1983). Elle pourrait également être la conséquence de variations photopériodiques (LOUBRY, com.pers.). Les informations recueillies dans le cadre de cette étude ne nous permettent pas de trancher en faveur de l'une ou l'autre de ces options.

La synthèse des observations effectuées sur 61 espèces d'arbres par FABBRI (1990) dans le Mayombe congolais, fait apparaître un lien entre "floraison" et "défoliation-foliaison" ainsi que la simultanéité, chez certaines espèces, des phénophases "défoliation - foliaison" et "fructification".

La comparaison des résultats obtenus pour les 6 espèces communes aux 2 études fait ressortir 2 différences. La première concerne *Chlorophora excelsa* pour qui le comportement désynchronisé, observé au Zaïre (N=38), n'est pas signalé au Congo. La deuxième concerne *Pycnanthus angolensis* pour qui aucune période défeuillée n'est observée au Zaïre (N=22) alors qu'elle est signalée au Congo. De plus, la foliaison se produit en avril au Congo et en décembre au Zaïre. FABBRI précise qu'au Congo les cycles végétatif et reproducteur de l'Ilomba sont bien distincts. Ce phénomène concerne donc une variation stationnelle n'affectant que le cycle végétatif (défoliation plus accentuée au Congo). Il ne semble pas dû à des conditions hydriques plus rigoureuses puisque, au contraire, si l'on se réfère au diagramme pluviométrique de FABBRI (1990), la pluviométrie annuelle est plus élevée au Congo qu'au Zaïre ( $\approx 1500$  mm contre 1100 mm) et la saison sèche plus courte (4 mois au lieu de 5).

Nous pensons qu'il pourrait s'agir d'une espèce à comportement végétatif mixte présentant des variations comportementales stationnelles, soit d'essence décidue, soit d'essence sempervirente. Un tel comportement semble être également celui de *Berlinia bracteosa*, espèce décidue en Côte d'Ivoire (AUBREVILLE, 1959), et sempervirente au Congo (FABBRI, 1990). Notons que *Pycnanthus angolensis* est sempervirent en Côte d'Ivoire.

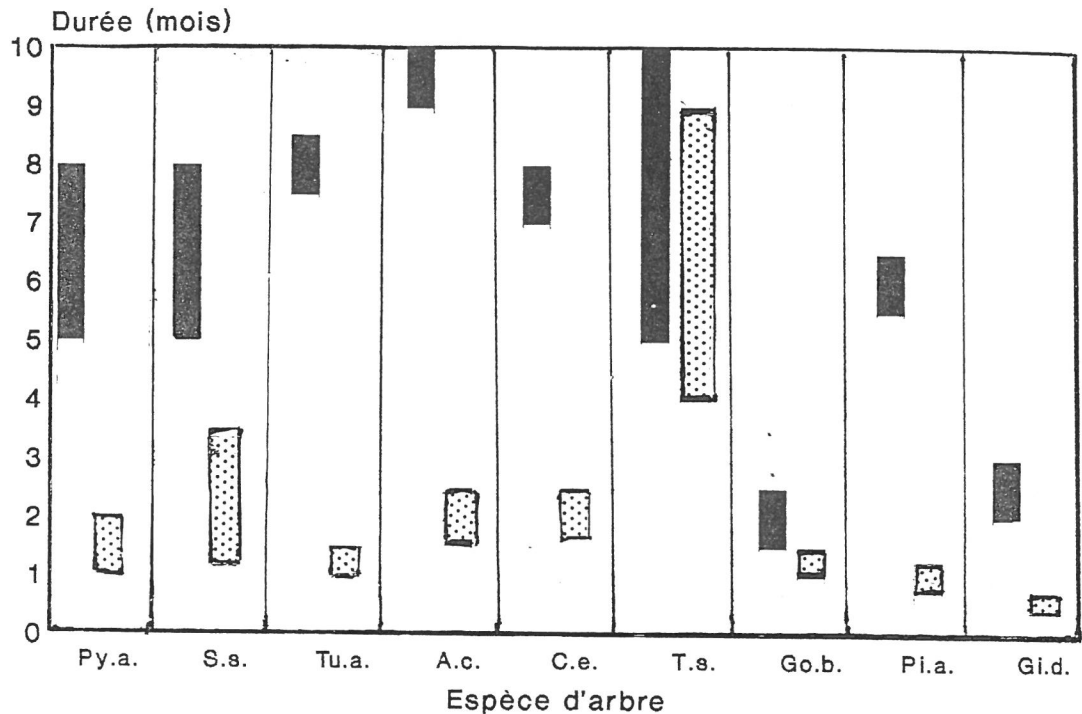
### *Des phénophases reproductives à durée variable*

La floraison est généralement de courte durée (1 à 2 mois), mais on note deux périodes de floraison par an, de 2 mois chacune, chez *Piptadeniastrum africanum* et, chez *Chlorophora excelsa*, une floraison (mâle) très désynchronisée (observée 7 mois sur 12). Une floraison mâle quasi-continue a été signalée pour d'autres espèces dioïques pour *Knema stenophylla* (Myristicaceae) par PUTZ (1979) et pour *Clusia platistigma* (Clusiaceae) par SABATIER (1983).

La durée des autres phases reproductives présente une grande variabilité interspécifique, qu'il s'agisse des phases de développement et de maturation des fruits ou de la fructification. La figure 32 présente les résultats des phénogrammes spécifiques à ce sujet et permet une analyse comparative.

La durée moyenne des phases de développement et de maturation des fruits est de  $6,2 \pm 2,3$  (N=9). Elle est courte, de l'ordre de 2-3 mois pour les deux Caesalpiniaceae: *Gilbertiodendron dewevrei* et *Gossweilerodendron balsamiferum*. Au contraire, elle est longue chez *Turraeanthus africanus* (Meliaceae) et chez *Autranella congolensis* (Sapotaceae), chez qui elle dure respectivement 8 et 10 mois. Le cas d'*A.congolensis* est extrême puisque la floraison est simultanée de la production des fruits de l'année antérieure, tant est longue la maturation de ces derniers.

FIGURE 32. VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE LA DUREE DES PHENOPHASES REPRODUCTIVES  
 ■ : Développement et maturation  
 ▨ : Durée de fructification



SABATIER (1983) cite en Guyane une durée moyenne de  $5 \pm 2,4$  mois (N=90) avec un délai maximal d'un an pour *Anaxagorea spp* (Annonaceae). NG (1974), en Malaisie, note aussi un délai de maturation inférieur à 6 mois pour 90% des espèces.

Pour *Chlorophora excelsa* (N=20), il nous est difficile de déterminer la durée de ces phénomènes, puisque les fleurs femelles n'ont pas été observées et que la floraison mâle est désynchronisée. Si l'on s'en tient à la période principale de floraison observée, la durée est de 6-8 mois, mais si l'on considérait la période de floraison de juillet-août, elle serait de 3 mois. FABRI (1990) note une durée de 2-3 mois pour cette espèce dans le Mayombe congolais, mais l'auteur ne précise pas s'il a observé les fleurs mâles ou femelles, ni le nombre d'individus suivis.

FABBRI (1990) signale une durée de développement et de maturation de 10-11 mois pour *Pycnanthus angolensis* alors qu'elle n'est que de 5-8 mois dans la présente étude. Nous expliquons cette différence par les dates de floraison différentes - novembre au Congo et janvier-février au Zaïre - alors que les pics de fructification sont simultanés dans les 2 stations. En effet, SABATIER (1983,1985) a mis en évidence, en forêt guyanaise, des délais de maturation d'autant plus courts que la date de floraison est proche du pic de fructification. L'étude de HECKETSWEILER (1992) a confirmé ces faits en forêt gabonaise; notre étude les vérifie en forêt du Mayombe.

La durée de la fructification moyenne est de  $2 \pm 1,7$  mois (N=9). Elle est la plus courte (2 à 3 semaines) chez *Gilbertiodendron dewevrei* qui est aussi l'espèce la moins productive. *Terminalia superba*, qui produit le plus grand nombre de diaspores, a une fructification longue, étalée sur 4 à 9 mois. Chez *Staudtia stipitata* la durée de la fructification est corrélée à son abondance. C'est ainsi que la plus faible fructification observée dure 1 mois alors que la plus abondante se prolonge sur 3-4 mois, et que les fructifications d'abondance moyenne ont une durée intermédiaire. Une telle corrélation semble exister également chez *Terminalia superba* pour les 3 individus évalués. Par ailleurs, il arrive fréquemment que, chez *Terminalia superba* au Mayombe, 2 fructifications se produisent à 8-9 mois d'intervalle. Du fait de l'étalement des fructifications, on assiste alors à une pluie de graines continue sur une durée de plus d'un an. Deux fructifications par an (septembre-octobre et avril) ont également été signalées chez *Terminalia superba* au Bénin (GROULEZ et WOOD, 1984). La durée de fructification est également variable en Guyane où SABATIER (1983) note une durée moyenne de  $2,4 \pm 0,7$  mois (N=48) et une durée maximale de près de 5 mois chez *Laetia procera*.

### *La saisonnalité des phénophases reproductives*

Les phénogrammes spécifiques mis en parallèle avec la pluviométrie (Fig.33) montrent la répartition temporelle et saisonnière des phénophases reproductives des 9 espèces d'arbres étudiées.

Les floraisons ont lieu toute l'année, sauf en juin, cependant 7/9 espèces fleurissent durant la période allant de la reprise des pluies (octobre) à fin de la petite saison sèche (février). Les floraisons de *Piptadeniastrum africanum* ont lieu en avril-mai et en juillet-août; les floraisons mâles de *Chlorophora excelsa* sont réparties sur toute l'année avec un pic en février.

Pour ce qui est de la fructification, on distingue trois cas:

a) Les pics de production des samares de *Terminalia superba* et des fruits déhiscentés des 2 Myristicaceae ont lieu à la fin de la grande saison sèche et les fructifications se poursuivent durant le premier maximum pluviométrique. Centré sur septembre pour *Pycnanthus angolensis* et sur octobre pour *Staudtia stipitata*, le pic de production est étalé de septembre à novembre pour *Terminalia superba*.

b) Les productions des fruits charnus non déhiscentés ont lieu pendant la première phase de la saison des pluies: en novembre (1er maximum pluviométrique) pour *Turraeanthus africanus* et *Chlorophora excelsa*, et en octobre (N=1) ou janvier (N=4) pour *Austranella congolensis*, qui présente ainsi 2 périodes de production, au début et à la fin de la saison des pluies.

c) Le pic de production des 3 espèces à gousses (1 Mimosaceae et 2 Caesalpinaceae) a lieu à la fin du creux pluviométrique, en février.

La saisonnalité de la fructification est donc bien marquée, pour les espèces d'arbres de la voûte forestière du Mayombe. Les pics de productions fruitières se produisent, d'une part, à la fin de la grande saison sèche et au début de la saison des pluies (de septembre à novembre) et, d'autre part, à la période de moindre pluies de janvier à mars, avec un pic en février.

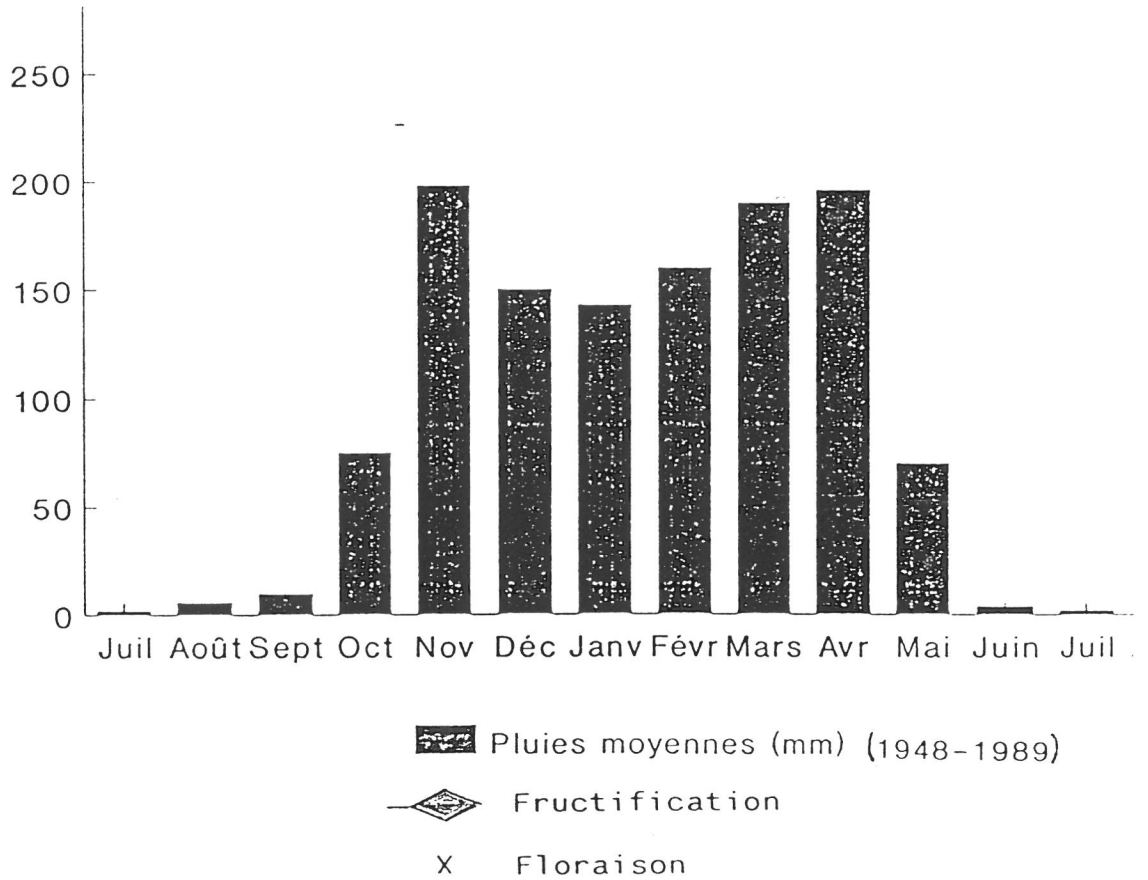
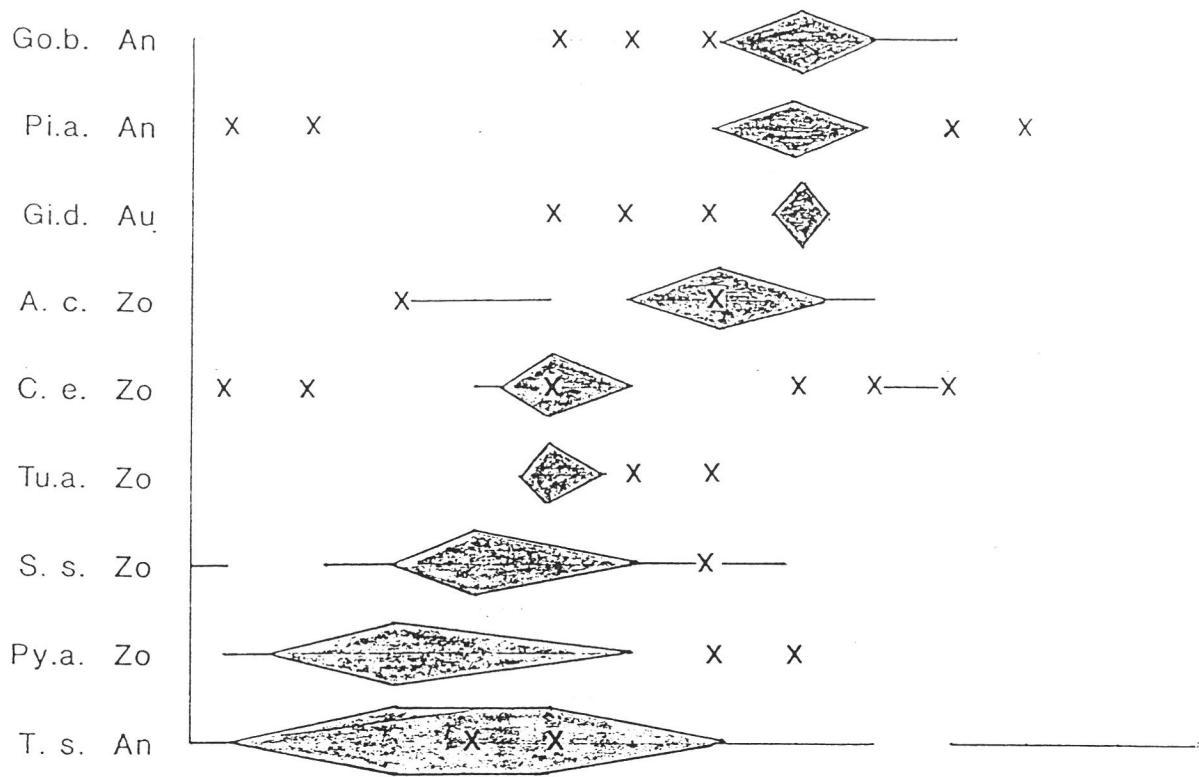


FIGURE 33.

VARIABILITE SAISONNIERE INTERSPECIFIQUE DE LA FLORAISON ET DE LA FRUCTIFICATION DE 9 ESPECES D'ARBRES DU MAYOMBE

Mode de dissémination: An: anémochore, Au: autochore, Zo: zoochore.

Au Gabon, où le climat est comparable à celui de Mayombe bien que l'année climatique commence un mois plus tôt et soit plus pluvieuse (1620 mm), HECKETSWEILER (1992) note les maxima de fructification à ces deux mêmes périodes dites "de transition". FEER (1988) situe également le pic de fructification en grande saison des pluies et petite saison sèche (octobre à février). De même FABBRI (1990), dans le Mayombe congolais, ne note qu'une seule espèce (*Ricinodendron africanum*), sur plus de 50 espèces d'arbres observées, dont le pic de fructification se produit en dehors de la période de production (septembre à février).

Comme en Guyane ou au Gabon, les fructifications des espèces étudiées au Mayombe se traduisent principalement par une courbe en cloche, plus ou moins étalée et souvent asymétrique, la période intense de production ne durant généralement que 2 à 3 semaines au début de la période de fructification. *Autranella congolensis* pourrait présenter une courbe de fructification bimodale (qui reste à confirmer par l'observation d'un plus grand nombre d'individus). Une saisonnalité bimodale a déjà été signalée au Gabon par GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) pour 2 autres espèces de fruits pulpeux ternes: *Coula edulis* (Olacaceae) et *Panda oleosa* (Pandaceae). Enfin, *Terminalia superba* (Combretaceae) présente une courbe de production très étalée et multimodale comme *Laetia procera* (Flacourtiaceae) et *Clusia scrobiculata* (Clusiaceae) en Guyane.

Dans la présente étude, les productions de fruits secs sont inféodées aux saisons sèches; celles-ci, en effet, favorisent les mécanismes de xérochaspie et de déhiscence. De nombreux auteurs citent la fructification des espèces anémochores en saison sèche (HLADIK et HLADIK, 1969; SMYTHE, 1970; FRANKIE, BAKER & OPLER, 1974; FOSTER, 1977a; CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; JACKSON, 1981). GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) soulignent également la fructification en petite saison sèche de certaines espèces anémochores comme *Petersianthus macrocarpus*. Ces espèces semblent être adaptées à une déhiscence rapide dès que les

conditions environnementale s'assèchent. Une telle adaptation a été signalée par SABATIER (1983) pour *Aspidosperma* en Guyane.

Nous ajoutons aux productions anémochores des saisons sèches celle de certaines espèces autochores comme *Gilbertiodendron dewevrei*. GAUTIER-HION *et al.* (1985b) notent également un pic de fructification des espèces autochores en saison sèche au Gabon. En Guyane, SABATIER et PUIG (1983) observent une fréquence de productions autochores entre la petite saison sèche et la fin de la saison des pluies.

Notre étude met en relief le synchronisme interspécifique des pics de fructification des 3 espèces productrices de gousses (déhiscentes ou non, autochore ou anémochores), centré sur la fin de la petite saison sèche, cette dernière réunissant les conditions hygrométriques favorables à leur dissémination. Celui-ci s'oppose, d'une part, à la fructification très étalée de *Terminalia superba* en saison sèche et en première phase de saison pluvieuse, et, d'autre part, à la désynchronisation interspécifique des pics de fructification des espèces à fruits charnus, qui se relayent, avec des chevauchements, depuis la fin de la grande saison sèche jusqu'à la petite saison sèche. Des relais saisonniers de production ont été mis en évidence par plusieurs auteurs dont SNOW (1966), SMYTHE (1970), HILTY (1980), CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), SABATIER (1983), SOURD et GAUTIER-HION (1985), THERY (1990), HECKETSWEILER (1992).

Au Mayombe, les pics de production des graines arillées des Myristicaceae se produisent à la fin de la grande saison sèche, avec une étroite synchronisation inter-individuelle et une légère désynchronisation temporelle entre les espèces. Des observations analogues ont été faites par GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) au Gabon. HECKETSWEILER (1992) y souligne l'asynchronisation entre les fruits déhiscentes à graines arillées et les fruits pulpeux indéhiscentes, comme nous le constatons au Mayombe. De nombreux



auteurs, dont CHARLES-DOMINIQUE (1971), EMMONS (1980), DUBOST dans GAUTIER-HION *et al.* (1985 b) au Gabon, FRANKIE, BAKER et OPLER (1974) au Costa Rica, HEITHAUS *et al.* (1975) ont associé la production de fruits des espèces zoochores aux mois les plus humides de l'année.

Les phénophases de maturation et de fructification sont donc très liées aux facteurs climatiques.

Une désynchronisation temporelle entre les modes de dissémination est soulignée par ALEXANDRE (1980) pour la Côte d'Ivoire, où fructifient successivement les autochores, puis les zoochores, enfin les anémochores. Celle-ci est extrême en forêt secondaire guyanaise (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; SABATIER et PUIG, 1983) où les espèces zoochores fructifient en saison pluvieuse et les espèces anémochores en saison sèche. Elle est moins marquée au Gabon (GAUTIER-HION *et al.* 1985 b, HECKETSWEILER (1992) et dans le Mayombe au Zaïre (présente étude), quelques espèces zoochores fructifiant en saison sèche dans ces forêts semi-sempervirentes que l'on peut qualifier de transition (relativement peu humides).

#### *La prédominance d'un rythme de fructification annuel*

Notre étude, comme celles de nombreux auteurs (SMYTHE, 1970; FOSTER, 1973; MILTON, 1982; SABATIER, 1982) fait ressortir la prédominance d'un rythme phénologique collectif propre à l'espèce (Tabl.34, 5e col.) et d'un comportement intraspécifique synchrone. Les individus d'une même espèce ont une périodicité comparable, à l'exception de quelques uns d'entre eux, qui présentent des décalages temporels, ou encore un fonctionnement non synchrone des parties d'un même individu. Une telle désynchronisation, que nous avons observée chez *Piptadeniastrum africanum* et chez *Terminalia superba*, a déjà été remarquée par OFFERMANS cité par HECKETSWEILER (1992) et signalée pour *Ceiba pentandra* (FOURNIER et SASSON, 1983).

Il ressort de nos observations que *Chlorophora excelsa* superpose un rythme individuel au rythme collectif annuel de défoliation et de floraison. Un rythme de défoliation individuel a également été cité par NG (1980) chez *Peltophorum pterocarpum*. LOUBRY (com.pers.) note également des floraisons-fructifications individuelles chez *Couma guyanensis* et chez *Parkia nitida*. Au Mayombe, le rythme annuel de fructification est largement prédominant. Il est très net chez 7 des 9 espèces étudiées.

Cependant, au sein d'une espèce donnée, se manifestent des variations individuelles interannuelles, à savoir un rythme infra-annuel (chez *Piptadeniastrum africanum* et chez *Terminalia superba*) ou bien l'alternance de fortes et de faibles fructifications, voire l'absence de fructification certaines années.

En effet, tous les individus fertiles ne fructifient pas chaque année (Tabl.34, 5<sup>o</sup>col). En moyenne, (calculée sur 3 ans), plus de 80% des arbres fertiles fructifient chaque année chez 4 espèces: 82% chez *Chlorophora excelsa* (N=20), 88% chez *Pycnanthus* (N=15), 91% chez *Staudtia stipitata* (N=4), 100% chez *Turraeanthus africanus* (N=3). Cette proportion est plus faible pour les 3 autres espèces: 66% pour *Piptadeniastrum africanum* (N=7), 75% pour *Gossweilerodendron balsamiferum* (N=13). Chez *Terminalia superba*, ce pourcentage varie avec l'âge, et donc la taille des arbres: de 77% chez les arbres au 70 <DHP< 112 cm (N=9), ayant réalisé leur capacité reproductive, il passe à 33% chez les jeunes producteurs (40< DHP<60 cm, N=3). De même, le plus jeune *Staudtia* observé présente des fructifications espacées alors que le rythme de production est annuel chez les autres individus.

Toutefois, il semble que le jeune âge des producteurs puisse produire l'effet inverse, puisque, chez *Gilbertiodendron*, un jeune pied (DHP: 22 cm), planté dans l'arboretum de la Luki, présente un rythme de fructification annuel alors que le rythme de fructification est biennal dans les deux peuplements naturels observés suite à un avortement des floraisons un an sur deux.

Comme *Gilbertiodendron dewevrei*, mais à un degré moindre, *Gossweilerodendron balsamiferum* a un comportement stationnel biennal. C'est ainsi que le peuplement du bloc 53 (parc.K) a présenté, avec un net synchronisme intraspécifique, une très abondante fructification en 1990, suivie d'une absence de fructification en 1991. Mais, dans le peuplement de la station INERA (parc.C), ce comportement biennal ne s'est manifesté que pour un groupe d'individus. *Gossweilerodendron* semble présenter un rythme intermédiaire, annuel à l'échelle spécifique et biennal à l'échelle stationnelle ou infra-stationnelle.

La Caesalpiaceae sud-américaine *Vouacapoua americana* présente un comportement analogue (SABATIER, 1983; SABATIER et PUIG, 1983; FORGET, 1988) alternant des années de production intense et des années "presque" sans production. Ce type de fructification, qualifiée de glandée par SABATIER (1983), rappelle le phénomène de "mast-fruiting" signalé par JANZEN (1974). Par ailleurs, SABATIER (1983) mentionne, avec *Platonia insignis*, un rythme biennal suite à un avortement de la floraison les années non fructifères, comme nous l'observons chez *Gilbertiodendron dewevrei*.

*Austranella congolensis* présente un rythme plus complexe et pourrait appartenir au groupe des floraisons-fructifications discontinues irrégulières cité par SABATIER (1983) et SABATIER et PUIG (1983). Le rythme de cette espèce est, soit annuel, soit triennal au Bas-Zaïre, et pourrait être sous la dépendance de facteurs environnementaux non climatiques, d'autant plus que, dans le Haut-Zaïre, CAPON (1947) signale, pour cette espèce, un rythme de 18 mois (qualifié de sesquiennal par HECKETSWEILER, 1992). Ce rythme pourrait, en effet, être fonction de la perturbation du site qui induirait un rapprochement des productions. Triennal dans la réserve de Luki, peu perturbée, il est annuel dans la réserve du Km28, fortement perturbée. De telles fructifications annuelles "anormales" en forêt fortement perturbée ont déjà été signalées par JANZEN (1978 b) pour des

espèces fructifiant biennalement. Mais, l'âge des individus pourrait également être en cause, les individus les plus âgés présentant les productions triennales. Le suivi d'un plus grand nombre de cycles producteurs et de pieds fertiles d'âges divers, implantés dans divers sites, perturbés et non perturbés, serait nécessaire pour cerner le rythme de cette espèce et les facteurs susceptibles de l'influencer.

### *Les productions fruitières*

Au total, 57 productions ont été évaluées, la plupart pour des individus d'âge mûr susceptibles d'exprimer leur capacité reproductive.

Les résultats obtenus s'avèrent satisfaisants pour six espèces sur neuf, pour lesquelles le nombre de productions mesurées varie de 5 à 16 (Tabl.34, 7e col, 1ère ligne). Nos résultats recourent d'ailleurs ceux d'autres auteurs ce qui justifie, à posteriori, l'efficacité des méthodes d'évaluation employées. C'est ainsi que, pour *Gilbertiodendron dewevrei*, les productions notées au Mayombe sont les mêmes que celles citées pour le Haut-Zaïre par HART et HART (1986); En Guyane, SABATIER (1983) obtient le même ordre de grandeur de production pour une autre Caesalpiniaceae *Vouacapoua americana* (N=10). Les résultats obtenus pour *Staudtia stipitata* et pour *Pycnanthus angolensis* sont également très proches de ceux notés pour *Virola michelii*(N=5) (1000-28400) et *Virola sp1* (N=13)(400-16400), mesurés par SABATIER (1983), de même pour *Piptadeniastrum africanum* chez qui le résultat est semblable à celui obtenu par SABATIER pour *Piptadenia suaveolens* (N=1).

Pour *Terminalia superba*, *Turraeanthus africanus* et *Chlorophora excelsa* nous n'avons évalué que 3 productions par espèce et la méthode employée ne donne pas pleine satisfaction; nous n'obtenons donc qu'un ordre de grandeur, suffisant pour une étude qualitative.

### *La maturité sexuelle*

Elle s'acquiert plus ou moins tôt selon les espèces. Les arbres du dispositif d'étude ont permis de préciser le DHP du plus jeune producteur pour 6 espèces (Tabl.34, 4e col). Celui-ci est très variable et oscille entre 22 cm et plus de 57 cm. Inférieur à 30 cm pour *Gilbertiodendron dewevrei* (22 cm) et *Staudtia stipitata* (28 cm), il est compris entre 28 et 36 cm pour *Gossweilerodendron balsamiferum* (30,6 cm) et *Pycnanthus angolensis* (>28cm; DHP du plus jeune producteur observé: 35,4 cm). Il n'est pas connu avec précision pour *Piptadeniastrum africanum*, mais nous pouvons affirmer qu'il est supérieur à 33 cm. Voisin de 40 cm pour *Terminalia superba* (41,4 cm), il est supérieur à 51 cm pour *Chlorophora excelsa* (DHP plus jeune producteur observé: 57,3cm). Rappelons l'existence d'une relation allométrique étroite entre le DHP d'un individu et son âge, bien que d'autres facteurs entre également en jeu: des facteurs intrinsèques ou bien la fertilité du site (GROULEZ et WOOD, 1984). Au Mayombe, l'accroissement annuel moyen en diamètre, à 35 ans, est de 1,3 cm pour *Terminalia superba* (PENDJE, 1989). *Terminalia superba* et *Chlorophora excelsa* n'y atteignent la maturité sexuelle que tardivement, vers l'âge de 30 ans.

Les espèces anémochores doivent atteindre une certaine hauteur pour que le vent ait prise sur leurs diaspores, aussi AUGSPURGER et FRANSON (1987) émettent l'hypothèse que la sélection favorise leur maturité tardive. En effet, les espèces anémochores étudiées atteignent de grandes dimensions avant de fructifier (DHP>30 cm).

Il devrait en être de même pour les espèces zoochores dont la dispersion des diaspores est strictement tributaire des animaux se déplaçant au-dessus de la voûte forestière ce qui est le cas de *Chlorophora excelsa* disséminé par les chiroptères. Les autres espèces de notre étude ne sont pas nécessairement obligées d'atteindre la voûte pour que leurs diaspores soient dispersées, ce qui corrobore l'hypothèse émise.

TABLEAU 34. SEXUALITE, RYTHME DE FRUCTIFICATION  
DE 9 ESPECES D'ARBRES

ET CAPACITE DE PRODUCTION  
(FORET DU MAYOMBE, ZAIRE)

Espèce	Nb Prod. (Nb obs.)	DHP (cm)	Sexu- alité	DHPjeune Prod.(cm)	Rythme de Fr	% Prod. fr/an	Nb P.éval. DHP Prod.	Corr P/T	%Av.pdtFr %Av.avtFr	P.my.Gr	T.Gr(m <sup>2</sup> ) PS (g)
Py.a.	15(22)	21-72	Mo 88%	35,4 >28	A	90	16 35-72	non	8-37 28-50%	1200	2,6-3,2 0,9
S.s.	04(05)	28-90	Mo	28,0	A	90	7 28-90	oui	3-40 fort	6330	2-4,5 1-2
Tu.a.	03(04)	39-42	H	25,5* <39,8	A	100	3 39-41	-	faible fort	1000 -3000	0,3-3 0,9
A.c.	05(05)	78-188	H	-	I	50	6 78-188	-	faible 300%	1963	17,5 12,3
C.e.	20(25)	22-96	Di 90%	57,3 >51	A	80	3 59-96	non	faible fort	8,6x10 <sup>5</sup>	0,05 0,02
T.s.	12(22)	21-112	H	41,4	A	33 D,60 77 D,70	4 70-96	oui	10 fort	0,5-1x10 <sup>6</sup>	13,0 0,1
Go.b.	13(18)	20-90	H	30,6	A	75	8 (1):30-60 (2):60-90	oui	29-59 faible	(1) 7500 (2) 75700	36,0 1,9
Pi.a.	07(12)	21-115	H	- 33-60	A	66	5 62-114	-	faible faible	2,4x10 <sup>5</sup>	13,2 0,1
Gl.d.	08(08)	22-70	H	22,0	B	50	5 22-70	-	7-18 faible	880	21,0 17,4

LEGENDE: Nb: nombre; obs: observé; éval: évalué; pdt: pendant;  
avt: avant; Corr: corrélation; Av.: fruits avortés; my: moyenne;  
Prod: producteur; P.: production; P(S): poids (sec); T: taille;  
Gr: graine; Fr: fructification; fr: fructifiant; I: irrégulier;  
A: annuel; B: biennal; Mo: monoïque; Di: dioïque; H: hermaphrodite.

\* D'après ALEXANDRE (1977)

### ***La capacité reproductive***

Elle est pleinement réalisée pour les jeunes producteurs de certaines espèces comme *Pycnanthus angolensis* et *Chlorophora excelsa*, chez lesquelles il n'existe pas de corrélation entre la taille des productions fructifères et celle des producteurs (Tabl.34, 8e col.). Pour d'autres, au contraire, les premières productions sont plus faibles (*Gilbertiodendron dewevrei*, *Staudtia stipitata*, *Terminalia superba*), quelquefois espacées (*Staudtia stipitata*, *Terminalia superba*), voire désynchronisées (*Staudtia stipitata*). La capacité reproductive n'est alors pleinement réalisée que chez des individus plus âgés.

Les productions peuvent être corrélées aux dimensions des individus comme c'est le cas chez *Gossweilerodendron balsamiferum* (N=8). Cela semble être le cas également chez *Staudtia stipitata* et *Terminalia superba* dans les limites de l'échantillonnage effectué, bien que le phénomène soit masqué par l'existence d'années à fortes et à faibles productions. Une étude sur un plus grand effectif d'arbres et de cycles reproducteurs s'impose pour vérifier cette hypothèse. Les 3 espèces anémochores étudiées atteignent leur pleine capacité de production pour des DHP de plus de 60 cm et donc à plus de 40 ans.

### ***La variabilité de la production fructifère moyenne***

La production fructifère présente une grande hétérogénéité interspécifique. Inférieure à 500 fruits chez *Gilbertiodendron dewevrei*, elle varie de 1000 à 10000 fruits pour les 5 espèces à fruits charnus et pour *Piptadeniastrum africanum* (gousses). Elle est de l'ordre de 100000 gousses samaroides chez *Gossweilerodendron balsamiferum* et de plus de 500000 samares chez *Terminalia superba*. Cette production inclut une proportion très variable de fruits avortés. La production des fruits avortés pendant la période de fructification est très faible pour 4 des

9 espèces étudiées: *Turraeanthus africanus*, *Chlorophora excelsa*, *Autranella congolensis* et *Piptadeniastrum africanum*. Chez les autres, elle présente des fluctuations interspécifiques, mais elle est toujours inversement corrélée à la taille des productions: faible (de 3-30%) en cas de forte production, et forte (de 20 à plus de 50%) en cas de faible production (Tabl.34, 9e col). A l'exception des 3 espèces à gousses, une part importante des fruits avortés tombe avant la période de fructification, pendant la croissance (*Pycnanthus angolensis*, *Staudtia stipitata*, *Turraeanthus africanus*, *Terminalia superba*, *Autranella congolensis*) et/ou pendant la période de maturation (*Chlorophora excelsa*, *Autranella congolensis*, *Terminalia superba*). Chez *Pycnanthus angolensis* (Py<sub>1</sub> et Py<sub>2</sub>), en 1991, 78% de l'effectif des fruits avortés est tombé avant la période de fructification, ce qui représente respectivement 28% et 50% de la production totale. Chez *Autranella congolensis* (A<sub>5</sub>), les fruits immatures tombés avant la fructification de 1992 représente 300% de la production !

#### **Quantité et "taille" des diaspores produites**

La production annuelle moyenne de graines dépend de la production fructifière totale, de la production de fruits avortés, du nombre moyen de graines par fruit et, enfin, du rythme de production. Inférieure à 1000 pour *Gilbertiodendron dewevrei*, elle est comprise entre 1000 et 10000 pour les 2 Myristicaceae *Pycnanthus* et *Staudtia*, *Turraeanthus africanus* et *Autranella congolensis*, entre 50000 et 200000 pour *Gossweilerodendron balsamiferum* et *Piptadeniastrum africanum* et supérieure à 500000 pour *Terminalia superba* et *Chlorophora excelsa* (Tabl.34, 10e col).

SABATIER (1983) relève des fluctuations aussi grandes en Guyane, où se trouve, à un extrême, la Caesalpiniaceae *Eperua grandiflora* produisant de 100-1200 diaspores (N=7), à l'autre, *Laetia procera* (Flacourtiaceae) produisant 902500 diaspores (N=1).



Parmi les productions intermédiaires on peut citer *Piptadenia suaveolens* (N=1) et *Inga marginata* (N=1), produisant chacune 235000 diaspores. Ces résultats sont comparables aux nôtres et les deux études présentant des homologues frappantes. A l'extrême minimal nos résultats situent également une Caesalpiniaceae: *Gilbertiodendron dewevrei*, dont les productions se situent entre 78 et 1256 graines (N=5). A l'extrême maximal, la Moraceae *Chlorophora excelsa* produit en moyenne: 850000 ± 250000 graines (N=3). Parmi les productions intermédiaires, nous avons également une Mimosaceae: *Piptadeniastrum africanum* produisant en moyenne: 242000 ± 15000 graines (N=5).

Définie selon la méthode de Jackson, la taille des diaspores présente, elle aussi, une grande variabilité interspécifique (Tabl.34 dernière col): <0,09 cm<sup>2</sup> pour *Chlorophora excelsa*, elle est comprise entre 1 et 9,9 cm<sup>2</sup> pour les 2 Myristicaceae et *Turraeanthus africanus* (3ème catégorie) et supérieure à 10 cm<sup>2</sup> (4ème catégorie) pour *Autranella congolensis* et *Gilbertiodendron dewevrei*. Les diaspores anémochores passent de la 4ème à la 3ème catégorie si on enlève leurs expansions aliformes.

Les graines les plus petites et les plus légères (*Chlorophora excelsa*, Moraceae) sont produites en très grande quantité alors que les graines de grande taille et lourdes sont produites en très petit nombre (*Gilbertiodendron dewevrei* et *Autranella congolensis*). Un tel rapport entre la "taille" et le nombre de diaspores produites, est évoqué par STEBBINS (1971). Et l'on voit s'esquisser deux stratégies extrêmes de production. Certains arbres cependant produisent en grande quantité des diaspores de grande taille et relativement légères (*Terminalia superba*); d'autres produisent en petite quantité des unités de dissémination légères et d'assez petite taille (*Turraeanthus africanus* et *Pycnanthus angolensis*), ce qui implique l'existence de stratégies reproductives intermédiaires.